

# 共培养微生物降解多环芳烃的研究进展

王箐, 吕倩婧, 杨灼南, 靳奥飞, 张瑞\*

新疆师范大学 生命科学学院, 新疆特殊环境物种保护与调控生物学实验室, 新疆 乌鲁木齐

王箐, 吕倩婧, 杨灼南, 靳奥飞, 张瑞. 共培养微生物降解多环芳烃的研究进展[J]. 微生物学报, 2025, 65(3): 981-993.  
WANG Qing, LÜ Qianjing, YANG Zhuonan, JIN Aofei, ZHANG Rui. Research progress in the degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons by co-cultured microorganisms[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2025, 65(3): 981-993.

**摘要:** 多环芳烃(polycyclic aromatic hydrocarbons, PAHs)在环境中分布广泛, 且具有显著的生态和环境毒理效应, 因此, 对 PAHs 污染场地的治理与修复备受关注。微生物降解作为多环芳烃污染的修复的方式之一, 具有成本低、效率高、环境友好等诸多优点。相较于传统的单一菌株降解方法, 共培养微生物体系通常展现出更优的降解效果, 具有更强的适应性和抗逆性。本文综述了降解多环芳烃的共培养微生物的菌株种类及其降解机理, 并指出了构建共培养体系的策略及不同微生物组合, 为共培养微生物菌群应用于有机污染环境的生物强化修复提供了参考。

**关键词:** 共培养; 微生物; 多环芳烃; 降解机理

## Research progress in the degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons by co-cultured microorganisms

WANG Qing, LÜ Qianjing, YANG Zhuonan, JIN Aofei, ZHANG Rui\*

Xinjiang Key Laboratory of Special Species Conservation and Regulatory Biology, School of Life Sciences, Xinjiang Normal University, Urumqi, Xinjiang, China

**Abstract:** Polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) are widely distributed in the environment and have ecological and environmental toxicological effects. Therefore, the treatment and remediation of PAH-contaminated sites have attracted much attention. Microbial degradation, as one of the remediation methods for PAH pollution, has the advantages of low cost, high efficiency, and

资助项目: 新疆维吾尔自治区自然科学基金(2022D01D42); 国家自然科学基金(31560440)

This work was supported by Natural Science Foundation of Xinjiang Uygur Autonomous Region (2022D01D42) and the National Natural Science Foundation of China (31560440).

\*Corresponding author. E-mail: zhangrui1124@xjnu.edu.cn

Received: 2024-10-14; Accepted: 2024-12-03; Published online: 2025-02-05

environmental friendliness. The co-cultured microbial system usually has better degradation effect, stronger adaptability, and greater resistance to stress than single strains. This paper reviews the microbial species and mechanisms of co-cultured microorganisms for degrading PAHs and points out the strategies for constructing co-culture systems and different microbial combinations, hoping to provide reference for the application of co-cultured microbial flora in the remediation of organically polluted environments.

**Keywords:** co-culture; microorganism; polycyclic aromatic hydrocarbon; degradation mechanism

多环芳烃(polycyclic aromatic hydrocarbons, PAHs)是一种广泛存在于环境中的持久性有机污染物, 具有显著的遗传毒性、致突变性和致癌性, 同时对免疫系统也有强烈的抑制作用<sup>[1-2]</sup>。由于其对人类健康和生态环境的潜在威胁, 必须采取定期监测策略, 并研究有效的环保方法来清除或降解环境中的 PAHs 残留。然而, PAHs 的难降解性、持久性和非反应性使得传统的理化技术难以有效去除。相较于物理和化学方法在处理 PAHs 时面临的高成本、操作复杂以及可能对环境造成的二次污染等局限性, 微生物降解技术以其高效、环保、低成本和可持续性等优势, 在 PAHs 污染降解领域得到了广泛应用<sup>[3-4]</sup>。

利用细菌、真菌和藻类等微生物对污染场所的多种污染物进行生物降解已成为当前研究热点<sup>[5-7]</sup>。Kumari 等<sup>[8]</sup>评估了 5 种不同菌种降解 PAHs 的能力, 其中, 铜绿假单胞菌(*Pseudomonas aeruginosa*) IITR48 在 45 d 内对 3.5 mg/L 菲和 6.5 mg/L 苯并[b]荧蒹的降解率分别为 67.1% 和 61.2%。Arun 等<sup>[9]</sup>研究了担子菌真菌和假单胞菌属的共培养物, 观察到共培养的重要性, 杂色云芝与假单胞菌共培养对芘的降解效率高达 93.7%。由此可见, 单个菌株对 PAHs 的修复效果有限, 其生物降解潜力受到 PAHs 的细胞毒性效应、不利的环境条件和生物代谢限制的影响。与单一菌株相比, 共培养菌株在 PAHs 的生物降解中更具前景, 通过菌株间的相互作用交换营

养物质和代谢产物, 从而直接提高菌株的生长活性或间接增强其降解能力, 克服了单一菌株在 PAHs 降解中的局限性<sup>[10-11]</sup>。

构建“共培养体系”是一种有效降解和去除 PAHs 的新治理策略。本文基于“胁迫条件下共栖体系”的概念, 概述了共培养微生物降解 PAHs 的研究现状, 重点阐述了共培养微生物降解有机污染物的组合体系和降解机理, 旨在为共培养微生物菌群应用于有机污染环境的生物强化修复提供有效手段, 以及优化共培养微生物组合的科学参考。

## 1 PAHs 胁迫条件下微生物多样性分析

Liu 等<sup>[12]</sup>研究表明, 包括细菌、真菌和藻类在内的多种微生物对 PAHs 具有耐受或降解作用。这些单一菌株均具有形成共培养体系的潜力。因此, 通过构建混合菌株将具有共栖关系的菌群作为共培养体系, 可以促进这些微生物之间的相互作用, 从而实现 PAHs 的高效降解。

### 1.1 细菌

细菌因其快速适应性、活力、多样性和形成较低毒性代谢中间体的能力, 在 PAHs 的生物降解中具有广阔的应用前景<sup>[13]</sup>。例如, 不动杆菌属<sup>[14]</sup>、红球菌属<sup>[15]</sup>和芽孢杆菌属<sup>[16]</sup>等细菌物种显示出对高分子量 PAHs 的有效利用。然而, 更多独立的细菌种类只能利用低分子量 PAHs,

但在共培养条件下, 观察到能够降解高分子量的 PAHs<sup>[16]</sup>, 这表明不同的细菌具有不同的代谢能力来利用或转化特定的 PAHs。因此, 根据具体情况, 细菌可以单独使用, 也可以混合使用。与单个微生物相比, 混菌体系更容易在高分子量 PAHs 胁迫下生存。例如, 不同细菌(包括假单胞菌、芽孢杆菌和棒状杆菌)的共培养可降解 77% 的烃类物质<sup>[17]</sup>。Patel 等<sup>[18]</sup>通过微生物群落介导的方式, 对一处老化的污染场地中的 500 mg/L 高分子量 PAHs 进行了降解研究。尽管与单个培养物相比, 菌群在降解方面更有潜力, 但选择合适的微生物菌群需要深入了解组合菌群网络中每个微生物的性能。

