

Review: Quorum Sensing Bakteri dan Peranannya pada Perubahan Nilai pH di Kolong Pascatambang Timah dengan Umur Berbeda

Andri Kurniawan¹, Euis Asriani²

¹Jurusan Akuakultur, Universitas Bangka Belitung; e-mail: andri_pangkal@yahoo.co.id

²Jurusan Agroteknologi, Universitas Bangka Belitung

ABSTRAK

Bakteri menunjukkan kemampuannya untuk hidup sosial dan berinteraksi dengan koloni lainnya dengan cara membangun suatu komunikasi interseluler melalui mekanisme yang disebut quorum sensing (QS). Komunikasi seluler ini dapat memfasilitasi komunitas bakteri untuk saling merespon, melakukan metabolisme, menyampaikan informasi densitas, dan beraktivitas dengan mengenali molekul sinyal berupa feromon (pheromones) atau autoinducers. Review ini membahas tentang interaksi antarbakteri di kolong pascatambang timah yang dideskripsikan sebagai suatu sistem quorum sensing bakteri tersebut dan peranannya di dalam menghadapi perubahan nilai pH. Populasi bakteri anggota Filum Proteobacteria cenderung sangat sentral di kolong pascatambang timah karena keberadaannya mendominasi di semua umur kolong dengan jumlah yang tinggi. Proteobacteria mampu bersinergi dengan bakteri asidofilik lainnya dalam melakukan aktivitas oksidasi unsur-unsur (elements) yang berdampak pada terbentuknya kondisi pH asam (pH = 3). Proteobacteria juga menunjukkan indikasi mampu mendorong munculnya fungsi penting dari Bacteroidetes, Planctomycetes, Cyanobacteria, Spirochaeta, dan bakteri lainnya dengan melakukan dekomposisi bahan organik ataupun aktivitas metabolisme yang lain sehingga mampu meningkatkan nilai pH lingkungan kolong pascatambang timah menjadi netral (pH = 7). Struktur komunitas bakteri menunjukkan komposisi bakteri berbeda pada setiap perairan kolong yang mengalami kronosekuens berbeda. Kolong yang berumur < 1 tahun dengan pH sekitar 3 cenderung didominasi Filum Proteobacteria sekitar 30%, kolong berumur 5-10 tahun dengan pH sekitar 3 didominasi Filum Bacteroidetes sekitar > 40%, dan kolong berumur > 15 tahun dengan pH sekitar 7 didominasi Filum Planctomycetes > 37%. Interaksi bakteri melalui quorum sensing diharapkan bermanfaat di dalam proses pengelolaan lingkungan perairan pascatambang timah sehingga menghasilkan suatu ekosistem perairan yang lebih bermanfaat bagi manusia dan organisme perairan lainnya.

Kata kunci: Quorum sensing, Bakteri, Kolong pascatambang timah, Manajemen lingkungan, Nilai pH

ABSTRACT

Bacteria demonstrate their ability to live socially and to interact with other colonies by establishing an intercellular communication through a mechanism called quorum sensing (QS). This cellular communication can facilitate the bacterial community to respond to each other, carry out metabolism, density information, and activity by recognizing signaling molecules in the form of pheromones or autoinducers. This review discussed the interaction between bacteria in abandoned tin mining pit waters which was described as a quorum sensing system for the bacteria and its role to encounter the pH value changes. The member population of Phylum Proteobacteria looked very central in the abandoned tin mining pit because its dominance in all age of the pit with a high number. Proteobacteria were able to synergize with the other of acidophilic bacteria to carried out the oxidation activities of the elements that have an impact on the formation of acidic pH conditions (pH = 3). Proteobacteria also showed indications of being able to encourage the emergence of important functions of Bacteroidetes, Planctomycetes, Cyanobacteria, Spirochaeta, and other bacteria by decomposing organic matter or other metabolic activities so as to increased the pH value of ex-tin minig pits environments to neutral (pH = 7). Community structure of bacteria showed bacteria composition was different for each pits water with chronosequence. Pits in age < 1 year with pH about 3 were dominated Phylum Proteobacteria about 30%, pits in age 5-10 year with pH about 3 were dominated Phylum Bacteroidetes about > 30%, and pits in age > 15 year with pH about 7 were dominated Phylum Planctomycetes about > 37%. The interaction of bacteria through quorum sensing is expected to be useful in the process of environmental management of post-tin mining waters to produce an aquatic ecosystem that is more beneficial to humans and other aquatic organisms.

Keywords: Quorum sensing, Bacterial, Abandoned tin mining pit, Environment management, pH value

Citation: Kurniawan, A., dan Asriani, E. (2020). Review: Quorum Sensing Bakteri dan Peranannya pada Perubahan Nilai pH di Kolong Pascatambang Timah dengan Umur Berbeda. *Jurnal Ilmu Lingkungan*, 18(3), 602-609, doi:10.14710/jil.18.3.602-609

1. Pendahuluan

Aktivitas pertambangan timah sebagaimana jenis pertambangan lainnya telah memberikan kontribusi

bagi ketidakseimbangan, kerusakan, dan perubahan struktur ekosistem baik fisika, kimia, dan biologi. Degradasi dan alterasi ekosistem terjadi di dalam

makroekosistem maupun mikroekosistem (Fan et al., 2002; Vyas & Pancholi, 2009; Ashraf et al., 2010; Ahmad, 2013; Singh et al., 2013; Giri et al., 2014; Lad & Samant, 2015; Kurniawan, 2019).

Perubahan makroekosistem seperti kontaminasi logam berat, penurunan nilai pH, serta perubahan struktur tanah dan air adalah kondisi lingkungan pascatambang timah. Perubahan faktor lingkungan tersebut berimplikasi pada perubahan mikroekosistem di danau (kolong) pascatambang timah yang diindikasikan dengan terjadinya diversitas mikroorganisme. Diversitas mikroba ini dapat berkaitan dengan variasi karakteristik perairan (Ashraf et al., 2011) yang dideterminasi melalui kondisi cuaca, geomorfologi, dan geokimia (Ashraf et al., 2012).

Kajian tentang diversitas mikroba dan aktivitasnya di suatu ekosistem dapat menjadi salah satu langkah penting untuk mempelajari kondisi lingkungan (Niemi & McDonald, 2004; Moscatelli et al., 2005). Respon cepat mikroba terhadap perubahan lingkungan dapat dimanfaatkan untuk menandai dan memprediksi perubahan yang terjadi di lingkungan tersebut (Paerl et al., 2003; Lau & Lennon, 2012). Hubungan tersebut menjelaskan bahwa kondisi lingkungan dapat berkorelasi erat dengan diversitas mikroba (Prosser et al., 2007). Hal ini terlihat pada perubahan struktur komunitas, fungsi, dan dinamika mikroba (Claassens et al., 2008; Kurniawan, 2016) pada suatu ekosistem seiring perubahan waktu yang terjadi di ekosistem tersebut.

