

专论与综述

运动细菌的趋化性及其对微生物群落的影响

李孝丹^{1,2,3}, 吴浪涛^{1,2,3}, 方芳^{*1,2,3}

1 江南大学 未来食品科学中心, 江苏 无锡 214122

2 江南大学 生物工程学院 工业生物技术教育部重点实验室, 江苏 无锡 214122

3 江南大学 食品科学与资源挖掘全国重点实验室, 江苏 无锡 214122

李孝丹, 吴浪涛, 方芳. 运动细菌的趋化性及其对微生物群落的影响[J]. 微生物学通报, 2025, 52(5): 2018-2032.

LI Xiaodan, WU Langtao, FANG Fang. Chemotaxis of motile bacteria and its impact on microbial communities[J]. Microbiology China, 2025, 52(5): 2018-2032.

摘要: 细菌趋化性是指利用自身的运动能力对环境化学物质浓度梯度产生响应, 使其由随机运动转变为具有偏向性的运动, 是细菌适应环境的一种基本属性。了解细菌趋化性及其与环境和微生物体系的相互作用机制, 对于阐明它们在调节微生物群落结构、降解污染物和参与生态物质循环等方面的作用和影响具有重要意义。本文概述了细菌的常见运动方式、趋化模式和相关信号传导机制; 分析探讨了研究细菌趋化性的常见方法及影响细菌趋化性的物理、化学和生物因素; 系统阐述了运动细菌的趋化性对微生物群落形成和结构的影响, 为研究运动细菌在共生体系或食品发酵过程影响微生物群落结构、菌间互作和物质代谢等方面提供了理论参考。

关键词: 趋化性; 运动方式; 细菌; 微生物群落; 分析方法

Chemotaxis of motile bacteria and its impact on microbial communities

LI Xiaodan^{1,2,3}, WU Langtao^{1,2,3}, FANG Fang^{*1,2,3}

1 Science Center for Future Foods, Jiangnan University, Wuxi 214122, Jiangsu, China

2 Key Laboratory of Industrial Biotechnology of Ministry of Education, School of Biotechnology, Jiangnan University, Wuxi 214122, Jiangsu, China

3 State Key Laboratory of Food Science and Resources, Jiangnan University, Wuxi 214122, Jiangsu, China

Abstract: Bacterial chemotaxis is a fundamental property of bacteria to adapt to the

资助项目: 国家自然科学基金(32172182); 江苏省合成生物基础研究中心资助项目(BK20233003)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (32172182) and the Funding Project of Jiangsu Synthetic Biology Basic Research Center (BK20233003).

*Corresponding author. E-mail: ffang@jiangnan.edu.cn

Received: 2024-09-06; Accepted: 2024-10-21; Published online: 2024-11-18

environment. Bacteria respond to the concentration gradient of chemical substances in the environment by switching from random motion to biased motion. Understanding the mechanisms of bacterial chemotaxis and interactions in the environment and system is of great significance to clarify the roles and effects of bacterial chemotaxis in regulating microbial community structure, degrading pollutants, and participating in the material cycle of the ecosystem. This review summarizes the common patterns of motility, patterns of chemotaxis, and related signal transduction mechanisms in bacteria. Then, this paper expounds the common methods for studying bacterial chemotaxis and the physical, chemical, and biological factors affecting bacterial chemotaxis. Furthermore, this paper elaborates on the effects of chemotaxis of motile bacteria on the formation and structure of microbial communities. This review is expected to provide theoretical reference for studying the effects of motile bacteria on microbial community structure, bacterial interactions, and substance metabolism in the symbiotic system or food fermentation process.

Keywords: chemotaxis; patterns of motility; bacteria; microbial community; analysis methods

自然界中,细菌常主动利用自身特性选择有利的生存环境。这种特性表现为“运动”,其趋利避害的行为称为“趋化性”^[1]。细菌的运动通常是随机游走,但当细菌对化学刺激做出响应并产生定向运动时,这种运动模式便称为趋化性。细菌的这种运动受到一个复杂的多蛋白介导系统的控制^[2]。这种运动机制有助于细菌进行温度调节、酸碱度平衡、营养调节、逃避不利环境,并向有利的生态位移动。运动细菌的趋化性可以帮助降解环境中的污染物(如甲苯、苯酚、萘等),促进物质循环、转化和分布等,并在调节微生物群落结构多样性方面具有重要意义^[3]。自细菌趋化性发现以来,国内外研究者对其展开了广泛的研究,但是由于细菌生存环境具有广泛性和异质性且受多种因素的调控,不同菌株的趋化性又存在较大差异,目前对于细菌趋化性的信号传导通路、影响因素及作用的研究还有许多问题需要解决。本文对国内外细菌运动性及趋化性行为机制的研究进行了总结,探讨了研究细菌趋化性的常用方法及影响因素,并系统阐述了运动细菌的趋化性对微生物群落形成和结构的影响,旨在为今后研究混菌体系中微生物群落结构、菌间相互作用以及物质能量代谢等方面提供理论依据和思路。

1 细菌的趋化特性

1.1 细菌运动行为

运动是细菌能对利于自身的环境产生趋化性行为的一个重要前提。细菌的运动形式主要包括游动(swimming)、涌动(swarming)、蹭行(twitching)、滑行(gliding)及滑动(sliding)等^[1](图1)。细菌的运动形式与细菌的运动器官如鞭毛(flagellum)、菌毛(pilus 或 fimbriae)或胞外分泌物密切相关^[2,4]。

个体游动和群体游动产生的涌动均由鞭毛介导,在无外界因素刺激时鞭毛呈无规律的顺时针和逆时针交替旋转,使细菌呈“泳动-翻滚”的运动形式^[5]。细菌通过菌毛的收缩和拉伸来进行蹭行^[6],其中 IV 型菌毛与细菌的蹭行相关,并且蹭行轨迹通常呈“之”字形^[7]。细菌不依赖鞭毛和菌毛在介质表面主动沿着菌体主轴方向平缓地运动称之为滑动。研究发现,缺乏鞭毛和 IV 型菌毛的铜绿假单胞菌(*Pseudomonas aeruginosa*)能够通过分泌表面活性剂鼠李糖脂来调节菌体滑动,丁香假单胞菌(*Pseudomonas syringae*)产生的表面活性剂 tomato DC3000 通过降低表面张力使菌体能够在半固体表面滑动^[8]。细菌不依赖鞭毛和菌毛在介质表面被动沿着菌体主轴

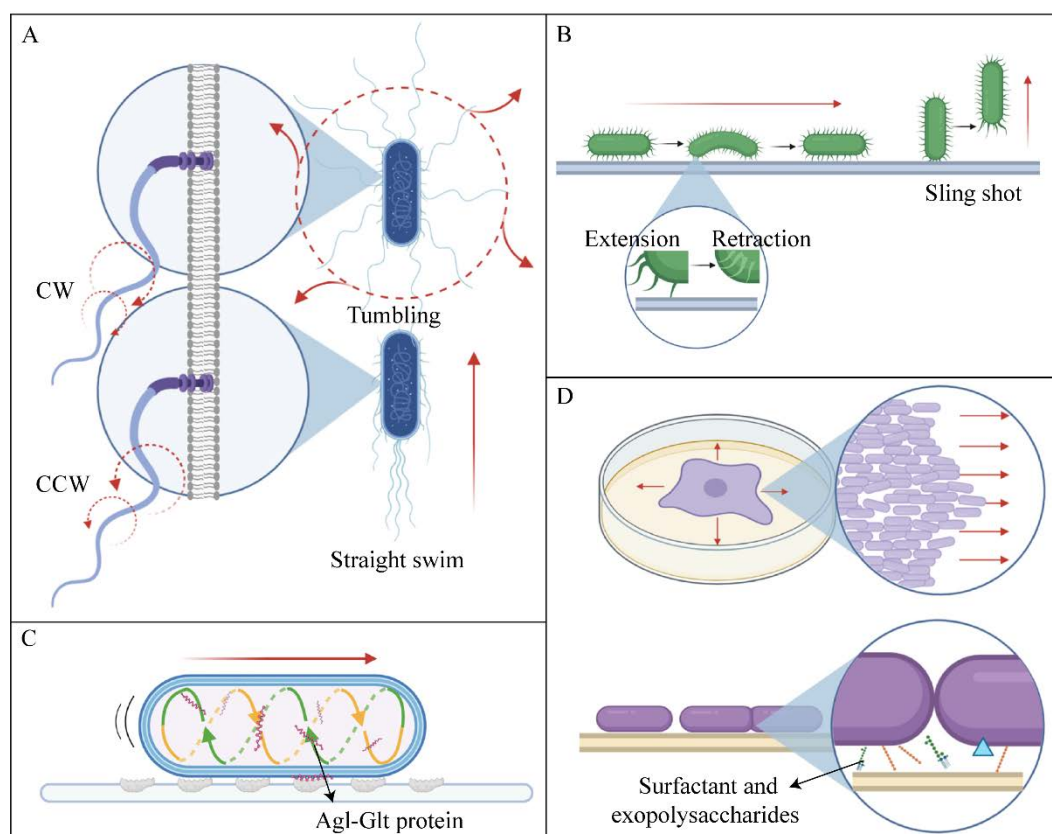


图1 细菌的运动模式 A: 游动; B: 蹭行; C: 滑行; D: 滑动(上: 细胞分裂推力驱动的滑动; 下: 表面活性剂和胞外多糖驱动的滑动)。

Figure 1 Bacterial motility patterns. A: Swimming; B: Twitching; C: Gliding; D: Sliding (Upper: sliding powered by the pushing force of cell division; Down: sliding powered by surfactant and exopolysaccharides).