## 1.2 真菌

真菌具有将 PAHs 共同代谢成几种氧化化合物的能力<sup>[19]</sup>, 在减少土壤中高分子量 PAHs 的含量以及降低 PAHs 毒性方面具有独特的优势。根据对 PAHs 不同的代谢途径, 真菌可分为木质素降解真菌和非木质素降解真菌<sup>[4]</sup>。已知来自担子菌科的白腐菌是 PAHs 的有效降解剂<sup>[20]</sup>, 它可以使菲和蒽被完全降解。例如, 灵芝 CCG1 对蒽和菲的降解率分别达到 99.58% 和 99.65%, 杏鲍菇 F032 和黄孢原毛平革菌对蒽和菲的降解效率也分别高达 95.00% 和 92.77%<sup>[21-23]</sup>。真菌还能够通过菌丝体的吸附作用将环境中的 PAHs 富集到菌体表面, 进一步提高其降解效率; 然而, 真菌降解 PAHs 的途径取决于特定的真菌种类和环境条件等因素<sup>[24]</sup>。Esteves 等<sup>[25]</sup>研究发现合成细胞色素 P450 单加氧酶类的真菌会导致环氧化物的产生, 这种芳环氧化物是 PAHs 代谢的第一个产物, 然后通过环氧化物水解酶水解成反式二氢二醇<sup>[26]</sup>, 在共培养条件下可以被其他菌株利用并继续降解。由此可见, 这类真菌可与其他微生物构成共培养体系, 进行 PAHs 的初始氧化, 从而促进 PAHs 的高效降解。

## 1.3 藻类

与细菌和真菌降解 PAHs 相比, 关于微藻降解 PAHs 的研究相对较少。微藻是水生环境中的主要初级生产者, 在决定环境中 PAHs 的命运方面发挥着重要作用<sup>[27]</sup>。许多微藻菌株被发现具有代谢萘、蒽、菲、苯并芘和其他 PAHs 的能力。例如, 海洋硅藻(*Skeletonema costatum*)和小球藻(*Chlorella vulgaris*)对 PAHs 及原油的降解有显著效果<sup>[28]</sup>。经鉴定, 海洋蓝藻 *Agmenellum quadrupicatum* PR-6 在光合自养生长条件下能将菲分解为其副产物 1-甲氧基菲和菲反式-9,10-二氢二醇<sup>[29]</sup>。罗丽娟<sup>[30]</sup>研究了羊角月牙藻(*Selenastrum capricornutum*)对 PAHs 的降解行为, 发现羊角月牙藻对低分子量 PAHs 主要采用单加氧酶系统进行代谢, 对高分子量 PAHs 主要采用双加氧酶系统进行代谢。Lei 等<sup>[31]</sup>使用微藻物种, 如小球藻、扁盘栅藻、四尾栅藻和羊角月牙藻, 在 1 周内测定了蒽、芘或两者的混合物的生物修复率, 发现 *C. vulgaris* 和 *S. capricornutum* 对 PAHs 的去除率分别达到 78% 和 48%。对于水体中存在的有机污染物, 研究表明藻菌联合体可以实现对 PAHs 的高效降解, 其原理是藻类利用光合作用产生氧气和有机物, 这些被细菌利用从而提高代谢 PAHs 的能力<sup>[32]</sup>。因此, 近年来有更多的研究者针对藻菌共培养体系高效降解 PAHs 进行研究。

## 2 降解 PAHs 的微生物共培养体系

### 2.1 共培养体系构建原则

在污染环境中, 高分子量 PAHs 由于其低水溶性和生物可利用性, 进一步限制了微生物对这些化合物的有效利用<sup>[26]</sup>。因此, 构建共培养体系以提高 PAHs 的降解效率成为研究热点, 其核心目的在于通过不同微生物之间的代谢分工

和协同作用<sup>[33]</sup>, 促进微生物间的相互作用, 使得一种微生物转化 PAHs 产生的代谢中间体可以被其他微生物进一步利用<sup>[34]</sup>, 同时, 共培养体系容易让菌株接触其他化学信号, 从而诱导多种酶的产生, 而在单菌培养中可能缺少这些信号分子<sup>[35]</sup>(图 1)。

因此, 在构建共培养体系时, 需要综合考虑 PAHs 底物的不同特点、不同单菌的生长状况

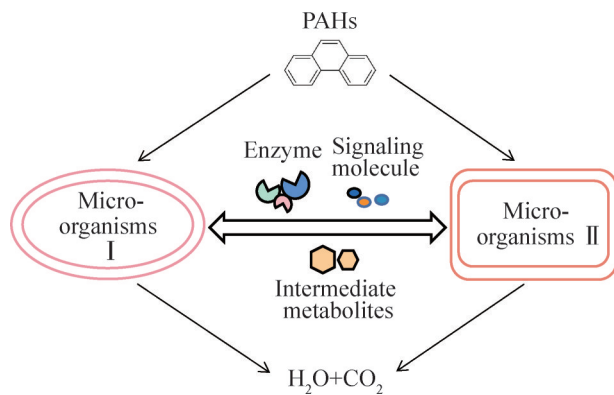


图1 共培养微生物间的相互作用

Figure 1 Interactions between co-cultured microorganisms.

表1 降解PAHs共培养微生物的组合

Table 1 Composition of co-cultured microorganisms for degrading PAHs

微生物 Microorganism	物种 Species	污染物类型 Pollutant type	初始浓度 Initial concentration	降解率 Degradation ratio (%)	参考文献 References
细菌 Bacteria	<i>Mycobacterium</i> sp. PO1	芘	100 mg/L	100.0	[39]
	<i>Mycobacterium</i> sp. PO2	PYR			
	<i>Rhodococcus</i> sp. WB9	菲	100 mg/L	93.0	[40]
真菌 Fungus	<i>Mycobacterium</i> sp. WY10	PHE			
	<i>Pleurotus ostreatus</i> PO-3	苯并芘	-	86.1	[41]
	<i>Penicillium chrysogenum</i> MTCC787	BaP			
真菌-细菌 Fungus-bacteria	<i>Paeruginosa</i> sp. PA06	芘	600 mg/L	74.6	[42]
	<i>Achromobacter</i> sp. AC15	PYR			
	<i>Scedosporium</i> sp. ZYY	多环芳烃	1 667.33 μg/L	60.0	[43]
藻类-细菌 Algae-bacteria	<i>Acinetobacter</i> sp. Y2	PAHs			
	<i>Ascomycota</i> sp.	苯并芘	30 mg/L	76.12	[44]
	<i>Bacillus</i> sp.	BaP			
藻类-细菌 Algae-bacteria	<i>Chlorella</i> sp. MM3	菲、芘、苯并芘	10 mg/L	100.0	[45]
	<i>Rhodococcus wratislaviensis</i> 9	PHE, PYR, and BaP			
	<i>Selenastrum capricornutum</i>	芘	10 mg/L	100.0	[38]
	<i>Mycobacterium</i> sp. A1-PYR	PYR			

及其对降解的贡献能力, 以及微生物间的特定相互作用。通过对文献中报道的共培养体系与多组学研究成果的综合分析, 本文归纳总结了共培养微生物的多种组合模式, 包括具有共代谢作用的细菌-细菌体系<sup>[10]</sup>, 能够共栖生长并诱导多种酶产生的真菌-真菌体系<sup>[36]</sup>, 具有种间协同作用的真菌-细菌体系<sup>[37]</sup>, 以及互利共生关系的藻类-细菌体系<sup>[38]</sup>。通过科学合理地选择能够发挥微生物间特定相互作用的菌株进行共培养构建, 可以显著提高 PAHs 的降解效率和矿化程度。

## 2.2 共培养微生物组合

在构建共培养体系时, 根据上述构建原则及菌种类别不同, 可以分为细菌共培养体系、真菌共培养体系、细菌-真菌共培养体系以及细菌-藻类共培养体系。这些微生物通过不同的代谢途径和相关酶系共同作用, 实现对 PAHs 的有效降解(表 1)。