Hubungan antara perubahan lingkungan dan diversitas mikroba (Lozupone & Knight, 2008) didukung oleh adanya komunikasi seluler yang dilakukan oleh mikroba, salah satunya bakteri. Bakteri pada awalnya diduga sebagai organisme uniselular yang tidak berperilaku kolektif, namun ternyata memiliki kemampuan komunikasi antarsel. Kelompok bakteri tersebut melakukan pengaturan hasil ekspresi gen yang berperan penting di dalam komunikasi antarsel pada populasinya untuk melakukan aktivitas selulernya yang dikenal sebagai *Quorum Sensing* (QS) (Hadiwiyono, 2009).

Review ini membahas tentang interaksi antibakteri di kolong pascatambang timah yang dideskripsikan sebagai suatu sistem *quorum sensing* bakteri tersebut dan peranannya di dalam perubahan nilai pH sejalan dengan umur kolong pascatambang yang berbeda. Informasi tentang *quorum sensing* ini diharapkan dapat bermanfaat dalam mempelajari siklus biogeokimia di ekosistem kolong melalui pendekatan interaksi mikrobiologis dan mengoptimalkan perannya dalam upaya pengelolaan perairan kolong pascatambang timah agar lebih bermanfaat.

2. *Quorum Sensing* : Komunikasi Bakteri

Bakteri di dalam komunitasnya dapat saling berinteraksi untuk menyampaikan keberadaan dan eksistensinya kepada bakteri lainnya. *Quorum sensing*

adalah proses komunikasi sel-sel yang memungkinkan bakteri untuk berbagi

informasi tentang kepadatan (densitas) sel dan penyesuaian ekspresi gen (Rutherford & Bassler, 2012).

Proses komunikasi interseluler atau *quorum sensing* merupakan mekanisme persinyalan sel ke sel yang mengacu pada kemampuan bakteri untuk merespon molekul kimia dengan melakukan alterasi ekspresi gen di dalam merespon fluktuasi kepadatan populasi sel (Miller & Bassler, 2001; Reading & Sperandio, 2005). Sistem komunikasi ini dilakukan dengan memproduksi, mendeteksi, dan merespon sinyal berupa molekul-molekul kecil yang disintesis sendiri, spesifik, ekstraseluler, dan dapat berdifusi ke luar masuk sel yang sering dikenal sebagai feromon (pheromones) atau autoinducers (Williams, 2007; Williams et al., 2007; Mangwani et al., 2012).

Bakteri Gram positif dan Gram negatif menggunakan QS untuk mengatur beragam kegiatan fisiologinya seperti simbiosis, konjugasi, kompetensi, ekspresi faktor virulensi, produksi antibiotik, bioluminesen, bakteriosin, enzim hidrolisis ekstraseluler dan eksopolisakarida (esensial untuk perkembangan biofilm dan adhesi bakteri), sporulasi, pembentukan biofilm, penghindaran koloni dari mikroba kompetitor, motilitas, serta perilaku dan metabolisme lainnya (Schauder & Bassler, 2001; Miller & Bassler, 2001; Bassler, 2002; Whitehead et al., 2002; Smith et al., 2004; Hadiwiyono, 2009; Daniel, 2016; Borges & Simoes, 2019).

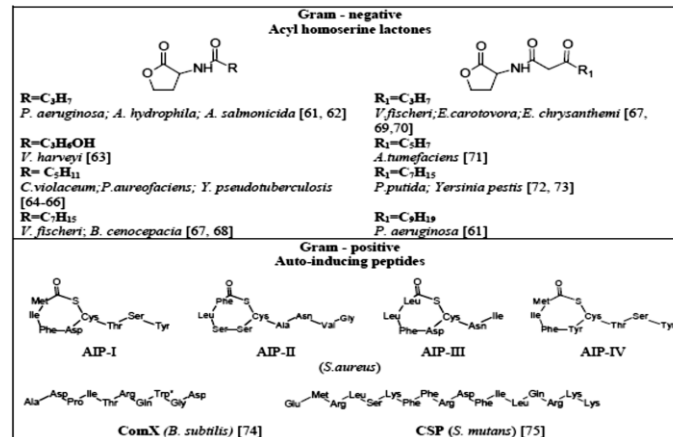
Bakteri Gram positif maupun negatif menggunakan molekul sinyal (autoinducers) yang berbeda di dalam QS. Autoinducers dikelompokkan menjadi tiga kelas berdasarkan struktur dan fungsi spesifiknya, yaitu (1) *acyl homoserine lactones* (AHLs—AI-1) merupakan molekul-molekul kecil dengan sebuah *lactone ring* dan *acyl side chain* yang umumnya digunakan oleh kelompok bakteri Gram negatif; (2) *autoinducer peptides* (AIPs) yang berperan meregulasi QS pada kelompok bakteri Gram positif merupakan rantai-rantai peptide pendek yang diproduksi di dalam sel dan membutuhkan protein transport membran untuk melintasi membran sel; serta (3) *autoinducer-2* (AI-2) merupakan molekul sinyal derivat dari furanone seperti furanosyl borate diester dengan karakteristik kombinasi antara AHLs dan AIPs yang memediasi QS kedua kelompok bakteri sebagai suatu molekul sinyal yang universal digunakan di dalam komunikasi interspesies. Molekul-molekul tersebut terlibat bukan hanya di dalam komunikasi intermikroba, tetapi juga di dalam komunikasi secara langsung atau tidak langsung dengan inangnya (Sturme et al., 2002; Lowery et al., 2008; Mohamed et al., 2008; Ng & Bassler, 2009; Galloway et al., 2011; Thoendel et al., 2011; Li & Tian, 2012; Kimura, 2014; Verbeke et al., 2017; Borges & Simoes, 2019). *Quorum sensing* juga dapat dilakukan oleh kelompok selain bakteri seperti archaea yang menghasilkan *carboxyl-acyl homoserine lactones* untuk mengatur transisi morfologi sel dan

metabolisme karbon di dalam tubuhnya (Li et al., 2014a).

Molekul AHLs yang digunakan bakteri Gram negatif diproduksi oleh AHLs synthases yang menggunakan *adenosyl-methionine* (SAM) sebagai sumber untuk membentuk *lactone ring* dan *acyl-carrier proteins* (ACP) sebagai sumber untuk rantai sisi asam lemak (*fatty acid chain*) dari AHLs. Autoinducer atau *autoinducing peptides* (AIPs) yang digunakan oleh bakteri Gram positif merupakan

sinyal oligopeptida siklik atau linier yang diproduksi sebagai prekursor propeptida di dalam kompartemen intraseluler, selanjutnya diproses oleh endopeptidase yang terikat di membran untuk mensekresi AIPs yang matang (*mature*) ke lingkungan ekstraselulernya (Churchill & Chen, 2011; Ivanova et al., 2013).