方向平缓的运动称之为滑行。大肠杆菌(*Escherichia coli*)、芽孢杆菌(*Bacillus* sp.)、假单胞菌(*Pseudomonas* sp.)、中华根瘤菌(*Sinorhizobium* sp.)、葡萄球菌(*Staphylococcus* sp.)、链霉菌(*Streptomyces* sp.)等都能表现滑行的运动模式, 这些细菌产生滑行的原因可能是菌体产生表面活性剂、胞外多糖等物质降低菌体表面张力进而通过细胞分裂产生的推力使菌体被动位移^[9]。细菌通过这些不同的运动方式, 能有效地探索环境、寻找营养源并避免有害因素, 从而提高其生存与繁殖率。

1.2 细菌的趋化行为机制

趋化性是细菌在长期进化过程中形成的帮助其寻找食物或趋利避害的本能。向化学物质

顺浓度梯度迁移为正趋化, 往化学物质逆浓度梯度迁移为负趋化^[3]。常见的细菌游动和蹭行趋化模式主要包括个体水平上的游动和种群水平上的蹭行。

当细菌处于含有梯度引诱剂的液体环境中时, 可通过调节鞭毛的运动来控制趋化游动。例如, *E. coli* 在无化学物质梯度时表现为无规则的直线运动和短暂的转向翻滚^[10]; 而在含梯度引诱剂的环境中, *E. coli* 会增加沿梯度方向直线运动的时间, 从而使其朝向趋化剂的方向偏移(图 2A)^[3]。趋化蹭行的机制与趋化游动机理存在一定区别。例如铜绿假单胞菌在趋化游动时是通过增加在直线上的运动时间来实现一个偏向运动, 相当于降低菌体的转

向率；但在趋化蹭行时，菌体在远离引诱剂时的转向率几乎是其靠近引诱剂转向率的 2 倍；这说明趋化蹭行时细菌能增加朝引诱剂方向的转向率，并且在靠近引诱剂时移动速度增加 25%，所以铜绿假单胞菌能够有效实现趋化蹭行(图 2B)^[11]。这些趋化机制不仅能促进细菌在环境中的生存与繁殖，也为其适应不同生态位提供重要的生理基础。通过有效地调节运动方式，细菌能够快速响应环境变化、优化其行为，从而在复杂的微生物生态系统中占据优势。

2 细菌趋化性研究方法

对细菌趋化性进行量化和可视化是深入研

究其行为的关键。目前已有多种方法可用于细菌趋化运动的定性和定量分析，包括毛细管法、琼脂平板法、微流控检测法、游动细胞自动追踪检测法(表 1)等。

2.1 毛细管法

毛细管法是最早用于检测细菌趋化性的方法，其原理是将装有趋化剂的毛细管水平放置于细菌悬浮液中，细菌被管内扩散出的趋化剂吸引而聚集在管口并进入管内，一段时间后取出毛细管将其中内含物通过平板或显微计数的方式估算该菌对趋化剂的趋化强度^[12]。如果将传统毛细管改良为 96 孔板形式的高通量毛细管，则可实现高通量的趋化性分析(图 3)^[13]。通过在细菌悬浮液中加入与毛细管中不同的趋

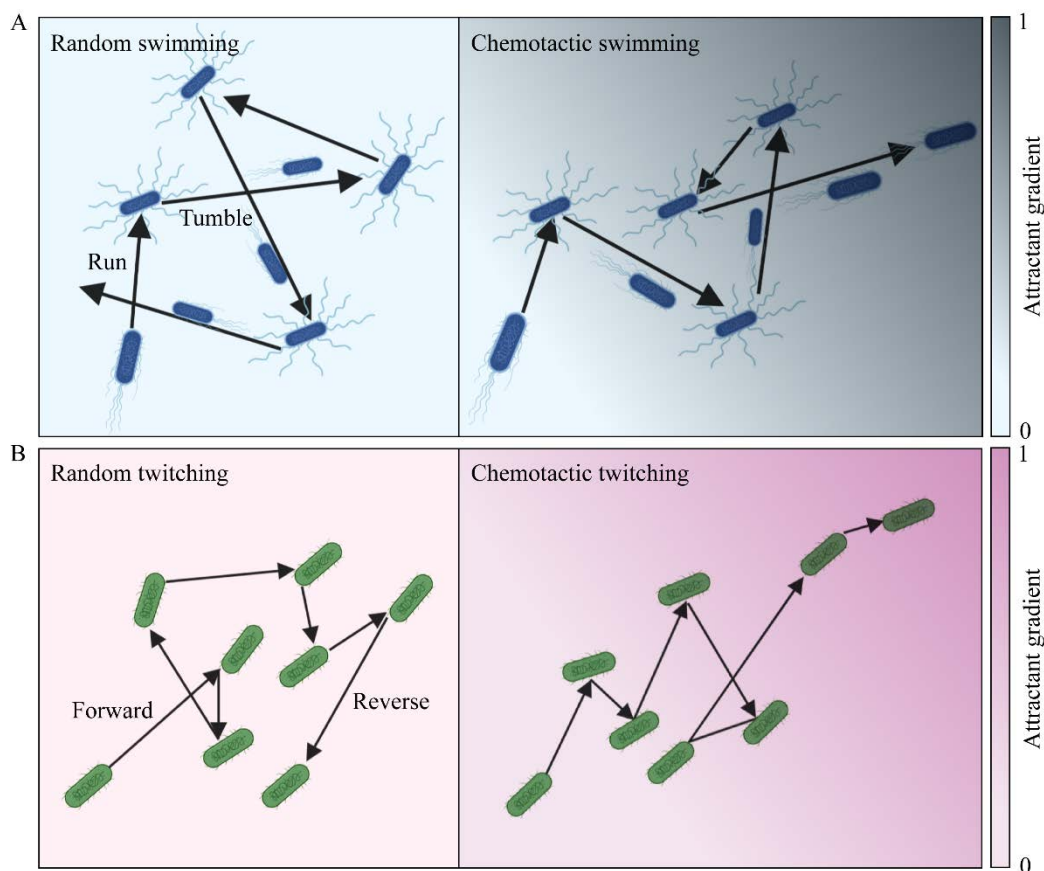


图 2 细菌的 2 种趋化模式 A：鞭毛控制的游动；B：菌毛控制的蹭行。

Figure 2 Two chemotactic patterns of bacteria. A: Swimming managed by flagella; B: Twitching managed by pilli.

表 1 细菌趋化性研究方法

Table 1 Methods for analysis of bacterial chemotaxis

方法 Method	优势 Advantage	不足 Deficiency	应用 Application
毛细管法 Capillary assay	操作简单、成本较低、可进行定量 Easy to operate, low cost, suitable for quantified assay	难识别趋避行为，无法观察单个细胞趋化差异 It is difficult to identify avoidance behaviors, observation of differences in single cell chemotaxis is not available	适用于细菌的游动趋化研究 Suitable for studying bacterial motility and chemotaxis
琼脂平板法 Agar plate assay	简单、经济，可观察不同菌株的趋化效果 It is simple, economical and can observe the chemotaxis of different strains	难识别趋避行为，不能进行趋化性定量分析 Difficult to identify avoidance behaviors and unable to conduct quantitative analysis of chemotaxis	常用于细菌趋化性定性分析 Commonly used for qualitative analysis of bacterial chemotaxis
微流控检测法 Microfluidic assay	快速、高效、精准，能在可控微环境中对趋化运动进行可视化和定量化 Fast, high efficiency and accuracy, capable of visualizing and quantifying chemotaxis in well-defined environments	配套设备多、操作复杂；不适用运动性低的细菌 Needs multiple supporting devices; Operation is complicated and it is not suitable for bacteria with low mobility	用于观察细菌对浓度梯度的响应 For observation of the response of bacteria to concentration gradients
游动细胞自动追踪检测法 Automatic tracking assay of wandering cells	高效、精准、实时监控，可同时进行定性、定量分析，降低人为误差，多样化数据输出 Efficient, accurate, real-time monitoring, both qualitative and quantitative analysis can be performed at the same time, more robust than a human-interactive tracking method, and provide diverse data outputs	复杂性高，设备成本高，有算法局限性 High complexity, high equipment cost, have algorithm limitations	适用于跟踪细胞的运动轨迹与行为模式 Suitable for tracking the movement trajectory and pattern of cells

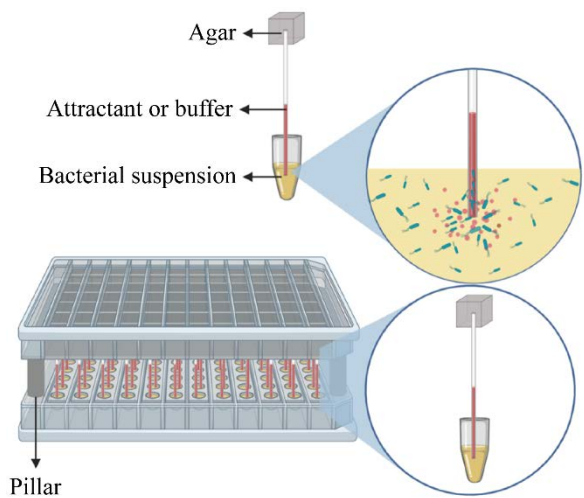


图 3 毛细管法检测细菌趋化性

Figure 3 Detection of bacterial chemotaxis by capillary assay.