### 2.2.1 细菌-细菌共培养体系

在 PAHs 的生物修复过程中, 细菌被视为碳

氢化合物降解的关键微生物<sup>[46]</sup>。与单一细菌相比,混合细菌群落能够在生物修复过程中展现出更高的多样性、丰富的碳代谢途径以及更强的抗逆性,因此被广泛应用于污染场所<sup>[47]</sup>。通过多底物富集方法从焦化废水厂的活性污泥中开发出的混合细菌群落,能够在不同的环境条件下(如初始浓度、温度、pH值、盐度等)有效降解 PAHs<sup>[48]</sup>。Raquel 等<sup>[49]</sup>证实了细菌群落 BOS08 在 5–15 °C 低温条件下对 PAHs 的降解能力。王重阳<sup>[50]</sup>研究了高盐环境下 PAHs 的降解情况,发现在 10% 盐度下富集得到的嗜盐 PAHs 降解菌群 CY-1,能够在 3%–20% 盐度下完全去除体系中 100 mg/L 的菲,表明混合细菌在 PAHs 污染场地具有较高的适应性和多样性。细菌通过双加氧酶和单加氧酶等酶系在有氧条件下对 PAHs 进行降解,而共代谢作用在不同细菌之间酶系的特异性上起到了关键作用,从而影响 PAHs 的降解效率和途径<sup>[16]</sup>。Sakshi 等<sup>[51]</sup>使用 RT-qPCR 证实了萘双加氧酶 NAH 和儿茶酚 2,3-双加氧酶 C23O 在 2 株细菌降解混合 PAHs 过程中的基因表达差异:与食吡啉红球菌 (*Rhodococcus pyridinivorans*) 相比, C23O 基因在黄色考克氏菌 (*Kocuria flava*) 中的表达量高出 6.02 个对数级,而 *nah* 基因在吡啉红球菌中的表达量则比黄色考克氏菌高出 7.9 个对数级,证实基因表达的差异可能与细菌对 PAHs 的代谢途径有关。Zhong 等<sup>[10]</sup>将分枝杆菌 (*Mycobacterium* sp.) A1-PYR 与鞘氨醇单胞菌 (*Sphingomonas* sp.) PheB4 混合培养 7 d,降解了 50% 的芘。在降解过程中,菌株 A1-PYR 降解芘产生的代谢物 4-羟基菲被菌株 PheB4 作为共代谢底物,在混合培养中快速生长,进而增强了相关酶活性并促进了芘的降解<sup>[10]</sup>。以上研究表明,混合细菌通过共代谢底物刺激微生物中相关功能酶,提高了对污染物的去除能力。因此,可以利用共代

谢底物来调节细菌间的协作和共生关系。例如,当添加蒽作为共代谢底物时,土壤中细菌共生网络的模块性显著增强,表明细菌物种间以共生关系为主,这种共生关系有助于促进污染物的矿化<sup>[52]</sup>。

### 2.2.2 真菌-真菌共培养体系

真菌-真菌共培养降解 PAHs 的体系包括木质素降解真菌和非木质素降解真菌两类,它们能够有效去除高分子量 PAHs。木质素降解真菌能够利用胞外酶裂解 PAHs 的芳香环,与细菌胞内酶相比,真菌分泌的用于木质素异化的胞外酶更有利于催化土壤中的 PAHs 的早期降解<sup>[53]</sup>。Bhattacharya 等<sup>[41]</sup>研究了糙皮侧耳 PO-3 的纯培养物以及与细菌和非担子菌真菌的共培养物对苯并[a]芘的降解程度,与纯培养的糙皮侧耳 PO-3 (降低率为 64.3%) 相比,糙皮侧耳 PO-3 与产黄青霉 (*Penicillium chrysogenum*) MTCC787 和铜绿假单胞菌 (*Pseudomonas aeruginosa*) MTCC1688 的共培养物对苯并[a]芘的降解率分别为 86.1% 和 75.1%;薄层色谱 (thin-layer chromatography, TLC) 分析结果表明,糙皮侧耳 PO-3 可将苯并[a]芘转化为极性代谢产物。由此可见,PO-3 先将苯并[a]芘氧化为具有更高生物利用度且极性更强的代谢物,然后供细菌和其他非木质素分解真菌利用,从而促进苯并[a]芘的降解。Bankole 等<sup>[36]</sup>将海洋真菌棘孢曲霉 (*Aspergillus aculeatus*) 和不规则毛霉 (*Mucor irregularis*) 进行共培养,结果显示在 7 d 内降解了 98.4% 的荧蒽,在共培养降解荧蒽的过程中,漆酶、木质素过氧化物酶和锰过氧化物酶的活性均显著增强。这一研究结果与 Yanto 等<sup>[54]</sup>的结论一致,证实了真菌微生物共培养形成的种间协同作用增强了酶的活性,从而促进了 PAHs 的生物降解。与单一培养相比,复合菌群中漆酶和锰过氧化物酶活性的提高表明,复合菌群在某些情况下能够提高木质

素降解真菌的降解效率<sup>[55]</sup>。赭曲霉(*Aspergillus ochraceus*)和棕青霉(*Penicillium janthinellum*)则通过细胞色素 P450 单加氧酶途径降解苯并[a]芘<sup>[56]</sup>。因此,通过木质素降解真菌和非木质素降解真菌的联合使用,能够有效去除土壤中的高分子量 PAHs,为环境修复提供了一种有效的生物降解策略。

### 2.2.3 真菌-细菌共培养体系

在真菌-细菌共培养降解 PAHs 的过程中,真菌首先利用其细胞壁和菌丝上的官能团快速吸附 PAHs 至其表面或内部,并通过胞外酶系统将有机污染物转化为毒性更低且生物利用度更高的中间代谢产物;随后,细菌将这些中间产物作为底物进行进一步的矿化<sup>[37]</sup>。同时,细菌也能够促进真菌在这种应激条件下的生长、发育和繁殖<sup>[57]</sup>。因此,利用真菌-细菌共培养体系降解 PAHs,通过两者间的协同作用可以使污染物得到更有效的去除。例如,白腐真菌通过其胞外酶系统(如漆酶)可以将 PAHs 转化为更易被细菌代谢的中间产物<sup>[58]</sup>。Boonchan 等<sup>[59]</sup>首次报道了使用特定的真菌-细菌共培养物降解高分子量 PAHs,发现共培养体系中真菌对苯并[a]芘的初始氧化,以及细菌对其代谢产物的进一步矿化是协同完成的。研究认为,PAHs 在自然界中的降解是真菌和细菌连续分解的结果,其中真菌对高分子量 PAHs 发起初始攻击,然后代谢产物由细菌进行后续的矿化。迪丽拜尔·吐尔逊<sup>[60]</sup>以苯并[a]芘为唯一碳源,从开菲尔中筛选出 4 株具有降解能力的菌株,结果显示酵母菌 TY-3 (38.63%)和芽孢杆菌 TC-41 (33.78%)的共培养体系在条件优化后,78 h 内可以降解 71.08% 的初始浓度为 19 mg/L 的苯并[a]芘。Atakpa 等<sup>[43]</sup>将一株能降解石油烃的真菌塞多孢菌属(*Scedosporium* sp.) ZYY 与产生物表面活性剂的细菌不动杆菌属(*Acinetobacter* sp.) Y2 进行共培

养,结果表明总石油烃的降解率在培养 7 d 后由 23.36% 提高到 58.61%;通过 RT-qPCR 验证,在共培养条件下,Y2 和 ZYY 分别高表达关键功能基因 *alkB* 和 *CYP52*。以上研究表明,真菌-细菌共培养可以促进共栖微生物间的协同作用,从而调控相关酶系的表达。利用不同菌株的功能互补性进行有针对性地有机组合是生物修复的有效途径。