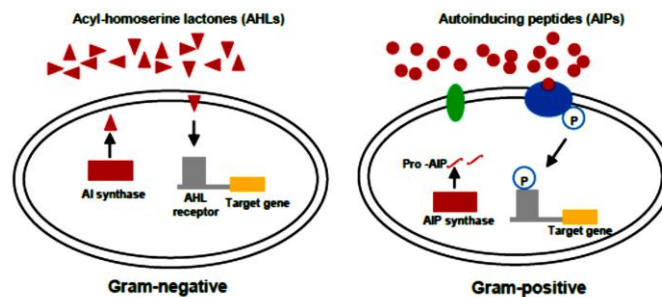
Autoinducer AHL yang digunakan oleh bakteri Gram negatif dan AIPs oleh bakteri Gram positif memiliki struktur kimia sebagaimana yang ditampilkan pada Gambar 1.



Gambar 1. Struktur Kimia Autoinducer AHL yang Digunakan oleh Bakteri Gram Negatif dan AIPs oleh Bakteri Gram Positif

Sistem QS pada bakteri Gram negatif (Gambar 2a) terjadi dengan cara mengeluarkan AHL yang pada konsentrasi ambang tertentu mampu menembus ke dalam sel dan mengaktifkan reseptor AHL yang sama dan menginduksi QS untuk melakukan ekspresi gen.

Bakteri Gram positif (Gambar 2b) menghasilkan AIP matang yang selanjutnya berinteraksi dengan reseptor histidin kinase transmembran mengaktifkan ekspresi gen target melalui autofosforilasi dari regulator transkripsional (Ivanova et al., 2013).



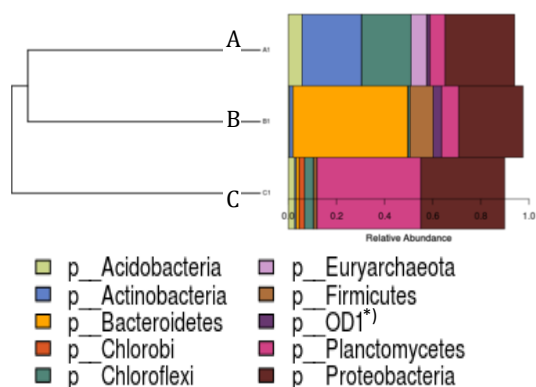
Gambar 2. Sistem *Quorum Sensing* pada Bakteri Gram Negatif (a) dan Gram Positif (b). AHLs (Segitiga Merah), Mature AIPs (Lingkaran Merah), Endopeptidase yang Terikat pada Membran (Lingkaran Hijau)

3. Quorum Sensing dan Peranan Bakteri di Kolong Pascatambang Timah

Keberadaan mikroba tidak dapat dilepaskan dari faktor pendukung maupun pembatas kehidupannya. Eksistensi mikroba di kolong pascatambang timah menunjukkan korelasi yang erat dengan faktor lingkungan dalam kurun waktu (kronosekuens) tertentu yang ditunjukkan melalui analisis jarak UniFrac (*UniFrac distance*) (Gambar 3) (Kurniawan, 2019).

Kolong pascatambang timah berumur < 10 tahun memiliki pH asam (pH sekitar 3) dan kolong berumur > 15 tahun memiliki pH netral (pH = 7) (Kurniawan et

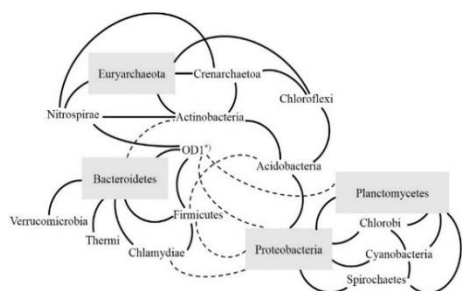
al., 2019). Implikasinya juga terlihat pada faktor-faktor lain seperti nilai DO, BOD total fosfat, nitrit, nilai Eh, total nitrogen, nitrat, dan TSS yang menunjukkan pola sama di kolong berumur < 10 tahun dibandingkan yang berumur > 15 tahun (Kurniawan, 2019). Kondisi tersebut menunjukkan bahwa parameter lingkungan dapat mengalami perubahan seiring adanya perubahan umur (kronosekuens) yang terjadi di suatu lingkungan dan berhubungan dengan eksistensi mikroba (Fan et al., 2002; Claassens et al., 2008; Vyas & Pancholi, 2009; Ashraf et al., 2010; Singh et al., 2013; Giri et al., 2014; Li et al., 2014b; Lad & Samant, 2015).



Gambar 3. Pengklasteran Hierarki dari Sekuen Klon Mikroorganisme di Stasiun Penelitian Melalui Weighted Unifrac. (A) sampel dari kolong berumur < 1 tahun; (B) sampel dari kolong berumur 5-10 tahun; dan (C) sampel dari kolong berumur > 15 tahun. *)OD1: kandidat Filum Parcubacteria

Pengelompokan mikroba bukan hanya dipengaruhi oleh faktor lingkungan, tetapi juga komunikasi seluler (QS) untuk mengatur densitas populasi mikroba (Ng & Bassler, 2009) dan kompleksitas spesies di dalam suatu populasi (Hawver et al., 2016). *Quorum sensing* ini dapat secara serentak mempengaruhi perilaku mikroba untuk merespon dinamika densitas sel mikroba lainnya (Miller & Bassler, 2001). *Quorum sensing* juga dapat digunakan untuk mengendalikan aktivitas maupun keberadaan komunitas multispesies mikroba di lingkungan kompleks dan beradaptasi secara dinamis (Mukherjee & Bassler, 2009; Allen et al., 2016).

Komunikasi tersebut memunculkan adanya interaksi sebagaimana yang ditampilkan pada Gambar 4 berdasarkan hasil analisis *cross-correlations* antarkelompok mikroba yang ditemukan di danau pascatambang timah (Kurniawan 2019).



Gambar 4. Skema Interaksi Antarfilum di Kolong Pascatambang Timah dengan Umur Berbeda. Garis tebal menjelaskan korelasi yang kuat-sangat kuat, sedangkan garis putus menjelaskan korelasi yang lebih lemah

Skema tersebut menggambarkan bahwa interaksi antarmikroba di suatu ekosistem, khususnya di kolong pascatambang timah dapat terjadi dengan intensitas yang kuat ataupun lemah. Interaksi ini adalah manifestasi adanya komunikasi antarsel berupa *quorum sensing* untuk menunjukkan eksistensi populasi maupun peran atau fungsi fisiologis dan ekologisnya di dalam suatu lingkungan. Komunikasi seluler yang menyebabkan adanya interaksi tersebut juga dapat dipengaruhi oleh banyak

aspek, termasuk kebutuhan terhadap faktor-faktor lingkungan (Ramanathan et al., 2008; Garcia-Gonzalo & Pagan, 2015) sebagaimana ditampilkan pada Gambar 3.