化剂，可用于发现特定的细胞表面化学受体和基本吸引剂(氨基酸、糖等)^[14-15]等。毛细管法具有操作简单、成本低、易定量等优点，但其对趋避性的研究较少，并且不能观测到单细胞趋化性的变化。

2.2 琼脂平板法

琼脂平板法常用于研究细菌对可代谢趋化剂的趋化行为。其工作原理是：将菌液接种于含有可代谢趋化剂的半固体琼脂平板中央，随着中心处趋化剂的消耗会形成环绕的浓度梯度，引导细菌呈环状扩散，因此，可通过检测细菌扩散速度和环直径来评估其趋化性(图 4A)；此外，也可将引诱剂置于平板中心，待其扩散形成浓度梯度后接种菌液，若细菌表现出趋化性，

则会沿梯度方向形成具有偏向性的菌落(图 4B); 为增强趋化效果, 有研究将菌液与琼脂混合后倒入平板, 然后在中心处放置引诱剂, 若有趋化效果, 菌体将在合适浓度的引诱剂处聚集形成细胞环(图 4C)^[16]。该方法优势在于可根据研究需要调节琼脂浓度, 从而研究细菌不同的运动模式。研究认为当琼脂浓度小于 0.3% 时, 细菌相当于在液体环境中游动; 当琼脂浓度在 0.3%–1.0% 时, 细菌表现为群体涌动; 当琼脂浓度大于 1% 时, 细菌相当于在琼脂表面上蹭行^[3,17-18]。此方法简单、经济, 能够直接观察不同菌株的趋化效果, 但用此方法作为结果判定方法较为粗糙, 难以定量和精确控制细菌运动环境, 所以这一检测方法常用于定性分析。

2.3 微流控检测法

微流控检测法是将荧光原位杂交、微流控技术和光学显微技术结合, 能快速、高效、精准实现细菌在可控微环境中趋化运动的可视化和定量化的一种方法(图 5)^[19]。微流控装置具备构成三维(3D)条件, 其中可以集成几个过程并生成梯度, 从而模仿生理 3D 环境。根据研究的不同可将微流体装置设计为: 线性通道、混合通道、多层、多孔装置、地形装置和液滴微流体, 如利用混合通道装置发现大肠杆菌被低浓度的 L-天冬氨酸所吸引, 并被高浓度的 L-天冬氨酸和 Ni^{2+} 所抑制^[20]。根据产生浓度梯度的方法可将微流控装置分为基于流动的装置和基于扩散的装置, 动态流动装置可以根据通道中

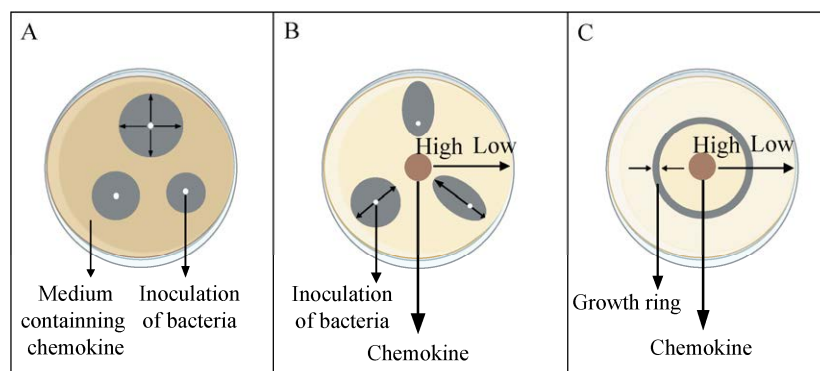


图 4 琼脂平板法检测细菌趋化性 A: 菌落扩散法; B: 菌落偏向分析法; C: 菌生长环分析法。

Figure 4 Detection of bacterial chemotaxis by agar plate assay. A: Colony diffusion assay; B: Analysis method based on chemokine gradient triggered alteration of growth directions; C: Bacterial growth ring assay.

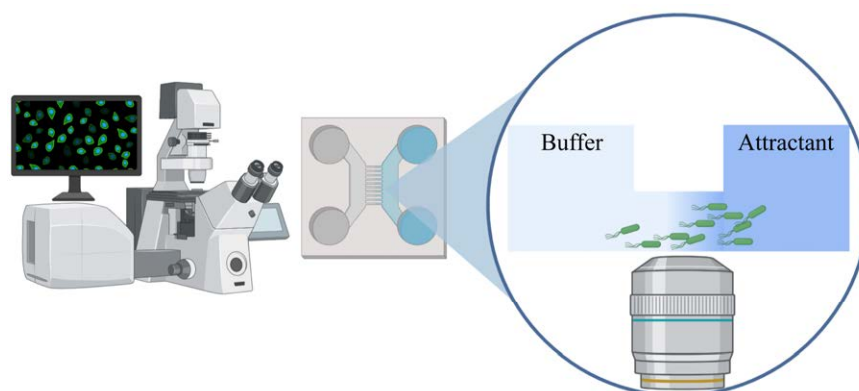


图 5 微流控法检测细菌趋化性

Figure 5 Detection of bacterial chemotaxis by microfluidic assay.

的层流产生化学梯度；无流条件下的趋化芯片通过扩散而非外部驱动力，在静态稳定的无流环境中建立浓度梯度^[21]。因此，微流控芯片可有效替代传统的摇瓶、平板、孔板，是一种可直接观察细菌趋化响应的方法，具有十分广阔的应用前景。

2.4 游动细胞自动追踪检测法

游动细胞自动追踪检测法主要利用显微成像技术结合图像处理算法，自动追踪细胞在给定时间内的位置和运动轨迹^[22]。其基本原理包括细胞成像、图像处理、追踪算法及数据分析^[23]。随着深度学习和人工智能技术的发展，游动细胞自动追踪技术的研究动态呈现出多个方向，采用混合交互式多模型-联合概率数据关联滤波算法(interacting multiple model-joint probabilistic data association filtering algorithm, IMM-JPDFAF)及改进的图像处理技术可最大限度地减少人工干预^[24]。游动细胞自动追踪检测方法在癌症研究中具有重要意义，主要用于探索癌细胞的迁移、侵袭和转移机制^[25]，通过追踪癌细胞的迁移轨迹与速度为靶向治疗提供新策略^[26]。游动细胞自动追踪检测方法具有高效性、高精度、实时监测和定量分析等优点，但也面临复杂性、成本和算法局限等挑战。

3 影响细菌趋化性的因素

环境中的物理、化学和生物因素共同作用影响了微生物的生存及群落结构的形成。运动细菌常利用趋化性寻找适宜生存的环境(营养源、其他微生物的代谢产物等)，或者远离含有有害物质(抗生素、紫外线、重金属离子等)的环境。

3.1 物理因素

细菌在液体环境中都是游动趋化，因此趋化作用主要受趋化剂的影响。如果细菌处于像土壤这样的复杂介质中，其运动则受多种因素影响。当介质的孔隙尺寸小于细菌鞭毛长度时，细菌无法通过鞭毛的旋转控制菌体趋化^[27]；当介质孔隙小于菌体尺寸时，菌体容易堵住孔隙

从而限制菌体的运动^[28]；此外，多孔介质与菌体之间还存在相互作用力，如菌体吸附在多孔界面会妨碍细菌进行趋化运动^[29]。细菌也能够产生表面活性剂减少吸附力使移动变得更加容易，如枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)产生的脂肽表面肌动蛋白及铜绿假单胞菌产生的鼠李糖脂可用来平滑细胞表面与接触面界面，从而促进运动^[30]。含水量同样对细菌的趋化有很大影响，当环境介质中的含水量饱和时细菌可进行趋化游动；当含水量不饱和时细菌在粗糙的介质表面进行趋化涌动；当含水量很低时趋化蹭行则为趋化运动的主要方式^[3]。细菌趋化特性受温度的影响也非常显著，当温度低于 15 °C 时，*E. coli* 无趋化性表现；当温度升至 30 °C 时，*E. coli* 的趋化性行为显著增加^[31]。其原因为提高温度影响了趋化传导通路中跨膜受体和相关酶的活性，从而加快了趋化信号传导的速度^[32]。因此，物理因素主要影响细菌趋化运动的活性或运动方式。

3.2 化学因素

化学因子(碳源、氮源、磷、氧、微量元素等)主要通过趋化传导通路中跨膜受体结合直接或间接影响细菌的趋化行为^[33]。当细菌处于物理条件适宜的介质中时，可被细菌利用的营养源对细菌的趋化运动具有显著影响。碳源类型会影响趋化表型，如当铜绿假单胞菌以葡萄糖为碳源时呈现树枝状^[34]，以琥珀酸或谷氨酸为唯一碳源时则呈均匀扁平状^[35]。碳源类型也会影响趋化效果，对分离自窖泥的梭菌(*Clostridium* sp.)的趋化性分析表明，葡萄糖、麦芽糖、蔗糖、果糖、乳糖和乙酸等碳源对大多数梭菌均有趋化效果^[36]。氮源对细菌趋化表现的影响主要包括对细菌蹭行和涌动行为的影响。研究发现，胰蛋白胨或牛血清蛋白能够通过影响铜绿假单胞菌 IV 型菌毛的分布来影响铜绿假单胞菌的蹭行运动^[37]。铜绿假单胞菌以谷氨酰胺、天冬酰胺和精氨酸为氮源时会抑制生物表面活性剂鼠李糖脂的产生进而影响菌群涌动，而以硝酸盐、谷氨酸盐和天冬氨酸盐为