### 2.2.4 藻类-细菌共培养体系

微藻与细菌共培养产生的相互作用在 PAHs 降解中起着重要作用。一方面,微藻可以通过光合作用快速产生脂质和碳氢化合物<sup>[61]</sup>,促进细菌的生长,从而启动 PAHs 的降解。细菌则通过其代谢活动矿化有机碳化合物,补充藻类生长过程中的营养物质和能量底物,从而实现物质和能量在共培养体系中的循环利用。另一方面,通过藻菌体系的生态互作(如寄生和互惠互利),可以导致 PAHs 降解基因的水平转移<sup>[62]</sup>。在藻-菌共培养降解芘的研究中,藻-菌间通过代谢产物的交换维持良好的互利共生关系,使藻菌保持较高的生长代谢活性,并有效降解 PAHs<sup>[38]</sup>。例如,Borde 等<sup>[63]</sup>利用一个包含藻类和细菌的微生态系统组合来实现 PAHs 的降解,在这个系统中,藻类的光合作用促进了细菌的生长,进而强化了 PAHs 的分解过程。Li 等<sup>[64]</sup>将分歧杆菌(*Mycobacterium* sp.)降解芘的代谢产物用于培育羊角月牙藻(*S. capricornutum*),结果表明相比芘作为唯一碳源,芘的细菌代谢产物可以显著促进藻类细胞的生长和增殖相关的基础代谢。Patel 等<sup>[65]</sup>利用集胞藻(*Synechocystis* sp.)和 2 种已知具有互补降解能力的芘降解菌假单胞菌(*Pseudomonas* sp.)和芽孢杆菌(*Bacillus* sp.)构成共培养体系,分析其对芘的降解情况,发现 16 d 内该体系对 50 mg/L 的芘去除率为 94.1%,并且在细菌存在的情况下,集胞藻的生

长和生物降解能力都得到了极大的提高。Luo 等<sup>[38]</sup>和 Grung 等<sup>[66]</sup>利用羊角月牙藻和分枝杆菌菌株 A1-PYR 的组合降解芘, 发现酚酸是芘的细菌降解产物, 它可用作植物激素, 促进藻类和细菌共培养物中的藻类生长。相关研究表明, 细菌矿化有机碳化合物可以补充藻类生长过程中的营养物质和能量底物, 而细菌矿化的主要来源是藻类有机质的再循环, 反映了藻类和细菌生长之间的协同关系<sup>[67]</sup>。这些研究揭示了微藻-细菌联合对高分子量 PAHs 的降解潜力, 并可用于进一步研究在联合体中选择合适的微生物。由此可见, 选择合适的微藻是建立藻-菌共培养体系的关键, 良好的共生关系能够有效提高 PAHs 的降解效率。

### 3 共培养微生物降解 PAHs 的机理

#### 3.1 酶的协同作用

在微生物降解 PAHs 的过程中, 酶的协同作用发挥着关键作用。这种协同作用不仅体现在不同微生物之间酶活性的互补上, 还体现在同一菌株内部不同酶之间的相互配合。在降解 PAHs 的过程中, 微生物会分泌特定的酶直接作用于 PAHs 分子, 这些酶能够催化 PAHs 分子中的化学键断裂、开环等反应, 从而将大分子的 PAHs 逐步降解为小分子物质(图 2)。

真菌在参与 PAHs 降解时, 主要依赖包括木质素降解酶, 如漆酶、木质素过氧化物酶和锰过氧化物酶, 它们能够氧化高分子量的 PAHs, 形成醌类化合物, 然后通过氢化、脱水等功能进一步分解, 最终实现 PAHs 的降解<sup>[70]</sup>。此外, 一些非木质素降解真菌也能产生细胞色素 P450 单加氧酶, 该酶可以羟基化低分子量的 PAHs, 形成不稳定的环氧芳烃, 这些环氧芳烃在环氧化物水解酶的催化下, 会生成反式二氢二醇和

酚类化合物, 随后酚类物质会进一步形成 *O*-甲基、木糖苷、葡糖苷酸和硫酸盐等复合物, 从而实现污染物的脱毒<sup>[68,71]</sup>。细菌通常利用加氧酶、脱氢酶等分解酶参与好氧条件下 PAHs 的转化或降解: 在羟基化双加氧酶的作用下, 细菌会将 PAHs 初始氧化形成顺式二氢二醇, 这些二氢二醇随后脱氢形成二羟基化的中间体, 然后通过儿茶酚途径进一步代谢成二氧化碳和水<sup>[72]</sup>。此外, 细菌中存在的细胞色素 P450 单加氧酶也与 PAHs 的降解密切相关<sup>[73]</sup>。微藻降解 PAHs 则主要通过单加氧酶途径和双加氧酶途径<sup>[69]</sup>。在共培养体系中, 微藻与细菌、真菌等微生物之间的互养共栖关系, 能够增强微生物群落对胁迫环境的抗性, 从而更有利于 PAHs 的降解, 这种协同作用可能源于不同微生物之间酶活性的互补, 使得原本难以降解的高分子量 PAHs 能够被有效转化。

#### 3.2 代谢途径的互补

代谢途径的互补是微生物降解 PAHs 的另一个重要机制。不同微生物种类具有不同的代谢途径, 这些途径能够相互补充, 共同推进 PAHs 的降解进程。Kotterman 等<sup>[74]</sup>的研究表明, 当单独接种烟管菌 BOS55 时, 苯并[a]芘的矿化率仅为约 8%; 然而, 在加入活性污泥后, 矿化率显著提升至 27%; 该研究揭示了真菌和细菌在共培养体系中代谢途径的互补机制: 真菌凭借其特有的酶系统对高分子量 PAHs 进行初步转化, 而细菌则利用自身完整的代谢途径完成后续的矿化过程。Ibrar 等<sup>[75]</sup>采用宏基因组组装和分箱分析的方法, 阐明了 PAHs 降解菌群的代谢潜力和途径; 结果表明宏基因组重建的 bins 揭示了群落内细菌的交叉喂养现象, 同时指出群落中的单个细菌并不一定需要具备完整的 PAHs 降解途径, 这种代谢途径的互补性使得微生物能够更为高效地降解高分子量的 PAHs。Sun 等<sup>[40]</sup>构

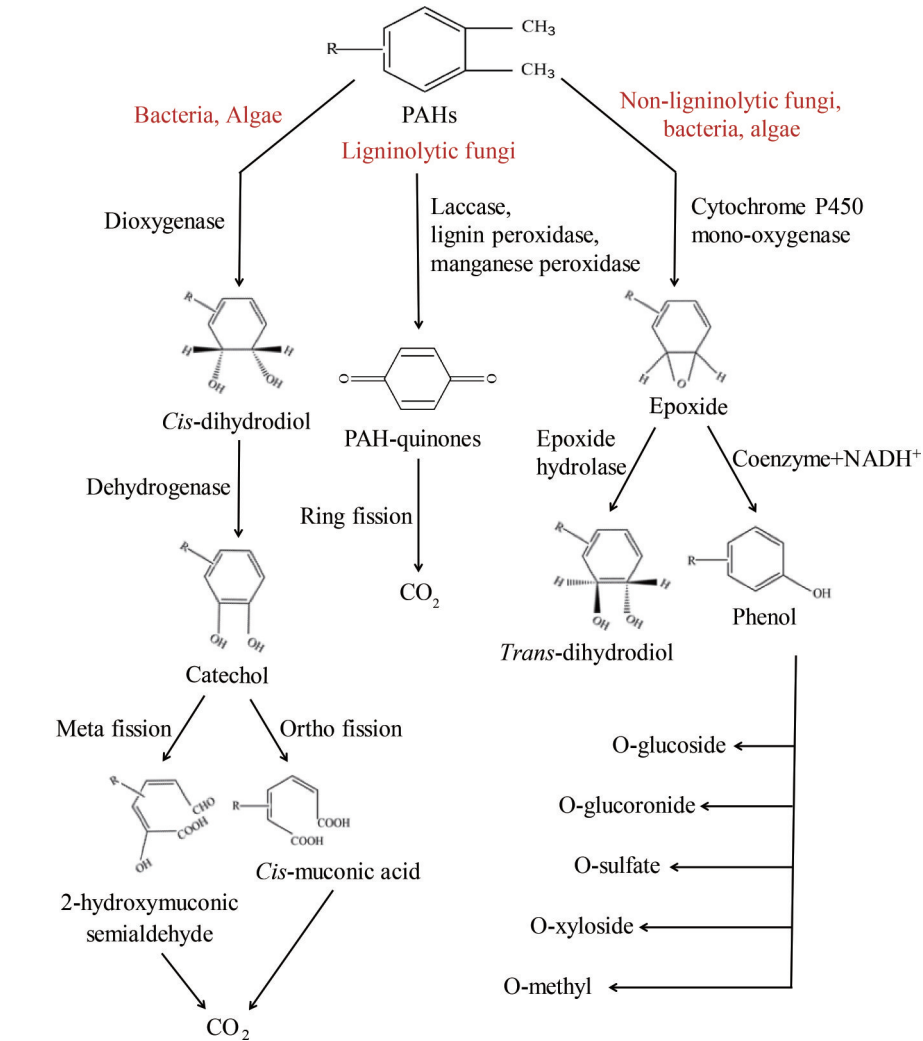


图2 微生物对PAHs的主要降解途径<sup>[68-69]</sup>

Figure 2 The main degradation pathway of PAHs by microorganisms<sup>[68-69]</sup>.