Gambar 4 menjelaskan bahwa tiga filum bakteri (Proteobacteria, Bacteroidetes, dan Planctomycetes) serta satu filum archaea (Euryarchaeota) dianggap memiliki peran sentral di kolong pascatambang timah. Spesies anggota Proteobacteria paling banyak ditemukan dibandingkan filum lainnya di kolong berumur < 1 tahun memiliki korelasi kuat antara lain dengan Acidobacteria, Chlorobi, Cyanobacteria, Planctomycetes, dan Spirochaetes. Spesies anggota Filum Bacteroidetes ditemukan dominan di kolong berumur 5-10 tahun dan berkorelasi kuat antara lain dengan Firmicutes, Verrucomicrobia, Chamydiae, dan Thermi. Spesies anggota Filum Planctomycetes dominan di kolong berumur > 15 tahun dan berkorelasi kuat antara lain dengan Proteobacteria, Cyanobacteria, Chlorobi, dan Spirochaetes. Kelompok archaea yang dominan ditemukan adalah spesies anggota Filum Euryarchaeota di kolong berumur < 1 tahun dan berkorelasi kuat hanya dengan Actinobacteria, Chloroflexi, Nitrospirae, dan Crenarchaeota (Kurniawan, 2019).

Interaksi yang dimunculkan dari QS mikroba tersebut, khususnya bakteri dapat berdampak positif dan saling mendukung kemanfaatan bagi individu lainnya berupa interaksi mutualisme, komensalisme, dan sinergisme. Interaksi tersebut juga dapat bersifat negatif yang saling meniadakan (predasi), berkompetisi, ataupun amensalisme (represi) (Quatrini & Jhonson, 2018).

Interaksi yang timbul karena QS tersebut juga menyebabkan perubahan karakteristik perairan di kolong pascatambang timah. Sinergisitas Proteobacteria dan kelompok bakteri lainnya di kolong berumur < 1 tahun berkontribusi terhadap pembentukan kondisi lingkungan pH asam. Hal ini dikarenakan populasi anggota Proteobacteria merupakan filum yang paling banyak dan dominan ditemukan di lingkungan asam (Mendez-Garcia et al., 2015; Mesa et al., 2017) dan mampu hidup pada pH 3,5-8,0 (Curtis et al., 2002), memiliki kemampuan mereduksi (Islam et al., 2004), dan mengoksidasi logam (Yli-Hemminki et al., 2014).

Kinerja Proteobacteria ini didukung pula oleh kemampuan bakteri asidofilik yang hidup optimum pada pH 1,0-5,0 (Gupta et al., 2014) khususnya di dalam proses oksidasi logam. Kelompok bakteri asidofilik memiliki kemampuan metabolisme berupa enzim pengoksidasi sulfur, thiosulfat, senyawa sulfida, dan besi (Li et al., 2017; Wang et al., 2019). Enzim tersebut digunakan untuk mengoksidasi sejumlah mineral sulfida dan unsur-unsur (elements) lainnya yang dikelompokkan sebagai Potentially Acid Forming (PAF) sehingga menghasilkan produk akhir berupa ion H⁺ (Gonzalez-Toril et al., 2006; Mejia et al., 2009; Heidel & Tichomirowa, 2011; Dopson & Johnson, 2012).

Reaksi oksidasi yang terjadi pada unsur-unsur seperti S, Fe, Cu, Zn, Ni, Cr, dan Pb menjadi kation

seperti Cu^{2+} , Zn^{2+} , Ni^{2+} , Cr^{3+} , Pb^{2+} , dan lainnya mengakibatkan terjadi peningkatan jumlah proton H^+ dan ion H^+ yang semakin banyak di suatu lingkungan menyebabkan kondisi pH di lingkungan tersebut semakin asam (Gaikwad & Gupta, 2008; Hatar et al., 2013; Celebi & Oncel, 2016). Bakteri asidofilik memanfaatkan ion kation sebagai donor elektron untuk energi dan pertumbuhannya (Hedrich & Johnson, 2013; Lei et al., 2016).

Perubahan pH mulai terjadi pada kolong umur 5-10 tahun yang menunjukkan adanya peningkatan nilai pH yang lebih tinggi dari kolong umur < 1 tahun. Peningkatan tersebut masih cukup sedikit, meskipun kondisi ini dapat mengindikasikan bahwa kronosekuens telah menyebabkan adanya perubahan pH. Peran sentral perubahan ini diinisiasi oleh spesies anggota Filum Bacteroidetes yang dominan ditemukan di kolong berumur 5-10 tahun (Kurniawan, 2019).

Bacteroidetes sangat berkontribusi di dalam peningkatan kesuburan perairan karena memiliki kemampuan untuk mendekomposisi bahan-bahan organik (Fors et al., 2008; Pereira, 2010). Bahan organik yang tersedia di kolong yang mengalami kronosekuens dalam waktu yang lama dimanfaatkan Bacteroidetes sebagai substrat untuk memenuhi kebutuhan nutrisi dan aktivitasnya. Dekomposisi bahan-bahan organik dapat menghasilkan produk berupa CO_2 dan air serta meningkatkan karbon organik yang kemudian dimanfaatkan kembali oleh mikroba sebagai sumber energi (Gibert et al., 2002; Khatoun et al., 2017) untuk pertumbuhannya (Dhal & Sar, 2014; Lindsay et al., 2011).

Konsentrasi CO_2 yang meningkat kemudian berinteraksi dengan H_2O membentuk asam karbonat (H_2CO_3) melalui reaksi kimiawi $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{H}_2\text{CO}_3 \rightarrow \text{H}^+ + \text{HCO}_3^-$ (Loerting & Bernard, 2010; Ghoshal & Hazra, 2015). Disosiasi H_2CO_3 menjadi ion karbonat (HCO_3^-) atau secara umum asam-asam organik yang terbentuk dari dekomposisi bahan-bahan organik yang memiliki gugus fungsi R-COOH sebagai anion organik mampu berikatan dan menggunakan kation H^+ sehingga konsentrasi H^+ di lingkungan menurun yang menyebabkan pH mengalami peningkatan (Andersen, 2010; Rukshana et al., 2010).

Nilai pH di kolong berumur > 15 tahun yang bersifat netral (pH = 7) (Kurniawan et al., 2019) mengindikasikan bahwa dekomposisi bahan organik dalam kurun waktu yang lama sangat berpotensi menghasilkan anion organik yang banyak dan berikatan dengan kation H^+ . Semakin banyak bahan organik yang terdekomposisi, maka secara langsung atau tidak langsung dapat mengakibatkan semakin banyak kation H^+ yang terikat dan menyebabkan pH meningkat menuju kondisi netral.