氮源时则能促进鼠李糖脂的产生,从而促进菌群的涌动^[38]。分离自白酒酿造窖泥的大多数梭菌对 L-半胱氨酸、谷氨酸具有趋化性,有些梭菌对亮氨酸和缬氨酸有趋化性^[36]。氮源种类对奇异变形菌(*Proteus mirabilis*)的趋化模式也有一定影响,分别以精氨酸、谷氨酰胺、组氨酸和鸟氨酸为氮源时可诱导奇异变形菌在 LB 琼脂上形成不同的群体环^[39]。

磷已被证明有助于铜绿假单胞菌(*P. aeruginosa*)、肺炎克雷伯氏菌(*Klebsiella pneumoniae*)、霍乱弧菌(*Vibrio cholerae*)和鼠伤寒沙门氏菌(*Salmonella typhimurium*)等菌的运动^[40]。铜绿假单胞菌的菌群涌动与磷的含量呈负相关,其蹭行则与磷酸盐的含量呈正相关^[41]。鼠伤寒沙门氏菌、大肠杆菌和枯草芽孢杆菌对 0.25 mmol/L 左右的溶解氧具有较好的正趋化效果,在高溶氧量或低溶氧量情况下则都会产生趋避效果^[42]。梭菌在无氧气的情况下表现出涌动和蹭行^[43]。微量营养素主要通过代谢或信号传导来影响细菌运动。例如,缺少铁载体时肠道沙门氏菌(*Salmonella enterica*)和藻希瓦氏菌(*Shewanella algae*)无法涌动^[44-45]。钙元素对多种微生物的蹭行有重要影响,钙的结合和释放对于形成功能性菌毛必不可少,它还通过控制菌毛伸展和收缩的循环为运动提供动力^[46]。此外,细菌趋化性还受环境 pH 影响^[47]。酸奶发酵体系 pH 值常被控制在酸性条件(pH 4.5–5.5),乳酸菌(lactic acid bacteria)在此条件下表现出强烈的趋化性,有利于促进发酵^[48]。离子浓度也能够显著影响细菌趋化能力,研究发现鳗弧菌(*Vibrio anguillarum*)在低盐浓度下的趋化响应更为灵敏^[49]。化学因素不仅影响细菌的趋化运动活性和方式,还可能影响细菌运动的方向。

3.3 生物因素

影响细菌趋化性的生物因素主要包括其他微生物、宿主生物和它们之间复杂的相互作用。生物通过释放趋化因子影响周围微生物的运动方向和速度^[50],豆科植物可分泌异黄酮作为趋化

因子吸引根瘤菌属(*Rhizobium*)的定殖与生长^[51]。微生物也可以通过释放抗菌物质来竞争性地抑制周围微生物的生长,如在酸面团发酵中,乳酸菌会产生酸类、细菌素和抗真菌化合物抑制其他微生物的生长,从而延长酸面团发酵周期,稳定微生物菌群^[52]。植物和藻类会产生许多细菌的群体感应信号的化合物,通过干扰细菌群体感应及其受控活动,调节周围环境菌群结构并维护系统稳定^[53]。在复杂的微生物群落中,微生物的代谢活动会影响该环境的 pH、氧气浓度等,可直接或间接地影响细菌的趋化性^[54]。例如,白酒酿造前期好氧菌消耗氧气使体系转为厌氧环境,促进厌氧菌的生长;酿造中后期乳酸菌在厌氧条件合成乳酸和其他有机酸,使酒醅酸度增加从而抑制某些微生物的生长^[55]。乳酸也是白酒酿造微生物梭菌的化学趋化剂,梭菌对乳酸菌表现出趋化性可能与此有关^[36]。对肠道微生物与宿主互作的研究表明,宿主细胞可以通过释放化学信号物质来调节与其共生微生物群落的相互作用。例如,肠出血性大肠杆菌接触肾上腺素和去甲肾上腺素后毒力增加,并且通过 QseC 受体结合并发出信号,该过程可能导致宿主的免疫功能增强,从而加剧感染的风险^[56]。

细菌在液体和固态环境中的运动及趋化行为受到多种因素的综合影响。这些因素相互作用,形成了复杂的微生物生态系统,影响着细菌在环境中的生存与繁殖。因此,深入研究这些因素对细菌趋化的影响,有助于理解微生物的生态行为,并为农业、环境治理以及医药领域的应用提供重要的理论基础和实践指导。

4 细菌趋化性对微生物群落的影响

运动细菌广泛存在于水体、土壤、肠道和食品发酵体系中(表 2)。这些细菌在生态系统中发挥着重要作用,包括群落调控、危害物降解和养分循环等^[3]。单一细菌的功能通常具有局限性,复杂的生态功能往往依赖于微生物群落

表 2 不同微生态系统中的可运动细菌

Table 2 Motile bacteria presented in various microecosystems

System	Motile bacteria
Soil ^[3,57]	<i>Acidovorax</i> , <i>Arthrobacter</i> , <i>Bacillus</i> , <i>Butyricimonas</i> , <i>Burkholderia</i> , <i>Clostridium</i> , <i>Geobacter</i> , <i>Proteus</i> , <i>Pseudomonas</i> , <i>Sphingomonas</i> , <i>Variovorax</i>
Water ^[58-59]	<i>Achromobacter</i> , <i>Aeromonas</i> , <i>Bacillus</i> , <i>Citrobacter</i> , <i>Flavobacterium</i> , <i>Lucibacterium</i> , <i>Leisingera</i> , <i>Mycoplana</i> , <i>Photobacterium</i> , <i>Pseudomonas</i> , <i>Pseudoalteromonas</i> , <i>Roseobacter</i> , <i>Spirillum</i> , <i>Vibrio</i>
Intestinal tract ^[59-61]	<i>Bacteroides</i> , <i>Clostridium</i> , <i>Escherichia</i> , <i>Edwardsiella</i> , <i>Enterobacter</i> , <i>Hafnia</i> , <i>Proteus</i> , <i>Pseudomonas</i> , <i>Salmonella</i> , <i>Serratia</i> , <i>Vibrio</i>
Fermented foods ^[62-64]	<i>Achromobacter</i> , <i>Acetobacter</i> , <i>Bacillus</i> , <i>Brevibacterium</i> , <i>Bacteroides</i> , <i>Clostridium</i> , <i>Escherichia</i> , <i>Fusobacterium</i> , <i>Flavobacterium</i> , <i>Kurthia</i> , <i>Lachnospira</i> , <i>Listeria</i> , <i>Pseudomonas</i> , <i>Proteus</i> , <i>Salmonella</i>

的协作。微生物群落的形成受多种因素的影响,如水分、温度、种间相互作用或竞争等。这些因素不直接作用于微生物群落结构,而是影响群落中的可运动微生物(主要为细菌),促使其通过趋化性和聚集性等方式,推动微生物群落的高度结构化与稳定。

4.1 细菌趋化性对微生物群落的影响

细菌趋化性对微生物群落的影响主要体现在调节微生物群落结构和促进微生物与环境的相互作用。微生物向营养源方向趋化常出现于土壤根际(图 6A)^[65]。如根瘤菌对特定的根系分泌物(碳水化合物、酚类化合物、糖醇、有机酸)表现出强烈的趋化性^[51]。微生物利用趋化性与其他生物形成共生体,或以“搭便车”(hitchhiking)的形式带着非运动细菌定向运动和迁移(图 6B)。这种运动形式可以使群落中非运动细菌在运动细菌的带动下运动和迁移,从而影响群落中微生物的组成和物质代谢,例如,脱硫丝菌(*Desulfonema* sp.)能够通过滑动定殖于辫硫菌属(*Thioploca*)的黏液鞘形成共生体,不仅有助于提高脱硫效率,还能促进辫硫菌属的生长与代谢^[66]。荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*)通过定殖跟随蚯蚓运动,增强了其在土壤中的运动进而影响土壤的菌群结构^[67]。因此,群落中的非运动细菌通过跟随运动细菌一起运动能有效传播和定殖在更远的生态位,并能更好地适应环境变化,提高生存机会;运动细菌带领非运动

细菌一起运动,不仅可以帮助群体更好地适应环境,还能通过群体协作提高整体的生存和繁殖效率。细菌也可通过趋化性完成菌间捕食(图 6C),珊瑚球菌(*Coralloccoccus* sp.) EGB 对黄瓜根际分泌物趋化响应并定殖在根际的过程中,通过捕食包括真菌和细菌在内的多种微生物显著增加群落结构多样性^[68]。此外,细菌趋化性对于海洋生态系统的物质循环也有一定的促进作用,如丝状固氮蓝藻细菌(*Anabaena* sp.)通过分泌特定的信号分子吸引假单胞菌,从而提升其固氮速率^[69]。施氏假单胞菌(*Pseudomonas stutzeri*)被水体中氨基酸和浮游植物衍生的溶解性有机物吸引,有助于其在中上层海洋生长与繁殖^[70]。目前,细菌趋化性已开展用于调节肠道健康的研究,通过敲除霍乱弧菌(*Vibrio cholerae*)中抑制鞭毛合成和趋化性相关基因的表达,可降低其趋化性以减少由该菌引发的肠道疾病^[71]。采用二甲双胍延长大肠杆菌对引诱剂的趋化恢复时间,可有效抑制细胞的运动性并调节肠道微生物群落^[72]。双酰胺 CXCR4 调节剂可降低炎症细胞趋化性和肠黏膜中炎症因子的分泌,有效缓解由结肠炎诱导剂 2,4,6-三硝基苯磺酸(2,4,6-trinitrobenzenesulfonic acid, TNBS)诱导的炎症性肠病^[73]。细菌的趋化性运动在调节微生物群落平衡、促进生态系统的物质循环以及促进肠道健康等方面已显示出一定的潜力。对这一微生物生态学机制的深入剖析将有助于拓展其在维持生态系统健康与稳定的应用。