建了含有红球菌 WB9 和分枝杆菌 WY10 的有效菲降解共培养物，发现菌株 WB9 降解菲的最终产物 1-羟基-2-萘甲酸可作为菌株 WY10 的生长底物，进而促进菌株 WY10 的生长并加速菲的降解；同时，菌株 WY10 在降解菲和 1-羟基-2-萘甲酸的过程中会形成邻苯二甲酸酯和原儿茶酸，这些物质被菌株 WB9 吸收并降解，最终进入三羧酸(tricarboxylic acid, TCA)循环(图 3)。在共培养体系中形成的代谢交叉喂养网络，最终实现了对 PAHs 的完全矿化，这种协同作用不仅

提高了 PAHs 的降解效率，还增强了微生物群落对环境变化的适应能力<sup>[76]</sup>。

### 3.3 群体感应的调控

在共培养微生物降解 PAHs 的过程中，群体感应(quorum sensing, QS)作为一种重要的细胞间通讯机制，在细菌-细菌和细菌-真菌之间以小信号分子，如酰基高丝氨酸内酯(acyl-homoserine lactones, AHLs)、自诱导物(autoinducer 2, AI-2)和自诱导肽(autoinducer peptides, AIPs)为群体感应系统进行细胞间交换<sup>[77]</sup>，通过识别这些信号



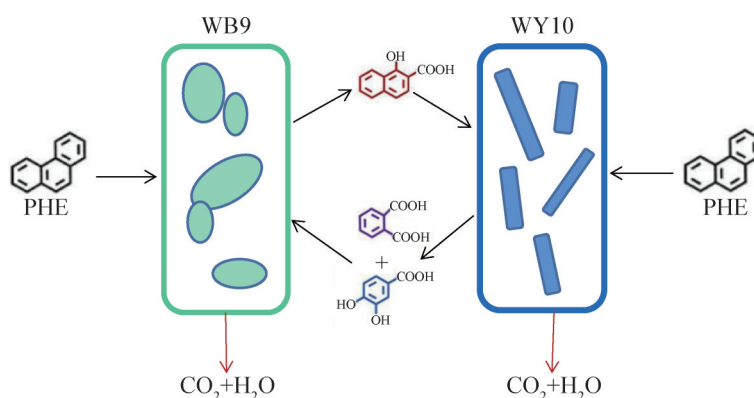


图3 细菌共培养降解菲的代谢交叉喂养模型<sup>[40]</sup>

Figure 3 Metabolic cross-feeding model of bacterial co-culture for degrading PHE<sup>[40]</sup>.

分子，微生物能够调控基因表达，从而影响细菌的代谢活动、生物膜形成以及控制整个群落的状态，进而增强菌群的稳定性，提高整个群体的生存能力<sup>[78]</sup>。Chen 等<sup>[79]</sup>使用 2 种不同的群体感应系统来构建“激活”菌株(rhl 系统)和“阻遏”菌株(cin 系统)，当 2 种菌株共培养时，这 2 种信号调控机制会在种群水平上共同产生耦合的正反馈和负反馈调节，对共培养系统的种群密度稳定起到关键作用。Yu 等<sup>[80]</sup>从一株具有良好 PAHs 降解能力的鞘氨醇单胞菌目成员食轻油黄色球菌(*Croceicoccus naphthovorans*) PQ-2 中鉴定出功能性的 LuxI-LuxR 型群体感应系统，该 QS 系统能够促进 PAHs 的降解，但其失活会导致 PAHs 降解显著降低。此外，直接投加群体感应信号分子或使用能产生信号分子的菌剂可以进一步促进 PAHs 的降解<sup>[81]</sup>。尽管群体感应调控在 PAHs 降解中具有巨大潜力，但其调控机制复杂且易受环境因素影响，因此在实际应用中仍面临诸多挑战。

## 4 总结与展望

PAHs 在全球环境中广泛分布且不断累积，其带来的生态和健康风险引发了人们对 PAHs 污染防治与治理的高度关注。由于 PAHs 的生物可

利用性差，且微生物活性易受各类环境因素影响，单一微生物对 PAHs 的降解效率往往不佳，降解周期也相对漫长。然而，共培养微生物降解 PAHs 的方法不仅能提高降解效率，还能促进微生物间的协同效应，增强整体系统的稳定性和适应性，因此在 PAHs 污染治理中具有广阔的应用前景。本文归纳了具有形成共培养潜力以降解 PAHs 的菌种及共培养构建原则，并对降解 PAHs 的共培养微生物组合与降解机理进行了综述。尽管已初步揭示了共培养微生物降解 PAHs 的一些基本机制，但仍存在诸多亟待解决的问题：(1) 在微生物群落方面，对于微生物群落中不同功能的菌属降解 PAHs 的机制及其相互作用(如协同、拮抗、竞争、共生等)的具体问题仍需深入研究；(2) 在降解酶表达调控方面，如何有效调控关键降解酶的表达仍不明确；(3) 在环境适应方面，如何应对复杂多变的环境条件以实现 PAHs 的高效降解仍有待进一步探索。

未来共培养微生物降解 PAHs 的研究可以从以下几个方面展开：(1) 研究在 PAHs 胁迫环境下，共培养微生物体系中冗余基因(即非必需但在特定条件下可能发挥重要作用的基因)的表达模式、功能及其对 PAHs 降解的贡献；(2) 利用基因工程、代谢工程等手段，对天然微生物菌

群中在降解 PAHs 方面起关键作用的微生物进行改造和优化, 构建基因工程菌群以此提高其降解效率和抗逆性。通过探索冗余基因和关键微生物在 PAHs 降解中的作用, 以及优化共培养微生物组合、降解条件和生物过程监测方法, 有望实现对 PAHs 污染的高效、经济、可持续治理。