Komunikasi seluler yang terjadi di kolong pascatambang timah terlihat pada perubahan struktur komunitas bakteri. Kondisi pH yang mengalami peningkatan hingga kondisi netral menyebabkan peranan Bacteroidetes tidak lagi dominan. Spesies anggota filum-filum bakteri lainnya yang berinteraksi dengan Bacteroidetes pada kondisi

pH asam seperti Firmicutes dan Chlamydiae memfasilitasi keberadaan Proteobacteria sehingga menjadi paling banyak ditemukan di kolong berumur > 15 tahun dibandingkan kolong lainnya (Kurniawan, 2019).

Proteobacteria yang mampu hidup pada rentang pH luas dari kondisi asam hingga basa mendukung keberadaan Planctomycetes untuk hidup pada pH optimum pertumbuhannya yang bersifat netral (Seeger et al., 2017). Nilai pH netral menjadi lingkungan yang baik untuk kehidupan organisme lain di dalam perairan tersebut. Keberadaan organisme berimplikasi pada peningkatan oksigen terlarut di perairan akibat adanya proses fotosintesis baik yang dilakukan tumbuhan maupun mikroorganisme fotosintetik. Hal ini terlihat dari interaksi atau komunikasi yang kuat antara Proteobacteria dengan Cyanobacteria dan Chlorobi di kolong berumur > 15 tahun. Kedua filum ini bersifat fototrofik yang mampu menghasilkan oksigen terlarut di perairan (Prasanna, 2007; Thompson et al., 2017; Vogt et al., 2018). Hal ini juga didukung oleh nilai pH di kolong tersebut yang bersifat netral dan kondisi ini sesuai dengan kebutuhan faktor lingkungan Cyanobacteria sebagai produsen primer (Vogt et al., 2018) yang hidup pada pH 6,9-9,3 (Prasanna, 2007) maupun Chlorobi yang mampu hidup pada pH 6,5-8,0 (Iino et al., 2010). Perubahan pH menjadi netral tersebut berkontribusi pada kehadiran Spirochaeta yang hidup pada pH 7,0-10,5 (Hoover et al., 2003; Pikuta et al., 2009) sehingga terlihat peranan dan interaksi yang kuat antara Proteobacteria dengan Spirochaeta.

Gambar 3 telah menunjukkan bahwa komposisi bakteri berbeda pada setiap perairan kolong yang mengalami kronosekuens berbeda. Kolong yang berumur < 1 tahun dengan pH sekitar 3 cenderung didominasi Filum Proteobacteria sekitar 30%, kolong berumur 5-10 tahun dengan pH sekitar 3 didominasi Filum Bacteroidetes sekitar > 40%, dan kolong berumur > 15 tahun dengan pH sekitar 7 didominasi Filum Planctomycetes > 37% (Kurniawan, 2019). Struktur komunitas bakteri ini mengindikasikan bahwa mikroekosistem dan *quorum sensing* memiliki korelasi yang erat dengan keberadaan bakteri di suatu lingkungan.

4. Kesimpulan

Perubahan makroekosistem akibat aktivitas penambangan dapat mempengaruhi kehidupan mikroba seperti bakteri di mikroekosistemnya. Bakteri melakukan interaksi intraspesies atau interspesies dengan populasi bakteri lainnya untuk menjaga eksistensi dan menjalani aktivitas metaboliknya. Gambaran interaksi dari kelompok bakteri di kolong pascatambang timah menunjukkan suatu bentuk komunikasi seluler atau *quorum sensing* dengan menghadirkan molekul-molekul sinyal antarsel. Hal tersebut dapat dipicu oleh adanya kedekatan fisiologis dan peranannya terhadap faktor-faktor lingkungan hidupnya. Hal ini terlihat dari eksistensi mikroba dipengaruhi oleh keberadaan mikroba lainnya dan korelasi yang erat dengan faktor

lingkungan dalam kurun waktu (kronosekuensi) tertentu.

Filum Proteobacteria cenderung sangat sentral di kolong pascatambang timah karena keberadaannya mendominasi di semua umur kolong dengan jumlah populasi yang tinggi. Proteobacteria mampu bersinergi dengan bakteri asidofilik untuk melakukan aktivitas oksidasi unsur-unsur (elements) yang berdampak pada terbentuknya kondisi pH asam (pH = 3). Proteobacteria juga menunjukkan indikasi mampu mendorong munculnya fungsi penting dari Bacteroidetes, Planctomycetes, Cyanobacteria, Spirochaeta, dan bakteri lainnya dengan melakukan dekomposisi bahan organik ataupun aktivitas metabolisme lainnya sehingga mampu meningkatkan nilai pH menjadi kondisi netral (pH = 7).