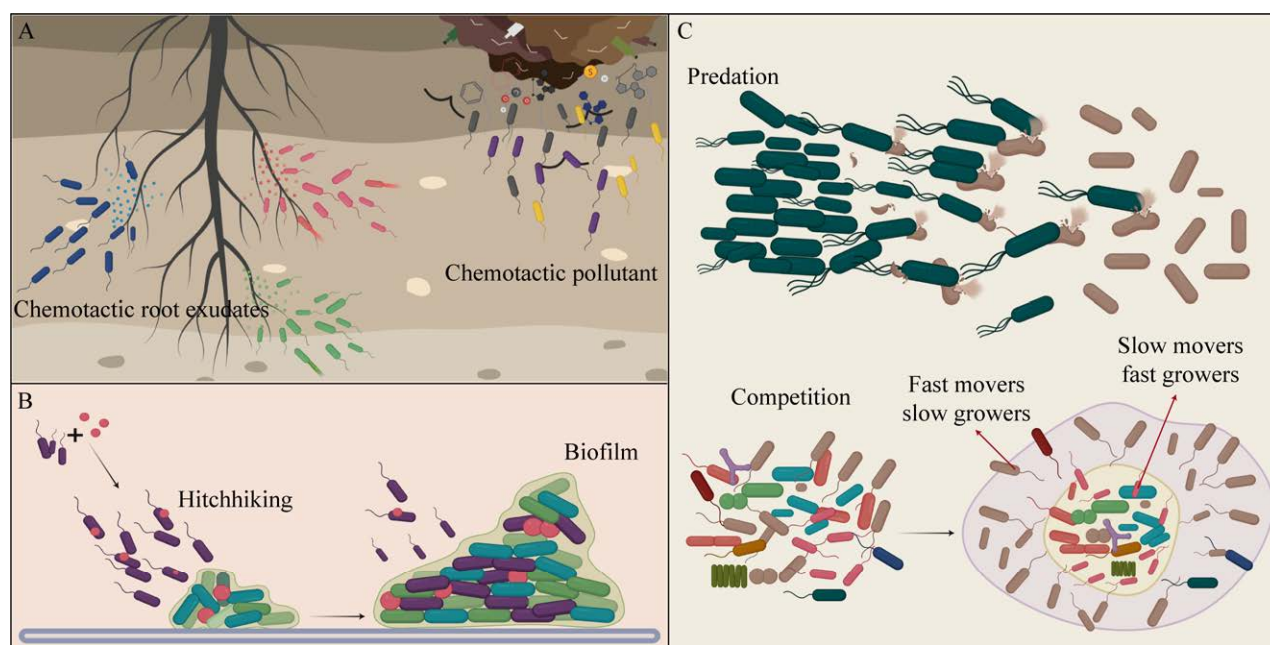


图 6 细菌趋化性对微生物群落的影响 营养物质(A)、共生体(B)、捕食和竞争(C)对微生物群落的形成与结构的影响。

Figure 6 The influence of bacterial chemotaxis on microbial community. Effect of nutrients (A), symbionts (B) and predation and competition (C) on formation and structure of microbial community.

4.2 细菌趋化性对食品发酵微生物群落的影响

细菌趋化性通过营养物质的分布来影响微生物群落结构。在营养贫瘠且存在较大的营养梯度环境下，趋化性能够为细菌带来竞争性收益^[74]。酸奶发酵中乳酸菌通过趋化性可定位到乳糖等营养富集的区域有助于加快酸奶发酵^[62]。浓香型白酒发酵池中，包括趋化因子在内的大部分营养物质存在于酒醅，窖泥梭菌通过趋化性迁移至酒醅并代谢化合物，增加酒醅细菌多样性并可合成风味化合物^[63]。趋化性影响体系内运动性和非运动性细菌的丰度与空间分布，低丰度运动快生长慢的种群通过移动优先占据远处空间及资源，从而阻止高丰度生长快运动慢的种群迁移；反之低丰度生长快运动慢的种群在最初的接触区域具有竞争优势，从而驱逐高丰度运动快生长慢的种群(图 6C)^[75]。在浓香型白酒发酵过程中，低丰度基石微生物梭菌虽

然受趋向性影响可向酒醅运动，但从整个微生物群落来看它主要分布在窖泥，而高丰度的非运动性乳酸菌则主要分布于酒醅^[76-78]，这可能与趋向性对体系内运动型和非运动型细菌的影响有关。体系中微生物代谢产生可利用碳源或其他代谢物的局部梯度，诱导细菌通过趋化性来提高化合物的利用率，例如，在酱油酿造过程中，霉菌将原料中淀粉和蛋白质分解成糖和氨基酸，其他微生物则利用其代谢产物合成有机酸、醇类、酯类等物质并促进酱油风味形成^[79]。食醋发酵过程中酵母菌合成乙醇为醋杆菌(*Acetobacter* sp.)提供底物，乳杆菌(*Lactobacillus* sp.)产酸抑制不耐酸微生物并促进醋杆菌生长，进而调节食醋发酵过程中的微生物群落结构与风味的形成^[80]。由此可见，细菌趋化性不仅促进了不同微生物之间的相互作用，还在发酵过程中的资源利用和风味物质合成中起到了关键的调节作用，显示出微生物群落的复杂性和动

态性。阐明食品发酵体系中运动细菌的趋化行为,旨在揭示复杂微生物群落中微生物间的相互关系和作用机制,为优化和调控食品发酵提供理论依据。

4.3 细菌趋化性在发酵食品中的应用潜力

在资源充足或营养梯度较小的情况下,细菌的运动成本会抵消趋化性带来的收益使趋化性不具有竞争优势^[81],通过添加趋化剂或改变营养梯度则可实现微生物的定向运动,例如,浓香型白酒发酵过程中,向酒醅中添加 10 mmol/L 趋化剂(L-半胱氨酸、谷胱甘肽、乙酸)可使窖泥中酪丁酸梭菌(*Clostridium tyrobutyricum*) ZY-4 利用趋化性主动迁移至酒醅,并显著降低酒醅中乳酸含量(34.80%–47.00%)^[82]。如果在面团中添加 12%的蔗糖,则可引导罗伊特氏乳杆菌(*Lactobacillus reuteri*)利用蔗糖合成胞外多糖,从而降低面团的强度和弹性^[83]。此外,改变环境条件也可影响细菌的趋化性与代谢特性。比如,调节白酒发酵过程中酒醅的水分、稻壳量、酸度及发酵温度可显著降低拜氏梭菌(*Clostridium beijerinckii*)的含量,进而减少酒醅中梭菌代谢产物丁醇的含量^[84]。利用微生物及其代谢物对运动性细菌的趋化性也可调控食品发酵过程中物质的合成。如在浓香型白酒发酵过程中向窖泥添加酪丁酸梭菌 ZY-4,可显著减少拜氏梭菌 6Y-1 合成正丁醇,使酒醅中正丁醇含量降低 30%^[85]。将异常威克汉姆酵母(*Wickerhamomyces anomalus*)应用于模拟酱香型白酒发酵中,可提高酒醅中假丝酵母属(*Candida*)和毕赤酵母属(*Pichia*)的丰富度,改变微生物群落结构并增加乙酸乙酯和己酸乙酯含量,降低高级醇含量^[86]。酱香型酒醅中添加库德里阿兹威氏毕赤酵母(*Pichia kudriavzevii*) X-8 促进酒醅真菌群落的多样性增加,提高乙酸苯乙酯及其他重要风味物质的含量,提升白酒品质^[87]。利用细菌趋化性调控微生物群落及其代谢活动,可提高发酵效率和产品质量,为新型发酵技术提供理论基础,推动

食品发酵行业的创新与发展。

5 展望

趋化性是运动细菌的一个基本特性,运动细菌可以利用鞭毛或菌毛与化学感受系统相结合来感知和响应物质浓度梯度,进而选择适宜的生存环境。运动细菌通过趋化性促进有机污染物(苯类、酚类、烃类及芳香化合物等)的降解^[88]、物质代谢和养分循环、药物的输送^[89]等,在自然界中起着非常重要的作用。本文分析探讨了研究细菌趋化性的几种常见方法,并对影响细菌趋化性的物理、化学和生物因素,以及趋化性对微生物群落形成和结构的影响等进行了概述。趋化性不仅影响土壤根际微生物群落的结构与功能,也在肠道微生物、食品发酵微生物等复杂体系中发挥着重要作用。细菌趋化性在医学领域具有重要应用潜力,靶向人工 DNA 复制体(targeted artificial DNA replisome, TADR)系统具有靶向、诱变和性状灵活性的特点,通过 TADR 精准靶向和传递,并释放药物或激活免疫反应,减少对正常细胞的损伤,提高治疗的安全性和有效性^[90]。利用微生物趋化性提高功能性微生物协同食品发酵是优化食品发酵过程的有效措施,已逐渐显示出在降低白酒、酱油、食醋等发酵食品的安全风险、改善食品风味和品质等方面的应用潜力^[91]。

细菌趋化性在各领域得到广泛应用,但目前相关研究还不够深入。未来的研究应重点关注细菌趋化性的分子机制,包括信号转导途径、化学感受系统的功能及其与鞭毛或菌毛的相互作用等。现有研究细菌趋化性的方法仍需优化,未来可借助实时成像技术和基因组学等新兴技术提高对运动细菌趋化性行为的观察和定量分析水平。此外,开发新的实验设计和数据分析方法也将有助于提高研究的准确性和可靠性。