## 作者贡献声明

王箐: 构思论文结构并撰写文章; 吕倩婧: 提供理论支持; 杨灼南: 参与论文讨论和构思; 靳奥飞: 参与论文讨论和构思; 张瑞: 修改手稿。

## 作者利益冲突公开声明

作者声明不存在任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

## 参考文献

- [1] BARBOSA JRF, ROCHA BA, SOUZA MCO, BOCATO MZ, AZEVEDO LF, ADEYEMI JA, SANTANA A, CAMPIGLIA AD. Polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs): updated aspects of their determination, kinetics in the human body, and toxicity[J]. *Journal of Toxicology and Environmental Health Part B, Critical Reviews*, 2023, 26(1): 28-65.
- [2] QIAO M, QI WX, LIU HJ, QU JH. Oxygenated polycyclic aromatic hydrocarbons in the surface water environment: occurrence, ecotoxicity, and sources[J]. *Environment International*, 2022, 163: 107232.
- [3] DAI CM, HAN YM, DUAN YP, LAI XY, FU RB, LIU SG, LEONG KH, TU Y, ZHOU L. Review on the contamination and remediation of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) in coastal soil and sediments[J]. *Environmental Research*, 2022, 205: 112423.
- [4] ISMAIL NA, KASMURI N, HAMZAH N. Microbial bioremediation techniques for polycyclic aromatic hydrocarbon (PAHs): a review[J]. *Water, Air & Soil Pollution*, 2022, 233(4): 124.
- [5] ALAO MB, ADEBAYO EA. Fungi as veritable tool in bioremediation of polycyclic aromatic hydrocarbons-polluted wastewater[J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2022, 62(3/4): 223-244.
- [6] GOSAI HB, PANSERIYA HZ, PATEL PG, PATEL AC, SHANKAR A, VARJANI S, DAVE BP. Exploring bacterial communities through metagenomics during bioremediation of polycyclic aromatic hydrocarbons from contaminated sediments[J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 842: 156794.
- [7] TOMAR RS, RAI-KALAL P, JAJOO A. Impact of polycyclic aromatic hydrocarbons on photosynthetic and biochemical functions and its bioremediation by *Chlorella vulgaris*[J]. *Algal Research*, 2022, 67: 102815.
- [8] KUMARI S, REGAR RK, MANICKAM N. Improved polycyclic aromatic hydrocarbon degradation in a crude oil by individual and a consortium of bacteria[J]. *Bioresource Technology*, 2018, 254: 174-179.
- [9] ARUN A, RAJA PP, ARTHI R, ANANTHI M, KUMAR KS, EYINI M. Polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) biodegradation by basidiomycetes fungi, *Pseudomonas* isolate, and their cocultures: comparative *in vivo* and *in silico* approach[J]. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 2008, 151(2): 132-142.
- [10] ZHONG Y, LUAN TG, LIN L, LIU H, TAM NFY. Production of metabolites in the biodegradation of phenanthrene, fluoranthene and pyrene by the mixed culture of *Mycobacterium* sp. and *Sphingomonas* sp. [J]. *Bioresource Technology*, 2011, 102(3): 2965-2972.
- [11] GHOSAL D, GHOSH S, DUTTA TK, AHN Y. Current state of knowledge in microbial degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs): a review[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 1369.
- [12] LIU YL, HU HY, ZANAROLI G, XU P, TANG HZ. A *Pseudomonas* sp. strain uniquely degrades PAHs and heterocyclic derivatives *via* lateral dioxygenation pathways[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2021, 403: 123956.
- [13] 刘玉华, 王慧, 胡晓珂. 不动杆菌属(*Acinetobacter*)细菌降解石油烃的研究进展[J]. *微生物学通报*, 2016, 43(7): 1579-1589.
- [14] LIU YH, WANG H, HU XK. Recent advances in the biodegradation of hydrocarbons by *Acinetobacter* species[J]. *Microbiology China*, 2016, 43(7): 1579-1589 (in Chinese).
- [14] 高秀荣, 林姗姗, 孙安琪, 廖用开, 张又驰, 蔡超. 一株多环芳烃降解菌的筛选及其降解特性[J]. *环境工程学报*, 2020, 14(6): 1668-1678.
- [14] GAO XR, LIN SN, SUN AQ, LIAO YK, ZHANG YC, CAI C. Screening and degradation characteristics of a PAHs-degrading bacteria[J]. *Chinese Journal of Environmental Engineering*, 2020, 14(6): 1668-1678 (in Chinese).
- [15] WANG WP, WANG L, SHAO ZZ. Polycyclic aromatic hydrocarbon (PAH) degradation pathways of the obligate marine PAH degrader *Cycloclasticus* sp. strain P1[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2018, 84(21): e01261-18.
- [16] ZENG J, ZHU QH, LI YJ, DAI YL, WU YC, SUN YH, MIU LY, CHEN H, LIN XG. Isolation of diverse pyrene-degrading bacteria *via* introducing readily utilized phenanthrene[J]. *Chemosphere*, 2019, 222: 534-540.
- [17] SATHISHKUMAR M, BINUPRIYA AR, BAIK SH, YUN SE. Biodegradation of crude oil by individual bacterial strains and a mixed bacterial consortium isolated from hydrocarbon contaminated areas[J]. *CLEAN-Soil, Air, Water*, 2008, 36(1): 92-96.
- [18] PATEL AB, MAHALA K, JAIN K, MADAMWAR D.

- Development of mixed bacterial cultures DAK11 capable for degrading mixture of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs)[J]. *Bioresource Technology*, 2018, 253: 288-296.
- [19] BOKADE P, BAJAJ A. Molecular advances in mycoremediation of polycyclic aromatic hydrocarbons: exploring fungal bacterial interactions[J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2023, 63(3/4): 239-256.
- [20] TEERAPATSAKUL C, POTHIRATANA C, CHITRADON L, THACHEPAN S. Biodegradation of polycyclic aromatic hydrocarbons by a thermotolerant white rot fungus *Trametes polyzona* RYNF13[J]. *The Journal of general and applied microbiology*, 2016, 62(6): 303-312.
- [21] AGRAWAL N, VERMA P, SHAHI SK. Degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons (phenanthrene and pyrene) by the ligninolytic fungi *Ganoderma lucidum* isolated from the hardwood stump[J]. *Bioresources and Bioprocessing*, 2018, 5(1): 1-9.
- [22] HADIBARATA T, KRISTANTI RA, HAMDZAH M. Biosorption and biotransformation of fluoranthene by the white-rot fungus *Pleurotus eryngii* F032[J]. *Biotechnology and Applied Biochemistry*, 2014, 61(2): 126-133.
- [23] 丁洁, 陈宝梁, 朱利中. 黄孢原毛平革菌菌球对多环芳烃的生物吸附和生物降解作用[J]. *科学通报*, 2012, 57(24): 2276-2284.
- DING J, CHEN BL, ZHU LZ. Biosorption and biodegradation of polycyclic aromatic hydrocarbons by *Phanerochaete chrysosporium* in aqueous solution[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2012, 57(24): 2276-2284 (in Chinese).
- [24] 田晶, 徐小琳, 康彦顺, 汤伟华, 刘思琪. 广谱性多环芳烃降解真菌 *Aspergillus flavus* AD-X-1 的筛选及其性能研究[J]. *生物技术通报*, 2018, 34(8): 115-122.
- TIAN J, XU XL, KANG YS, TANG WH, LIU SQ. Screening and characteristics of a broad spectrum fungus degrading polycyclic-aromatic hydrocarbons: *Aspergillus flavus* AD-X-1[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2018, 34(8): 115-122 (in Chinese).
- [25] ESTEVES F, RUEFF J, KRANENDONK M. The central role of cytochrome P450 in xenobiotic metabolism: a brief review on a fascinating enzyme family[J]. *Journal of Xenobiotics*, 2021, 11(3): 94-114.
- [26] IMAM A, SUMAN SK, KANAUIA PK, RAY A. Biological machinery for polycyclic aromatic hydrocarbons degradation: a review[J]. *Bioresource Technology*, 2022, 343: 126121.
- [27] AHMAD I. Microalgae—bacteria consortia: a review on the degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs)[J]. *Arabian Journal for Science and Engineering*, 2022, 47(1): 19-43.
- [28] 皮永蕊, 吕永红, 柳莹, 唐永政, 高丽, 包木太. 微藻-细菌共生体系在废水处理中的应用[J]. *微生物学报*, 2019, 59(6): 1188-1196.
- PI YR, LÜ YH, LIU Y, TANG YZ, GAO L, BAO MT. Application of microalgae-bacteria symbiosis system in wastewater treatment[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2019, 59(6): 1188-1196 (in Chinese).
- [29] NARRO ML, CERNIGLIA CE, BAALEN CV, GIBSON DT. Metabolism of phenanthrene by the marine cyanobacterium *Agmenellum quadruplicatum* PR-6[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1992, 58(4): 1351-1359.
- [30] 罗丽娟. 羊角月牙藻(*Selenastrum capricornutum*)对高环多环芳烃的降解行为研究[D]. 广州: 中山大学博士学位论文, 2013.
- LUO LJ. Study on degradation behavior of high-ring polycyclic aromatic hydrocarbons by *Selenastrum capricornutum*[D]. Guangzhou: Doctoral Dissertation of Sun Yat-sen University, 2013 (in Chinese).
- [31] LEI AP, HU ZL, WONG YS, TAM NFY. Removal of fluoranthene and pyrene by different microalgal species[J]. *Bioresource Technology*, 2007, 98(2): 273-280.
- [32] 李苏洁, 陈姗姗, 栾天罡. 藻菌共生处理污水的机制与应用研究进展[J]. *微生物学报*, 2022, 62(3): 918-929.
- LI SJ, CHEN SS, LUAN TG. Advances in mechanisms and applications of algae-bacteria/fungi symbiosis in sewage treatment[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2022, 62(3): 918-929 (in Chinese).
- [33] PREMNATH N, MOHANRASU K, RAO RGR, DINESH GH, PRAKASH GS, ANANTHI V, PONNUCHAMY K, MUTHUSAMY G, ARUN A. A crucial review on polycyclic aromatic hydrocarbons-environmental occurrence and strategies for microbial degradation[J]. *Chemosphere*, 2021, 280: 130608.
- [34] FESTA S, COPPOTELLI BM, MORELLI IS. Bacterial diversity and functional interactions between bacterial strains from a phenanthrene-degrading consortium obtained from a chronically contaminated-soil[J]. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 2013, 85: 42-51.
- [35] YU GH, SUN YM, HAN HY, YAN X, WANG Y, GE XX, QIAO B, TAN LL. Coculture, an efficient biotechnology for mining the biosynthesis potential of macrofungi via interspecies interactions[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 663924.
- [36] BANKOLE PO, OMONI VT, MULLA SI, ADEBAJO SO, ADEKUNLE AA. Co-biomass degradation of fluoranthene by marine-derived fungi *Aspergillus aculeatus* and *Mucor irregularis*: comprehensive process optimization, enzyme induction and metabolic analyses [J]. *Arabian Journal of Chemistry*, 2022, 15(9): 104036.
- [37] ESPINOSA-ORTIZ EJ, RENE ER, GERLACH R. Potential use of fungal-bacterial co-cultures for the removal of organic pollutants[J]. *Critical Reviews in Biotechnology*, 2022, 42(3): 361-383.
- [38] LUO SS, CHEN BW, LIN L, WANG XW, TAM NFY, LUAN TG. Pyrene degradation accelerated by constructed consortium of bacterium and microalga: effects of degradation products on the microalgal growth[J]. *Environmental Science & Technology*, 2014, 48(23): 13917-13924.
- [39] WANAPAIAN P, LAOTHAMTEEP N, VEJARANO F, CHAKRABORTY J, SHINTANI M, MUANGCHINDA C, MORITA T, MINAKUCHI CS, INOUE K, NOJIRI H, PINYAKONG O. Synergistic degradation of pyrene by five culturable bacteria in a mangrove sediment-derived bacterial consortium[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2018, 342: 561-570.
- [40] SUN SS, WANG HZ, YAN K, LOU J, DING JH, SNYDER SA, WU LS, XU JM. Metabolic interactions in