DAFTAR PUSTAKA

- Ahmad F. 2013. Distribusi dan Prediksi Tingkat Pencemaran Logam Berat (Pb, Cd, Cu, Zn, dan Ni) dalam Sedimen di Perairan Pulau Bangka Menggunakan Indeks Beban Pencemaran dan Indeks Geoakumulasi. *Jurnal Ilmu dan Teknologi Kelautan Tropis*, Vol. 5 No. 1. Hal 170-181.
- Allen RC, McNally L, Popat R, Brown SP. 2016. Quorum Sensing Protects Bacterial Co-Operation from Exploitation by Cheats. *The ISME Journal*, Vol. 10 No. 7. Pages 1-11.
- Andersen CB. 2002. Understanding Carbonate Equilibria by Measuring Alkalinity in Experimental and Natural Systems. *Journal of Geoscience Education*, Vol. 50 No. 4. Pages 389-403.
- Ashraf MA, Maah MJ, Yusoff I. 2010. Study of Water Quality and Heavy Metals in Soil & Water of Ex-Mining Area Bestari Jaya, Peninsular Malaysia. *International Journal of Basic & Applied Sciences IJBAS-IJENS*, Vol. 10 No. 3. Pages 7-12.
- Ashraf MA, Maah MJ, Yusoff I. 2011. Analysis of Physio-Chemical Parameters and Distribution of Heavy Metals in Soil and Water of Ex-Mining Area of Bestari Jaya, Peninsular Malaysia. *Asian Journal of Chemistry*, No. 238. Pages 3493-3499.
- Ashraf MA, Maah MJ, Yusoff I. 2012. Morphology, Geology and Water Quality Assessment of Former Tin Mining Catchment. *The Scientific World Journal*. Pages 1-15.
- Bassler BL. 2002. Small talk: Cell-To-Cell Communication in Bacteria. *Cell*. Vol. 109 No. 4. Pages 421-424.
- Borges A, Simoes M. 2019. Review: Quorum Sensing Inhibition by Marine Bacteria. *Marine Drugs*, Vol. 17 No. 7. Pages 427-452.
- Celebi EE, Oncel MS. 2016. Determination of Acid Forming Potential of Massive Sulfide Minerals and The Tailings Situated in Lead/Zinc Mining District of Balya (NW Turkey). *Journal of African Earth Sciences*, No. 124. Pages 487-496.
- Claassens S, Van Rensburg PJJ, Maboeta MS, Van Rensburg L. 2008. Soil Microbial Community Function and Structure in a Post-Mining Chronosequence. *Water, Air, & Soil Pollution*, Vol. 194 No. 1-4. Pages 315-329.
- Claassens S, Van Rensburg PJJ, Maboeta MS, Van Rensburg L. 2008. Soil Microbial Community Function and Structure in a Post-Mining Chronosequence. *Water, Air, & Soil Pollution*, Vol. 194 No. 1-4. Pages 315-329.
- Curtis P, Nakatsu CH, Konopka A. 2002. Aciduric Proteobacteria Isolated from pH 2.9 Soil. *Archives of Microbiology*, Vol. 178 No. 1. Pages 65-70.
- Churchill ME, Chen L. 2011. Structural Basis of Acyl-Homoserine Lactone-Dependent Signaling. *Chemical Reviews*, Vol. 111 No. 1. Pages 68-85.
- Daniel R. 2016. Quorum Sensing Proteins in Selected Microorganisms (Bacillus subtilis, Escherichia coli, Staphylococcus aureus and Yersinia pestis): A Study in Bioinformatics. *Journal of Chemical and Pharmaceutical Research*, Vol. 8 No. 7. Pages 470-475.
- Dhal PK, Sar P. 2014. Microbial Communities in Uranium Mine Tailings and Mine Water Sediment from Jaduguda U Mine, India: A Culture Independent Analysis. *Journal of Environmental Science and Health*, Vol. 49 No. 6. Pages 694-709.
- Dopson M, Johnson DB. 2012. Biodiversity, Metabolism and Applications of Acidophilic Sulfur-Metabolizing Microorganisms. *Environmental Microbiology*, Vol. 14 No. 10. Pages 2620-2631.
- Fan Y, Lu Z, Chen J, Zhou Z, Wu G. 2002. Major Ecological and Environmental Problems and the Ecological Reconstruction Technologies of the Coal Mining Areas in China. *Acta Ecologica Sinica*, Vol. 23 No. 10. Pages 2144-2152.
- Fors Y, Nilsson T, Risberg ED, Sandstrom M, Torssander P. 2008. Sulfur Accumulation in Pinewood (Pinus sylvestris) Induced by Bacteria in A Simulated Sealed Environment: Implications for Marine Archaeological Wood and Fossil Fuels. *International Biodeterioration & Biodegradation*, Vol. 62 No. 4. Pages 336-347.
- Gaikwad RW, Gupta DV. 2008. Review on Removal of Heavy Metals From Acid Mine Drainage. *Applied Ecology and Environmental Research*, Vol. 6 No. 3. Pages 81-98.
- Galloway WR, Hodgkinson JT, Bowden SD, Welch M, Spring DR. 2011. Quorum sensing in Gram-Negative Bacteria: Small-Molecule Modulation of AHL and AI-2 Quorum Sensing Pathways. *Chemical Reviews*, Vol. 111 No. 1. Pages 28-67.
- Garcia-Gonzalo D, Pagan R. 2015. Influence of Environmental Factors on Bacterial Biofilm Formation in the Food Industry: A Review. *Journal of Postdoctoral Research*, Vol. 3 No. 6. Pages 3-13.
- Ghoshal S, Hazra MK. 2015. H₂CO₃ → CO₂ + H₂O Decomposition in the Presence of H₂O, HCOOH, CH₃COOH, H₂SO₄ and HO₂ Radical: Instability of the Gas-Phase H₂CO₃ Molecule in the Troposphere and Lower Stratosphere. *RSC Advances*, Vol. 5 No. 23. Pages 17623-17635.
- Giri K, Mishra G, Pandey S, Verma PK, Kumar R, Bisht NS. 2014. Ecological Degradation in Northeastern Coal Fields: Margherita Assam. *International Journal of Science, Environment and Technology*, Vol. 3 No. 3. Pages 881-884.
- Gonzalez-Toril E, Gomez F, Malki M, Amils R. 2006. The Isolation and Study of Acidophilic Microorganisms. In *Methods in Microbiology*, Vol. 35. Pages 471-510.
- Gupta GN, Srivastava S, Khare SK, Prakash V. 2014. Extremophiles: An Overview of Microorganism from Extreme Environment. *International Journal of Agriculture, Environment and Biotechnology*, Vol. 7 No. 2. Pages 371-380.
- Hadiwiyono. 2009. Quorum Sensing: Suatu Sistem Komunikasi Bakteri Fitopatogen, Peranannya pada Proses Infeksi, dan Peluangnya Sebagai Basis Pengembangan Strategi Baru dalam Pengendalian Penyakit Tumbuhan. *Jurnal Perlindungan Tanaman Indonesia*, Vol. 15 No. 2. Hal 45-54.