拓展趋化性研究的应用领域,如研究利用细菌趋化性进行环境修复、促进农业生产和保障食品加工过程安全、探索趋化性在极端环境

或污染土壤中的应用等。微生物群落的结构和功能受趋化性影响显著,未来研究可聚焦于利用趋化性调控微生物群落的组成和功能,比如通过调节土壤根际微生物群落中趋化性细菌的分布和增殖,优化植物的生长和抗病性,提高作物产量和质量。趋化性在微生物的物质代谢中发挥着重要作用,深入探讨如何利用趋化性调控微生物的代谢路径,从而提高食品发酵和工业生物转化的效率;包括研究如何引导促进有益微生物的代谢活动,改善食品的风味和品质。

综上所述,运动细菌趋化性研究的未来发展将涉及更深入的理论探讨和广泛的应用探索。通过推动这2个方面的研究,能够进一步揭示微生物在生态系统中的复杂作用,并为实际应用提供有效解决方案。

REFERENCES

- [1] ADLER J. Chemoreceptors in bacteria[J]. *Science*, 1969, 166(3913): 1588-1597.
- [2] O'NEAL L, GULLETT JM, AKSENOVA A, HUBLER A, BRIEGEL A, ORTEGA D, KJÆR A, JENSEN G, ALEXANDRE G. Distinct chemotaxis protein paralogs assemble into chemoreceptor signaling arrays to coordinate signaling output[J]. *mBio*, 2019, 10(5): e01757-19.
- [3] 朱晓艳, 沈重阳, 陈国炜, 张伟, 李保国, 王钢. 土壤细菌趋化性研究进展[J]. *土壤学报*, 2019, 56(2): 259-275.
ZHU XY, SHEN CY, CHEN GW, ZHANG W, LI BG, WANG G. Advancement in research on bacterial chemotaxis in soil[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2019, 56(2): 259-275 (in Chinese).
- [4] CARROLL BL, LIU J. Structural conservation and adaptation of the bacterial flagella motor[J]. *Biomolecules*, 2020, 10(11): 1492.
- [5] BERG HC, BROWN DA. Chemotaxis in *Escherichia coli* analysed by three-dimensional tracking[J]. *Nature*, 1972, 239(5374): 500-504.
- [6] SAMPEDRO I, PARALES RE, KRELL T, HILL JE. *Pseudomonas* chemotaxis[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2015, 39(1): 17-46.
- [7] TALÀ L, FINEBERG A, KUKURA P, PERSAT A. *Pseudomonas aeruginosa* orchestrates twitching motility by sequential control of type IV pili movements[J]. *Nature Microbiology*, 2019, 4(5): 774-780.
- [8] NOGALES J, VARGAS P, FARIAS GA, OLMEDILLA A, SANJUÁN J, GALLEGOS MT. FleQ coordinates flagellum-dependent and-independent motilities in *Pseudomonas syringae* pv. tomato DC3000[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2015, 81(21): 7533-7545.
- [9] TCHOUFAG J, GHOSH P, POGUE CB, NAN BY, MANDADAPU KK. Mechanisms for bacterial gliding motility on soft substrates[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116(50): 25087-25096.
- [10] ALIREZAEIZANJANI Z, GROßMANN R, PFEIFER V, HINTSCHE M, BETA C. Chemotaxis strategies of bacteria with multiple run modes[J]. *Science Advances*, 2020, 6(22): eaaz6153.
- [11] OLIVEIRA NM, FOSTER KR, DURHAM WM. Single-cell twitching chemotaxis in developing biofilms[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(23): 6532-6537.
- [12] VALDERRAMA-GÓMEZ MÁ, SCHOMER RA, SAVAGEAU MA, PARALES RE. TaxisPy: a Python-based software for the quantitative analysis of bacterial chemotaxis[J]. *Journal of Microbiological Methods*, 2020, 175: 105918.
- [13] BAINER R, PARK H, CLUZEL P. A high-throughput capillary assay for bacterial chemotaxis[J]. *Journal of Microbiological Methods*, 2003, 55(1): 315-319.
- [14] LIU FH, WANG FB, LIU J. Characterization of chemotaxis and motility response towards fructose in *Escherichia coli*[J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2020, 527(1): 194-199.
- [15] HIDA A, OKU S, MIURA M, MATSUDA H, TAJIMA T, KATO J. Characterization of methyl-accepting chemotaxis proteins (MCPs) for amino acids in plant-growth-promoting rhizobacterium *Pseudomonas protegens* CHA0 and enhancement of amino acid chemotaxis by MCP genes overexpression[J]. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 2020, 84(9): 1948-1957.
- [16] PARALES RE, DITTY JL. Chemotaxis to atypical chemoattractants by soil bacteria[J]. *Methods in Molecular Biology*, 2018, 1729: 255-280.
- [17] 税剑, 王海晨, 陶晓燕, 闵昌航, 李军, 邹明祥. 铜绿假单胞菌泳动、蹭行能力及III型分泌系统与成膜能力的关系[J]. *浙江大学学报(医学版)*, 2021, 50(3): 345-351.
SHUI J, WANG HC, TAO XY, MIN CH, LI J, ZOU MX. Relationship of biofilm-forming ability of *Pseudomonas aeruginosa* with swimming motility, twitching motility and virulence gene distribution[J]. *Journal of Zhejiang University (Medical Sciences)*, 2021, 50(3): 345-351 (in Chinese).
- [18] 倪磊, 金震宇, 杨帅, 金帆. 铜绿假单胞菌蹭行运动单细胞分析方法的建立及应用[J]. *生物工程学报*, 2017, 33(9): 1611-1624.
NI L, JIN ZY, YANG S, JIN F. Single-cell analysis method for twitching motility of *Pseudomonas aeruginosa*[J]. *Chinese Journal of Biotechnology*, 2017, 33(9): 1611-1624 (in Chinese).
- [19] 臧潇倩, 李哲煜, 张笑颜, 江雷, 任南琪, 孙凯. 基于微流控芯片的细菌趋化性检测研究进展[J]. *分析化学*, 2017, 45(11): 1734-1744.
ZANG XQ, LI ZY, ZHANG XY, JIANG L, REN NQ, SUN K. Advance in bacteria chemotaxis on microfluidic devices[J]. *Chinese Journal of Analytical Chemistry*, 2017, 45(11): 1734-1744 (in Chinese).
- [20] PÉREZ-RODRÍGUEZ S, GARCÍA-AZNAR JM, GONZALO-ASENSIO J. Microfluidic devices for studying bacterial taxis, drug testing and biofilm formation[J]. *Microbial Biotechnology*, 2022, 15(2): 395-414.