- a bacterial co-culture accelerate phenanthrene degradation[J]. *Journal of hazardous materials*, 2021, 403: 123825.
- [41] BHATTACHARYA S, DAS A, PALANISWAMY M, ANGAYARKANNI J. Degradation of benzo[a]pyrene by *Pleurotus ostreatus* PO-3 in the presence of defined fungal and bacterial co-cultures[J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2016, 57(2): 95-103.
- [42] LI J, CHEN WX, ZHOU W, WANG Y, DENG MC, ZHOU SQ. Synergistic degradation of pyrene by *Pseudomonas aeruginosa* PA06 and *Achromobacter* sp. AC15 with sodium citrate as the co-metabolic carbon source[J]. *Ecotoxicology*, 2021, 30(7): 1487-1498.
- [43] ATAKPA EO, ZHOU HH, JIANG LJ, MA YH, LIANG YP, LI YH, ZHANG DD, ZHANG CF. Improved degradation of petroleum hydrocarbons by co-culture of fungi and biosurfactant-producing bacteria[J]. *Chemosphere*, 2022, 290: 133337.
- [44] XIAO L, ZHAO XH, YAO JH, LU Q, FENG XJ, WU SM. Biodegradation and adsorption of benzo[a]pyrene by fungi-bacterial coculture[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2024, 283: 116811.
- [45] SUBASHCHANDRABOSE SR, VENKATESWARLU K, VENKIDUSAMY K, PALANISAMI T, NAIDU R, MEGHARAJ M. Bioremediation of soil long-term contaminated with PAHs by algal-bacterial synergy of *Chlorella* sp. MM3 and *Rhodococcus wratislaviensis* strain 9 in slurry phase[J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 659: 724-731.
- [46] VARJANI S, UPASANI VN. Bioaugmentation of *Pseudomonas aeruginosa* NCIM 5514—a novel oily waste degrader for treatment of petroleum hydrocarbons[J]. *Bioresource Technology*, 2021, 319: 124240.
- [47] CUI JQ, HE ZQ, NTAKIRUTIMANA S, LIU ZH, LI BZ, YUAN YJ. Artificial mixed microbial system for polycyclic aromatic hydrocarbons degradation[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2023, 14: 1207196.
- [48] LI D, LI K, LIU Y, WANG LP, LIU N, HUANG SM. Synergistic PAH biodegradation by a mixed bacterial consortium: based on a multi-substrate enrichment approach[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2023, 30(9): 24606-24616.
- [49] RAQUEL S, NATALIA G, LUIS FERNANDO B, MARIA CARMEN M. Biodegradation of high-molecular-weight polycyclic aromatic hydrocarbons by a wood-degrading consortium at low temperatures[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2013, 83(2): 438-449.
- [50] 王重阳. 嗜盐微生物对典型多环芳烃的降解及其分子机制的研究[D]. 北京: 清华大学博士学位论文, 2018.  
WANG CY. Study on degradation of typical polycyclic aromatic hydrocarbons by halophilic microorganisms and its molecular mechanism[D]. Beijing: Doctoral Dissertation of Tsinghua University, 2018 (in Chinese).
- [51] SAKSHI, SINGH SK, HARITASH AK. Bacterial degradation of mixed-PAHs and expression of PAH-catabolic genes[J]. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2023, 39(2): 47.
- [52] 朱清禾, 曾军, 吴宇澄, 杨洁, 林先贵. 多环芳烃共代谢对苯并[a]蒽微生物降解的影响及机制[J]. *中国环境科学*, 2022, 42(2): 808-814.
- ZHU QH, ZENG J, WU YC, YANG J, LIN XG. Effect of co-metabolism by polycyclic aromatic hydrocarbon on the microbial degradation of benzo[a]anthracene and its mechanism[J]. *China Environmental Science*, 2022, 42(2): 808-814 (in Chinese).
- [53] CHI YJ, HATAKKA A, MAIJALA P. Can co-culturing of two white-rot fungi increase lignin degradation and the production of lignin-degrading enzymes?[J]. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 2007, 59(1): 32-39.
- [54] YANTO DHY, TACHIBANA S. Potential of fungal co-culturing for accelerated biodegradation of petroleum hydrocarbons in soil[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2014, 278: 454-463.
- [55] CUI TW, YUAN B, GUO HW, TIAN H, WANG WM, MA YQ, LI CZ, FEI Q. Enhanced lignin biodegradation by consortium of white rot fungi: microbial synergistic effects and product mapping[J]. *Biotechnology for Biofuels*, 2021, 14(162): 1-11.
- [56] OSTREM LOSS EM, YU JH. Bioremediation and microbial metabolism of benzo(a)pyrene[J]. *Molecular Microbiology*, 2018, 109(4): 433-444.
- [57] FREY-KLETT P, BURLINSON P, DEVEAU A, BARRET M, TARKKA M, SARNIGUET A. Bacterial-fungal interactions: hyphens between agricultural, clinical, environmental, and food microbiologists[J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2011, 75(4): 583-609.
- [58] 林先贵, 吴宇澄, 曾军, 李焯楨, 张晶, 尹睿. 多环芳烃的真菌漆酶转化及污染土壤修复技术[J]. *微生物学通报*, 2017, 44(7): 1720-1727.  
LIN XG, WU YC, ZENG J, LI XZ, ZHANG J, YIN R. Transformation of polycyclic aromatic hydrocarbon by fungal laccases and potential application in soil remediation[J]. *Microbiology China*, 2017, 44(7): 1720-1727 (in Chinese).
- [59] BOONCHAN S, BRITZ ML, STANLEY GA. Degradation and mineralization of high-molecular-weight polycyclic aromatic hydrocarbons by defined fungal-bacterial cocultures[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, 66(3): 1007-1019.
- [60] 迪丽拜尔·吐尔逊. 新疆开菲尔中 *Bacillus haynesii* 与 *Kluyveromyces marxianus* 共培养降解苯并芘及其协同作用研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆师范大学硕士学位论文, 2024.  
TURSUN D. Study on co-cultivation of *Bacillus haynesii* and *Kluyveromyces marxianus* from Xinjiang kefir for degradation of benzo[a]pyrene and their synergistic effects[D]. Urumqi: Master's Dissertation of Xinjiang Normal University, 2024 (in Chinese).
- [61] SIVAKUMAR G, XU JF, THOMPSON RW, YANG Y, RANDOL-SMITH P, WEATHERS PJ. Integrated green algal technology for bioremediation and biofuel[J]. *Bioresource Technology*, 2012, 107: 1-9.
- [62] CHERNIKOVA TN, BARGIELA R, TOSHCHAKOV SV, SHIVARAMAN V, LUNEV EA, YAKIMOV MM, THOMAS DN, GOLYSHIN PN. Hydrocarbon-degrading bacteria *Alcanivorax* and *Marinobacter* associated with microalgae *Pavlova lutheri* and *Nannochloropsis oculata*[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 572931.