- Hatar H, Rahim SA, Razi WM, Sahrani FK. 2013. Heavy Metals Content in Acid Mine Drainage at Abandoned and Active Mining Area. In AIP Conference Proceedings, Vol. 1571, No. 1. Pages 641-646.
- Hawver LA, Jung SA, Ng WL. 2016. Specificity and Complexity in Bacterial Quorum-Sensing Systems. FEMS Microbiology Reviews, Vol. 40 No. 5. Pages 738-752.
- Hedrich S, Johnson DB. 2013. Aerobic and Anaerobic Oxidation of Hydrogen by Acidophilic Bacteria. FEMS Microbiology Letters, Vol. 349 No. 1. Pages 40-45.
- Heidel C, Tichomirowa M. 2011. Galena Oxidation Investigations on Oxygen and Sulphur Isotopes. Isotopes in Environmental and Health Studies, Vol. 47 No. 2. Pages 169-188.
- Hoover RB, Pikuta EV, Bej AK, Marsic D, Whitman WB, Tang J, Krader P. 2003. Spirochaeta Americana sp. nov., A New Haloalkaliphilic, Obligately Anaerobic Spirochaete Isolated from Soda Mono Lake in California. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, Vol. 53 No. 3. Pages 815-821.
- Iino T, Mori K, Uchino Y, Nakagawa T, Harayama S, Suzuki KI. 2010. Ignavibacterium Album Gen. nov., sp. nov., a Moderately Thermophilic Anaerobic Bacterium Isolated from Microbial Mats at A Terrestrial Hot Spring and Proposal of Ignavibacteria Classis nov., for a Novel Lineage at the Periphery of Green Sulfur Bacteria. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, Vol. 60 No. 6. Pages 1376-1382.
- Islam FS, Gault AG, Boothman C, Polya DA, Charnock JM, Chatterjee D, Lloyd JR. 2004. Role of Metal-Reducing Bacteria in Arsenic Release from Bengal Delta Sediments. Nature, Vol. 430 No. 1. Pages 68-71.
- Ivanova K, Fernandes MM, Tzanov T. 2013. Current Advances on Bacterial Pathogenesis Inhibition and Treatment Strategies. In Microbial Pathogens and Strategies for Combating Them: Science, Technology and Education 4. Formatex.
- Khatoon H, Solanki P, Narayan M, Tewari L, Rai JPN. 2017. Role of Microbes in Organic Carbon Decomposition and Maintenance of Soil Ecosystem. International Journal of Chemical Studies, Vol. 5 No. 6. Pages 1648-1656.
- Kimura N. 2014. Metagenomic Approaches to Understanding Phylogenetic Diversity in Quorum Sensing. Virulence, Vol. 5 No. 3. Pages 433-442.
- Kurniawan A. 2016. Microorganism Communities Response of Ecological Changes in Post Tin Mining Ponds. Journal of Microbiology and Virology, Vol. 6 No. 1. Pages 17-26.
- Kurniawan A. 2019. Diversitas Metagenom Bakteri di Danau Pascatambang Timah dengan Umur Berbeda. [Disertasi]. Fakultas Biologi. Universitas Jenderal Soedirman.
- Lad RJ, Samant JS. 2015. Impact of Bauxite Mining on Soil: A Case Study of Bauxite Mines at Ud giri, Dist-Kolhapur, Maharashtra State, India. International Research Journal of Environment Sciences, Vol. 4 No. 2. Pages 77-83.
- Lau JA, Lennon JT. 2012. Rapid Responses of Soil Microorganisms Improve Plant Fitness in Novel Environments. Proceedings of the National Academy of Sciences, Vol. 109 No. 35. Pages 14058-14062.
- Lei Y, Zhang G, Ai C, Zhuang S. 2016. Bioleaching of Sphalerite by the Native Mesophilic Iron-Oxidizing Bacteria from a Lead-Zinc Tailing. Procedia Environmental Sciences, No. 31. Pages 554-559.
- Li J, Zheng X, Guo X, Qi L, Dong X. 2014a. Characterization of an Archaeal Two-Component System That Regulates Methanogenesis in Methanoseta Harundinacea. PLoS ONE, Vol. 9 No. 4. pp e95502.
- Li X, Kappler U, Jiang G, Bond PL. 2017. The Ecology of Acidophilic Microorganisms in the Corroding Concrete Sewer Environment. Frontiers in Microbiology, Vol. 8 No. 683. Pages 1-16.
- Li Y, Tian X. 2012. Review: Quorum Sensing and Bacterial Social Interactions in Biofilms. Sensors, No. 12. Pages 2519-2538.
- Li Y, Wen H, Chen L, Yin T. 2014b. Succession of Bacterial Community Structure and Diversity in Soil Along a Chronosequence of Reclamation and Re-Vegetation on Coal Mine Spoils in China. PLoS ONE, Vol. 9 No. 12. pp e115024.
- Lindsay MJB, Wakeman KD, Rowe OF, Grail BM, Ptacek CJ, Blowes DW, Johnson DB. 2011. Microbiology and Geochemistry of Mine Tailings Amended With Organic Carbon for Passive Treatment of Pore Water. Geomicrobiology Journal, Vol. 28 No. 3. Pages 229-241.
- Loerting T, Bernard J. 2010. Aqueous Carbonic Acid (H₂CO₃). ChemPhysChem, Vol. 11 No. 11. Pages 2305-2309.
- Lowery CA, Dickerson TJ, Janda KD. 2008. Interspecies and Interkingdom Communication Mediated by Bacterial Quorum Sensing. Chemical Society Reviews, Vol. 37 No. 7. Pages 1337-1346.
- Lozupone CA, Knight R. 2008. Species divergence and the measurement of Microbial Diversity. FEMS Microbiology Reviews, Vol. 32 No. 4. Pages 557-578.
- Mangwani N, Dash HR, Chauhan A, Das S. 2012. Bacterial Quorum Sensing: Functional Features and Potential Applications in Biotechnology. Journal of Molecular Microbiology and Biotechnology, Vol. 22 No. 4. Pages 215-227.
- Mejia ER, Ospina JD, Marquez MA, Morales AL. 2009. Oxidation of Chalcopyrite (CuFeS₂) by Acidithiobacillus Ferrooxidans and a Mixed Culture of Acidithiobacillus ferrooxidans and Acidithiobacillus Thiooxidans Like Bacterium in Shake Flasks. In Advanced Materials Research, No. 71-73. Pages 385-388. Trans Tech Publications.
- Mendez-Garcia C, Pelaez AI, Mesa V, Sánchez J, Golyshina OV, Ferrer M. 2015. Microbial Diversity and Metabolic Networks in Acid Mine Drainage Habitats. Frontiers in Microbiology, Vol. 6 No. 475. Pages 1-17.
- Mesa V, Gallego JLR, Gonzalez-Gil R, Lauga B, Sanchez J, Mendez-Garcia C, Pelaez AI. 2017. Bacterial, Archaeal, and Eukaryotic Diversity Across Distinct Microhabitats in an Acid Mine Drainage. Frontiers in Microbiology, No. 8. Pages 10-17.
- Miller MB, Bassler BL. 2001. Quorum Sensing in Bacteria. Annual Reviews in Microbiology, Vol. 55 No. 1. Pages 165-199.
- Miller MB, Bassler BL. 2001. Quorum Sensing in Bacteria. Annual Reviews in Microbiology, Vol. 55 No. 1. Pages 165-199.
- Mohamed NM, Cicirelli EM, Kan J, Chen F, Fuqua C, Hill RT. 2008. Diversity and Quorum-Sensing Signal Production of Proteobacteria Associated With Marine Sponges. Environmental Microbiology, Vol. 10 No. 1. Pages 75-86.
- Moscattelli MC, Lagomarsino A, Marinari S, De Angelis P, Grego S. 2005. Soil Microbial Indices as Bioindicators