- [21] ZHOU WT, LE J, CHEN Y, CAI Y, HONG ZY, CHAI YF. Recent advances in microfluidic devices for bacteria and fungus research[J]. TrAC Trends in Analytical Chemistry, 2019, 112: 175-195.
- [22] DEBEIR O, CAMBY I, KISS R, van HAM P, DECAESTECKER C. A model-based approach for automated *in vitro* cell tracking and chemotaxis analyses[J]. Cytometry Part A, 2004, 60(1): 29-40.
- [23] BOUKARI F, MAKROGIANNIS S. Automated cell tracking using motion prediction-based matching and event handling[J]. IEEE/ACM Transactions on Computational Biology and Bioinformatics, 2020, 17(3): 959-971.
- [24] TUMUKLU OZYER G, OZYER B, NEGIN F, ALARABI İ, AGAHIAN S. A hybrid IMM-JPDAF algorithm for tracking multiple sperm targets and motility analysis[J]. Neural Computing and Applications, 2022, 34(20): 17407-17421.
- [25] ZHANG XC, ZHENG QQ, WANG ZQ, XU C, HAN HL, LI AP, MA GC, LI JJ, LU CY, CHEN HP, ZHANG ZC. Qualitative and quantitative analysis of tumor cell invasion using Au clusters[J]. Nanomaterials, 2021, 12(1): 145.
- [26] PARK T, LARGE N. Real-time quantitative measurement of tumor cell migration and invasion following synthetic mRNA transfection[J]. Journal of Visualized Experiments, 2023(196): 196.
- [27] COLIN R, NI B, LAGANENKA L, SOURJIK V. Multiple functions of flagellar motility and chemotaxis in bacterial physiology[J]. FEMS Microbiology Reviews, 2021, 45(6): fuab038.
- [28] DÍAZ J, RENDUELES M, DÍAZ M. Straining phenomena in bacteria transport through natural porous media[J]. Environmental Science and Pollution Research International, 2010, 17(2): 400-409.
- [29] GAO BB, TAGHIZADEH E, WOOD BD, FORD RM. Transport of chemotactic bacteria in granular media with randomly distributed chemoattractant-containing NAPL Ganglia: Modeling and simulation[J]. Advances in Water Resources, 2022, 159: 104065.
- [30] KOBAYASHI K, KANESAKI Y, YOSHIKAWA H. Genetic analysis of collective motility of *Paenibacillus* sp. NAIST15-1[J]. PLoS Genetics, 2016, 12(10): e1006387.
- [31] ADLER J. A method for measuring chemotaxis and use of the method to determine optimum conditions for chemotaxis by *Escherichia coli*[J]. Journal of General Microbiology, 1973, 74(1): 77-91.
- [32] OLEKSIUK O, JAKOVLJEVIC V, VLADIMIROV N, CARVALHO R, PASTER E, RYU WS, MEIR Y, WINGREEN NS, KOLLMANN M, SOURJIK V. Thermal robustness of signaling in bacterial chemotaxis[J]. Cell, 2011, 145(2): 312-321.
- [33] BEARON RN, DURHAM WM. A model of strongly biased chemotaxis reveals the trade-offs of different bacterial migration strategies[J]. Mathematical Medicine and Biology, 2020, 37(1): 83-116.
- [34] KÖHLER T, CURTY LK, BARJA F, van DELDEN C, PECHÈRE JC. Swarming of *Pseudomonas aeruginosa* is dependent on cell-to-cell signaling and requires flagella and pili[J]. Journal of Bacteriology, 2000, 182(21): 5990-5996.
- [35] SHROUT JD, CHOPP DL, JUST CL, HENTZER M, GIVSKOV M, PARSEK MR. The impact of quorum sensing and swarming motility on *Pseudomonas aeruginosa* biofilm formation is nutritionally conditional[J]. Molecular Microbiology, 2006, 62(5): 1264-1277.
- [36] WU LT, FAN JY, CHEN J, FANG F. Chemotaxis of *Clostridium* strains isolated from pit mud and its application in Baijiu fermentation[J]. Foods, 2022, 11(22): 3639.
- [37] NI L, YANG S, ZHANG RR, JIN ZY, CHEN H, CONRAD JC, JIN F. Bacteria differently deploy type-IV pili on surfaces to adapt to nutrient availability[J]. NPJ Biofilms and Microbiomes, 2016, 2: 15029.
- [38] TAMIL ELAKKIYA V, SURESHKUMAR P, YOHA KS, SUBHASRI D. Studies on antibacterial and chemotaxis properties of *Pseudomonas aeruginosa* TEN01 biomass-derived sustainable biosurfactant[J]. Chemosphere, 2021, 285: 131381.
- [39] ARMBRUSTER CE, HODGES SA, MOBLEY HLT. Initiation of swarming motility by *Proteus mirabilis* occurs in response to specific cues present in urine and requires excess L-glutamine[J]. Journal of Bacteriology, 2013, 195(6): 1305-1319.
- [40] BAINS M, FERNÁNDEZ L, HANCOCK REW. Phosphate starvation promotes swarming motility and cytotoxicity of *Pseudomonas aeruginosa*[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2012, 78(18): 6762-6768.
- [41] RASHID MH, KORNBERG A. Inorganic polyphosphate is needed for swimming, swarming, and twitching motilities of *Pseudomonas aeruginosa*[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2000, 97(9): 4885-4890.
- [42] SURMANN K, STOPP M, WÖRNER S, DHOPLE VM, VÖLKER U, UNDEN G, HAMMER E. Fumarate dependent protein composition under aerobic and anaerobic growth conditions in *Escherichia coli*[J]. Journal of Proteomics, 2020, 212: 103583.
- [43] MATTINGLY AE, WEAVER AA, DIMKOVIKJ A, SHROUT JD. Assessing travel conditions: environmental and host influences on bacterial surface motility[J]. Journal of Bacteriology, 2018, 200(11): e00014-18.
- [44] HAO LY, WILLIS DK, ANDREWS-POLYMENIS H, McCLELLAND M, BARAK JD. Requirement of siderophore biosynthesis for plant colonization by *Salmonella enterica*[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2012, 78(13): 4561-4570.
- [45] BÖTTCHER T, CLARDY J. A chimeric siderophore halts swarming *Vibrio*[J]. Angewandte Chemie, 2014, 53(13): 3510-3513.
- [46] ORANS J, JOHNSON MDL, COGGAN KA, SPERLAZZA JR, HEINIGER RW, WOLFGANG MC, REDINBO MR. Crystal structure analysis reveals *Pseudomonas* PilY1 as an essential calcium-dependent regulator of bacterial surface motility[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(3): 1065-1070.
- [47] CHEN WY, WU JH, CHU SC. Deciphering microbiomes in anaerobic reactors with superior trichloroethylene dechlorination performance at low pH conditions[J]. Environmental Pollution, 2020, 257: 113567.
- [48] TRIMIGNO A, BØGE LYNDGAARD C, ATLADÓTTIR GA, ARU V, BALLING ENGELSEN S, HARDER CLEMMENSEN LK. An NMR metabolomics approach to investigate factors affecting

- the yoghurt fermentation process and quality[J]. *Metabolites*, 2020, 10(7): 293.
- [49] LARSEN MH, BLACKBURN N, LARSEN JL, OLSEN JE. Influences of temperature, salinity and starvation on the motility and chemotactic response of *Vibrio anguillarum*[J]. *Microbiology*, 2004, 150(Pt 5): 1283-1290.
- [50] KISELEV A, NAZAROV F, RYZHIK L, YAO Y. Chemotaxis and reactions in biology[J]. *Journal of the European Mathematical Society*, 2023, 25(7): 2641-2696.
- [51] ARONEY STN, POOLE PS, SÁNCHEZ-CANIZARES C. Rhizobial chemotaxis and motility systems at work in the soil[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 725338.
- [52] 姚尚杰, 金垚, 周荣清, 吴重德. 传统发酵食品中微生物间相互作用及应用[J]. *生物产业技术*, 2019(4): 48-54.
- YAO SJ, JIN Y, ZHOU RQ, WU CD. Interaction and its application of microorganisms in traditional fermented food[J]. *Biotechnology & Business*, 2019(4): 48-54 (in Chinese).
- [53] MUTALIPASSI M, MAZZELLA V, SCHOTT M, FINK P, GLAVIANO F, PORZIO L, LORENTI M, BUIA MC, von ELERT E, ZUPO V. Ocean acidification affects volatile infochemicals production and perception in fauna and flora associated with *Posidonia oceanica* (L.) *delile*[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2022, 9: 809702.
- [54] LAURA CHANG S, CAVNAR SP, TAKAYAMA S, LUKER GD, LINDERMAN JJ. Cell, isoform, and environment factors shape gradients and modulate chemotaxis[J]. *PLoS One*, 2015, 10(4): e0123450.
- [55] GAO L, ZHOU J, HE GQ. Effect of microbial interaction on flavor quality in Chinese Baijiu fermentation[J]. *Frontiers in Nutrition*, 2022, 9: 960712.
- [56] WEIGERT MUÑOZ A, HOYER E, SCHUMACHER K, GROGNOT M, TAUTE KM, HACKER SM, SIEBER SA, JUNG K. Eukaryotic catecholamine hormones influence the chemotactic control of *Vibrio campbellii* by binding to the coupling protein CheW[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2022, 119(10): e2118227119.
- [57] DELGADO-BAQUERIZO M, OLIVERIO AM, BREWER TE, BENAVENT-GONZÁLEZ A, ELDRIDGE DJ, BARDGETT RD, MAESTRE FT, SINGH BK, FIERER N. A global atlas of the dominant bacteria found in soil[J]. *Science*, 2018, 359(6373): 320-325.
- [58] CAO SN, ZHANG WP, DING W, WANG M, FAN S, YANG B, MCMINN A, WANG M, XIE BB, QIN QL, CHEN XL, HE JF, ZHANG YZ. Structure and function of the Arctic and Antarctic marine microbiota as revealed by metagenomics[J]. *Microbiome*, 2020, 8(1): 47.
- [59] HOSHINO T, DOI H, URAMOTO GI, WÖRMER L, ADHIKARI RR, XIAO N, MORONO Y, D'HONDT S, HINRICHS KU, INAGAKI F. Global diversity of microbial communities in marine sediment[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2020, 117(44): 27587-27597.
- [60] ZOU YQ, XUE WB, LUO GW, DENG ZQ, QIN PP, GUO RJ, SUN HP, XIA Y, LIANG SS, DAI Y, WAN DW, JIANG RR, SU LL, FENG Q, JIE ZY, GUO TK, XIA ZK, LIU C, YU JH, LIN YX, et al. 1 520 reference genomes from cultivated human gut bacteria enable functional microbiome analyses[J]. *Nature Biotechnology*, 2019, 37(2): 179-185.
- [61] BÄCKHED F, ROSWALL J, PENG YQ, FENG Q, JIA HJ, KOVATCHEVA-DATCHARY P, LI Y, XIA Y, XIE HL, ZHONG HZ, KHAN MT, ZHANG JF, LI JH, XIAO L, AL-AAMA J, ZHANG DY, LEE YS, KOTOWSKA D, COLDING C, TREMAROLI V, et al. Dynamics and stabilization of the human gut microbiome during the first year of life[J]. *Cell Host & Microbe*, 2015, 17(6): 852.
- [62] 常嘉乐, 张婷, 袁亚宏, 岳田利. 藜麦酸奶混菌发酵工艺优化及品质与风味评价[J]. *食品工业科技*, 2021, 42(18): 197-208.
- CHANG JL, ZHANG T, YUAN YH, YUE TL. Optimization of fermentation process and evaluation of quality and flavor of quinoa yogurt produced by mixed lactic acid bacteria[J]. *Science and Technology of Food Industry*, 2021, 42(18): 197-208 (in Chinese).
- [63] 勾文君, 方芳. 窖泥梭菌扰动减控白酒发酵过程正丁醇生成[J]. *食品与发酵工业*, 2021, 47(15): 43-49.
- GOU WJ, FANG F. Control and reduction of n-butanol synthesis during Baijiu fermentation interfered with *Clostridia* in pit mud[J]. *Food and Fermentation Industries*, 2021, 47(15): 43-49 (in Chinese).
- [64] DENG N, DU H, XU Y. Cooperative response of *Pichia kudriavzevii* and *Saccharomyces cerevisiae* to lactic acid stress in Baijiu fermentation[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2020, 68(17): 4903-4911.
- [65] SUN Y, TIAN L, CHANG JJ, SHI SH, ZHANG JF, XIE HW, CAI YH, CHEN DZ, KURAMAE EE, van VEEN JA, LI WQ, TRAN LP, TIAN CJ. Rice domestication influences the composition and function of the rhizosphere bacterial chemotaxis systems[J]. *Plant and Soil*, 2021, 466(1): 81-99.
- [66] FUKUI M, TESKE A, ASSMUS B, MUYZER G, WIDDEL F. Physiology, phylogenetic relationships, and ecology of filamentous sulfate-reducing bacteria (genus *Desulfonema*)[J]. *Archives of Microbiology*, 1999, 172(4): 193-203.
- [67] DAANE LL, MOLINA JA, BERRY EC, SADOWSKY MJ. Influence of earthworm activity on gene transfer from *Pseudomonas fluorescens* to indigenous soil bacteria[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1996, 62(2): 515-521.
- [68] FINDLAY BL. The chemical ecology of predatory soil bacteria[J]. *ACS Chemical Biology*, 2016, 11(6): 1502-1510.
- [69] PAERL HW, GALLUCCI KK. Role of chemotaxis in establishing a specific nitrogen-fixing cyanobacterial-bacterial association[J]. *Science*, 1985, 227(4687): 647-649.
- [70] HALLSTRØM S, RAINA JB, OSTROWSKI M, PARKS DH, TYSON GW, HUGENHOLTZ P, STOCKER R, SEYMOUR JR, RIEMANN L. Chemotaxis may assist marine heterotrophic bacterial diazotrophs to find microzones suitable for N₂ fixation in the pelagic ocean[J]. *The ISME Journal*, 2022, 16(11): 2525-2534.
- [71] ZOU M, WANG KY, ZHAO JJ, LU HF, YANG H, HUANG MR, WANG L, WANG GL, HUANG J, MIN X. DegS protease regulates the motility, chemotaxis, and colonization of *Vibrio cholerae*[J]. *Frontiers in*