- [63] BORDE X, GUIEYSSE B, DELGADO O, MUÑOZ R, HATTI-KAUL R, NUGIER-CHAUVIN C, PATIN H, MATTIASSON B. Synergistic relationships in algal-bacterial microcosms for the treatment of aromatic pollutants[J]. *Bioresource Technology*, 2003, 86(3): 293-300.
- [64] LI XJ, CAI FS, LUAN TG, LIN L, CHEN BW. Pyrene metabolites by bacterium enhancing cell division of green alga *Selenastrum capricornutum*[J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 689: 287-294.
- [65] PATEL JG, NIRMAL KUMAR JI, KUMAR RN, KHAN SR. Enhancement of pyrene degradation efficacy of *Synechocystis* sp., by construction of an artificial microalgal-bacterial consortium[J]. *Cogent Chemistry*, 2015, 1(1): 1064193.
- [66] GRUNG M, RUUS A, SCHNEIDER SC, HJERMANN DO, BORGA K. Toxicokinetics of pyrene in the freshwater alga *Chara rudis*[J]. *Chemosphere*, 2016, 157: 49-56.
- [67] LE CHEVANTON M, GARNIER M, BOUGARAN G, SCHREIBER N, LUKOMSKA E, BERARD JB, FOUILLAND E, BERNARD O, CADORET JP. Screening and selection of growth-promoting bacteria for *Dunaliella* cultures[J]. *Algal Research*, 2013, 2(3): 212-222.
- [68] BAMFORTH SM, SINGLETON I. Bioremediation of polycyclic aromatic hydrocarbons: current knowledge and future directions[J]. *Journal of Chemical Technology & Biotechnology*, 2005, 80(7): 723-736.
- [69] ASGHARI S, RAJABI F, TARRAHI R, SALEHI-LISAR SY, ASNAASHARI S, OMIDI Y, MOVAFEGHI A. Potential of the green microalga *Chlorella vulgaris* to fight against fluorene contamination: evaluation of antioxidant systems and identification of intermediate biodegradation compounds[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2020, 32: 411-419.
- [70] UL ARIFEEN MZ, MA YN, WU TS, CHU C, LIU X, JIANG JP, LI DX, XUE YR, LIU CH. Anaerobic biodegradation of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) by fungi isolated from anaerobic coal-associated sediments at 2.5 km below the seafloor[J]. *Chemosphere*, 2022, 303: 135062.
- [71] KADRI T, ROUISSI T, BRAR SK, CLEDON M, SARMA S, VERMA M. Biodegradation of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) by fungal enzymes: a review[J]. *Journal of Environmental Sciences*, 2017, 51: 52-74.
- [72] KIM SJ, KWEON O, JONES RC, EDMONDSON RD, CERNIGLIA CE. Genomic analysis of polycyclic aromatic hydrocarbon degradation in *Mycobacterium vanbaalenii* PYR-1[J]. *Biodegradation*, 2008, 19(6): 859-881.
- [73] BREZNA B, KWEON O, STINGLEY RL, FREEMAN JP, KHAN AA, POLEK B, JONES RC, CERNIGLIA CE. Molecular characterization of cytochrome P450 genes in the polycyclic aromatic hydrocarbon degrading *Mycobacterium vanbaalenii* PYR-1[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2006, 71: 522-532.
- [74] KOTTERMAN MJJ, VIS EH, FIELD JA. Successive mineralization and detoxification of benzo[a]pyrene by the white rot fungus *Bjerkandera* sp. strain BOS55 and indigenous microflora[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1998, 64(8): 2853-2858.
- [75] IBRAR M, YANG XW. Reconstructing polyaromatic hydrocarbons degrading pathways in the enriched bacterial consortium and their biosurfactants characterization[J]. *Journal of Environmental Chemical Engineering*, 2022, 10(2): 107219.
- [76] CHEN YS, HUANG YH, LV HX, ZHAO HM, XIANG L, LI H, MO CH, LI YW, CAI QY. Simultaneous biodegradation of polycyclic aromatic hydrocarbons and phthalates by bacterial consortium and its bioremediation for complex polluted soil and sewage sludge[J]. *Bioresource Technology*, 2024, 408: 131161.
- [77] WU SB, LIU JH, LIU CJ, YANG AD, QIAO JJ. Quorum sensing for population-level control of bacteria and potential therapeutic applications[J]. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2020, 77: 1319-1343.
- [78] GARG N, MANCHANDA G, KUMAR A. Bacterial quorum sensing: circuits and applications[J]. *Antonie van Leeuwenhoek*, 2014, 105: 289-305.
- [79] CHEN Y, KIM JK, HIRNING AJ, JOSIC K, BENNETT MR. Emergent genetic oscillations in a synthetic microbial consortium[J]. *Science*, 2015, 349(6251): 986-989.
- [80] YU ZL, HU ZY, XU QM, ZHANG MT, YUAN N, LIU JR, QIU M, YIN JH. The LuxI/LuxR-type quorum sensing system regulates degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons via two mechanisms[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(15): 5548.
- [81] 余晓龙, 毛旭辉, 郑焰. 群体感应调控有机污染物生物降解研究进展[J]. *环境工程技术学报*, 2023, 13(5): 1686-1693.
- YU XL, MAO XH, ZHENG Y. Research progress on quorum sensing regulation of organic pollutants biodegradation[J]. *Journal of Environmental Engineering Technology*, 2023, 13(5): 1686-1693 (in Chinese).