- of Environmental Changes in A Poplar Plantation. *Ecological Indicators*, Vol. 5 No. 3. Pages 171-179.
- Mukherjee S, Bassler BL. 2009. Bacterial Quorum Sensing in Complex and Dynamically Changing Environments. *Nature Review Microbiology*, No. 3. Pages 1-12.
- Ng W, Bassler BL. 2009. Bacterial Quorum-Sensing Network Architectures. *Annual Review of Genetics*, No. 43. Pages 197-222.
- Niemi GJ, McDonald ME. 2004. Application of Ecological Indicators. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, No. 35. Pages 89-111.
- Paerl HW, Dyble J, Moisaner PH, Noble RT, Piehler MF, Pinckney JL, Steppe TF, Twomey L, Valdes LM. 2003. Microbial indicators of Aquatic Ecosystem Change: Current Applications to Eutrophication Studies. *FEMS Microbiology Ecology*, Vol. 46 No. 3. Pages 233-246.
- Pereira GPR. 2010. Marine Bacteroidetes: Distribution Patterns and Role in the Degradation of Organic Matter. [Dissertation]. University of Bremen.
- Pikuta EV, Hoover RB, Bej AK, Marsic D, Whitman WB, Krader P. 2009. *Spirochaeta dissipatitropha* sp. nov., an alkaliphilic, obligately anaerobic bacterium, and emended description of the genus *Spirochaeta* Ehrenberg 1835. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, Vol. 59 No. 7. Pages 1798-1804.
- Prasanna SNR. 2007. Soil pH and Its Role in Cyanobacterial Abundance and Diversity in Rice Field Soils. *Applied Ecology and Environmental Research*, Vol. 5 No. 2. Pages 103-113.
- Prosser JI, Bohannon BJM, Curtis TP, Ellis RJ, Firestone MK, Freckleton RP, Green JL, Green LE, Killham K, Lennon JJ, Osborn AM, Solan M, Van Der Gast CJ, Young JPW. 2007. The Role of Ecological Theory in Microbial Ecology. *Nature Reviews Microbiology*, Vol. 5 No. 5. Pages 384-392.
- Quatrini R, Johnson DB. 2018. Microbiomes in Extremely Acidic Environments: Functionalities and Interactions That Allow Survival and Growth of Prokaryotes at Low pH. *Current Opinion in Microbiology*, No. 43. Pages 139-147.
- Ramanathan AL, Singh G, Majumdar J, Samal AC, Chauhan R, Ranjan RK, Rajkumar K, Santra SC. 2008. A Study of Microbial Diversity and its Interaction with Nutrients in the Sediments of Sundarban Mangroves. *Indian Journal of Marine Sciences*, Vol. 37 No. 2. Pages 159-165.
- Reading NC, Sperandio V. 2006. Quorum Sensing: the many Languages of Bacteria. *FEMS Microbiology Letters*, Vol. 254 No. 1. Pages 1-11.
- Rukshana F, Butterly CR, Baldock JA, Tang C. 2011. Model Organic Compounds Differ in their Effects on pH Changes of Two Soils Differing in Initial pH. *Biology and Fertility of Soils*, Vol. 47 No. 1. Pages 51-62.
- Rutherford ST, Bassler BL. 2012. Bacterial Quorum Sensing: Its Role in Virulence and Possibilities for Its Control. *Cold Spring Harbor Perspectives in Medicine*, Vol. 2 No. 11. pp a012427.
- Schauder S, Bassler BL. 2001. The languages of Bacteria. *Genes & Development* 15, No. 12. Pages 1468-1480.
- Seeger C, Butler MK, Yee B, Mahajan M, Fuerst JA, Andersson SG. 2017. *Tuwongella Immobilis* Gen. Nov., sp. Nov., A Novel Non-Motile Bacterium Within The Phylum Planctomycetes. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, Vol. 67 No. 12. Pages 4923-4929.
- Singh PK, Afzal I, Ravi S, Dhanesh S, Shivi S. 2013. A Study About Ecological Imbalance in Surguja (India) Coalfield Area Due To Mining. *International Research Journal of Environment Sciences*, Vol. 2 No. 4. Pages 10-14.
- Smith JL, Fratamico PM, Novak JS. 2004. Quorum Sensing: A Primer for Food Microbiologists. *Journal of Food Protection*, Vol. 67 No. 5. Pages 1053-1070.
- Sturme MH, Kleerebezem M, Nakayama J, Akkermans AD, Vaughan EE, De Vos WM. 2002. Cell to cell Communication by Autoinducing Peptides in Gram-Positive Bacteria. *Antonie Van Leeuwenhoek*, Vol. 81 No. 1-4. Pages 233-243.
- Thoendel M, Kavanaugh JS, Flack CE, Horswill AR. 2011. Peptide Signaling in the Staphylococci. *Chemical Reviews*, Vol. 111 No. 1. Pages 117-151.
- Thompson KJ, Simister RL, Hahn AS, Hallam SJ, Crowe SA. 2017. Nutrient Acquisition and the Metabolic Potential of Photoferrotrophic Chlorobi. *Frontiers in Microbiology*, Vol. 8 No. 1212. Pages 1-16.
- Verbeke F, De Craemer S, Debonne N, Janssens Y, Wynendaele E, et al. 2017. Peptides as Quorum Sensing Molecules: Measurement Techniques and Obtained Levels in Vitro and in Vivo. *Frontiers in Neuroscience*, No. 11. Pages 183.
- Vogt JC, Abed RM, Albach DC, Palinska KA. 2018. Bacterial and Archaeal Diversity in Hypersaline Cyanobacterial Mats Along A Transect in The Intertidal Flats of the Sultanate of Oman. *Microbial Ecology*, Vol. 75 No. 2. Pages 331-347.
- Vyas A, Pancholi A. 2009. Environmental Degradation Due To Mining in South Rajasthan: A Case Study of Nimbahera, Chittorgarh (India). *Journal of Environmental Research and Development*, Vol. 4 No. 2. Pages 405-412.
- Wang R, Lin JQ, Liu XM, Pang X, Zhang CJ, Yang CL, Gao XY, Lin CM, Li YQ, Li Y, Lin JQ, Chen LX. 2019. Sulfur Oxidation in The Acidophilic Autotrophic Acidithiobacillus spp. *Frontiers in Microbiology*, Vol. 9 No. 3290. Pages 1-20.
- Whitehead NA, Byers JT, Commander P, Corbett MJ, Coulthurst SJ, Everson L, et al. 2002. The Regulation of Virulence in Phytopathogenic *Erwinia* Species: Quorum Sensing, Antibiotics and Ecological Considerations. *Antonie Van Leeuwenhoek*, Vol. 81 No. 1-4. Pages 223-231.
- Williams P, Winzer K, Chan WC, Camara M. 2007. Look Who's Talking: Communication and Quorum Sensing in the Bacterial World. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, Vol. 362 No. 1483. Pages 1119-1134.
- Williams P. 2007. Quorum Sensing, Communication and Cross-Kingdom Signalling in the Bacterial World. *Microbiology*, Vol. 153 No. 12. Pages 3923-3938.
- Yli-Hemminki P, Jorgensen KS, Lehtoranta J. 2014. Iron-Manganese Concretions Sustaining Microbial Life in the Baltic Sea: the Structure of the Bacterial Community and Enrichments in Metal-Oxidizing Conditions. *Geomicrobiology Journal*, Vol. 31 No. 4. Pages 263-27.