- Microbiology, 2023, 14: 1159986.
- [72] YE YX, JIANG PM, HUANG CY, LI JY, CHEN J, WANG L, LIN Y, WANG FB, LIU J. Metformin alters the chemotaxis and flagellar motility of *Escherichia coli*[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 12: 792406.
- [73] BAI RR, JIANG XY, HUI Z, YOON Y, GE JM, ZHU JL, SHIM H. Bisamide CXCR4 modulators: novel anti-IBD agents acting on the chemotaxis of inflammatory cells[J]. *Advanced Therapeutics*, 2022, 5(6): 2100223.
- [74] NI B, COLIN R, LINK H, ENDRES RG, SOURJIK V. Growth-rate dependent resource investment in bacterial motile behavior quantitatively follows potential benefit of chemotaxis[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2020, 117(1): 595-601.
- [75] GUDE S, PINÇE E, TAUTE KM, SEINEN AB, SHIMIZU TS, TANS SJ. Bacterial coexistence driven by motility and spatial competition[J]. *Nature*, 2020, 578(7796): 588-592.
- [76] 勾文君, 田源, 孔小勇, 吴菲菲, 方芳. 洋河酒窖泥细菌群落结构与菌株产酸能力分析[J]. *微生物学通报*, 2020, 47(6): 1651-1661.
GOU WJ, TIAN Y, KONG XY, WU FF, FANG F. Bacterial composition in pit mud of Yanghe liquor and identification of acid producing bacteria[J]. *Microbiology China*, 2020, 47(6): 1651-1661 (in Chinese).
- [77] 吴浪涛, 丁文骏, 谢专, 张钊远, 王芊婷, 周凤莲, 房峻, 方芳. 不同时期窖泥理化因子、风味物质和细菌组成的相关性[J]. *微生物学通报*, 2022, 49(3): 1030-1047.
WU LT, DING WJ, XIE Z, ZHANG ZY, WANG QT, ZHOU FL, FANG J, FANG F. Characterization and correlation analysis of the bacterial composition, physicochemical properties and volatiles in Baijiu fermentation pit mud of different ages[J]. *Microbiology China*, 2022, 49(3): 1030-1047 (in Chinese).
- [78] 曾波, 饶家权, 邹永芳, 文静, 黄治国, 邓杰. 浓香型白酒酒醅发酵过程中微生物群落结构演替及其与理化指标相关性[J]. *食品科学*, 2024, 45(7): 111-118.
ZENG B, RAO JQ, ZOU YF, WEN J, HUANG ZG, DENG J. Structural succession of microbial communities in fermented grains for nongxiangxing Baijiu during the fermentation process and its correlation with physicochemical indicators[J]. *Food Science*, 2024, 45(7): 111-118 (in Chinese).
- [79] 李思颖, 温林凤, 李俊, 扈圆舒, 徐婷, 刘占, 符姜燕, 曹庸. 酱油发酵工艺的优化研究进展[J]. *中国食品添加剂*, 2024, 35(2): 308-313.
LI SY, WEN LF, LI J, HU YS, XU T, LIU Z, FU JY, CAO Y. Research progress on optimization of soy sauce fermentation process[J]. *China Food Additives*, 2024, 35(2): 308-313 (in Chinese).
- [80] 申瑾, 周景丽, 郎繁繁, 闫裕峰, 王利, 夏瑶瑶, 李杰, 张峰, 王晨苑, 郑宇. 基于山西老陈醋传统工艺固态发酵体系时空异质性分析解析主要风味物质形成规律[J]. *食品科学*, 2025, 46(2): 164-170.
SHEN J, ZHOU JL, LANG FF, YAN YF, WANG L, XIA YY, LI J, ZHANG F, WANG CY, ZHENG Y. Analysis of spatiotemporal heterogeneity in solid-state fermentation system of Shanxi aged vinegar based on traditional technology and analysis of the formation patterns of major flavor substances[J]. *Food Science*, 2025, 46(2): 164-170 (in Chinese).
- [81] OTTO S, HARMS H, WICK LY. Effects of predation and dispersal on bacterial abundance and contaminant biodegradation[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2017, 93(2): fiw241.
- [82] 方芳, 樊静雅, 吴浪涛, 陈坚, 堵国成. 一种利用梭菌趋化性减控浓香型白酒发酵过程乳酸积累的方法: ZL202211090490X[P]. 2023-05-09.
FANG F, FAN JY, WU LT, CHEN J, DU GC. Method for reducing lactic acid accumulation in fermentation process of Luzhou-flavor liquor by utilizing *Clostridium* chemotaxis: ZL202211090490X[P]. 2023-05-09 (in Chinese).
- [83] GOBBETTI M, RIZZELLO CG, Di CAGNO R, de ANGELIS M. How the sourdough may affect the functional features of leavened baked goods[J]. *Food Microbiology*, 2014, 37: 30-40.
- [84] 方芳, 勾文君, 陈翔, 吴浪涛, 陈坚, 孔小勇, 堵国成. 一种减少浓香型白酒发酵过程丁醇生成的方法: CN202010860544.0[P]. 2022-11-01.
FANG F, GOU WJ, CHEN X, WU LT, CHEN J, KONG XY, DU GC. Method for reducing butanol generation in fermentation process of Luzhou-flavor liquor: CN202010860544.0[P]. 2022-11-01 (in Chinese).
- [85] 方芳, 勾文君, 王芊婷, 吴浪涛, 谢专, 丁文骏, 陈坚, 堵国成. 一株减少白酒发酵过程正丁醇含量的酪丁酸梭菌: CN202011549815.7[P]. 2022-08-23.
FANG F, GOU WJ, WANG QT, WU LT, XIE Z, DING WJ, CHEN J, DU GC. A *Clostridium tyrobutyricum* strain for reducing N-butanol content in Baijiu fermentation: CN202011549815.7[P]. 2022-08-23 (in Chinese).
- [86] 石馨, 惠明, 田青, 王洪照. 强化异常威克汉姆酵母对白酒酿造中微生物结构及酯类合成的影响[J]. *中国食品学报*, 2024, 24(6): 278-287.
SHI X, HUI M, TIAN Q, WANG HZ. Effects of enhanced *Wickerhamomyces anomalus* on microbial structure and ester synthesis in liquor brewing[J]. *Journal of Chinese Institute of Food Science and Technology*, 2024, 24(6): 278-287 (in Chinese).
- [87] 倪冰倩, 夏韩硕, 闵伟红, 朱华, 王昆, 李微微, 李秀婷, 张成楠. *Pichia kudriavzevii* 生物强化对酱香型白酒酒醅微生物群落结构及挥发性风味组分的影响[J]. *食品科学技术学报*, 2024, 42(2): 93-108, 130.
NI BQ, XIA HS, MIN WH, ZHU H, WANG K, LI WW, LI XT, ZHANG CN. Effect of biofortification with *Pichia kudriavzevii* on community structure and volatile flavour fractions of fermented grains of sauce-aroma Baijiu[J]. *Journal of Food Science and Technology*, 2024, 42(2): 93-108, 130 (in Chinese).
- [88] AHMAD F, ZHU DC, SUN JZ. Bacterial chemotaxis: a way forward to aromatic compounds biodegradation[J]. *Environmental Sciences Europe*, 2020, 32(1): 52.
- [89] KARMAKAR R. State of the art of bacterial chemotaxis[J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2021, 61(5): 366-379.
- [90] YI X, KHEY J, KAZLAUSKAS RJ, TRAVISANO M. Plasmid hypermutation using a targeted artificial DNA replisome[J]. *Science Advances*, 2021, 7(29): eabg8712.
- [91] FAN JY, QU GY, WANG DT, CHEN J, DU GC, FANG F. Synergistic fermentation with functional microorganisms improves safety and quality of traditional Chinese fermented foods[J]. *Foods*, 2023, 12(15): 2892.