

# 微生物治理有害藻华研究进展

刘姗姗<sup>1,2,3,4</sup>, 俞志明<sup>1,2,3,4</sup>, 曹西华<sup>1,2,4</sup>, 宋秀贤<sup>1,2,3,4</sup>

(1. 中国科学院海洋研究所 海洋生态与环境科学重点实验室, 山东 青岛 266071; 2. 崂山实验室 海洋生态与环境科学功能实验室, 山东 青岛 266237; 3. 中国科学院大学, 北京 100049; 4. 中国科学院海洋大科学研究中心, 山东 青岛 266071)

**摘要:** 近年来, 全球近海海域有害藻华频发, 导致严重的环境问题与经济损失, 如何有效地治理有害藻华引发全球关注。抑藻微生物可以通过细胞接触等直接方式及分泌胞外活性物质等间接方式破坏藻细胞的细胞结构、生理过程和遗传功能, 进而抑制藻细胞的生长。本文总结了抑藻微生物控制有害藻华的主要作用原理和研究进展, 综述了当前以微生物为基础的控制藻华的方法和技术, 探讨了其在有害藻华治理方面的发展方向与应用前景, 以期有害藻华的防控提供参考。

**关键词:** 抑藻微生物; 有害藻华治理; 研究进展

中图分类号: X52; X17 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2023)6-0096-12

DOI: 10.11759/hyxx20200814001

有害藻华(harmful algal blooms, HABs)是由水体中的藻类大量增殖或聚集而形成的一种生态异常现象, 严重人类的生存与健康<sup>[1]</sup>。近年来, 有害藻华呈全球扩展态势, 表现出暴发频率上升、持续时间增长、暴发规模扩大、致灾效应加重的趋势<sup>[2]</sup>, 已遍及中国所有沿海省市。目前, 中国已成为全球受藻华灾害影响最严重的国家之一<sup>[3]</sup>。

中国对有害藻华的研究起步较晚, 但目前在藻华生物及种群生态动力学、藻华生消动态过程和机制、藻毒素及生态毒理学、藻华防治机理等方面均取得了长足的进展, 尤其是在藻华应急处置方面的研究成果已经在国内外上产生了重要影响, 在该研究领域起到了示范与引领作用<sup>[2]</sup>。

从原理上讲, 治理有害藻华的方法可分为化学方法、物理方法、生物方法和矿物絮凝法等几大类<sup>[4]</sup>。其中, 由中国科学家研发的改性黏土方法具有环境友好、去除效率高等优点, 是中国有害藻华应急处置的标准性方法, 并在国际上得到推广应用<sup>[5]</sup>。近年来, 随着对生物间相互作用的研究不断深入, 利用微生物控制有害藻华为藻华治理提供了新的思路。利用生物学方法治理有害藻华, 主要基于生态调控的原理, 通过生物间的相互作用, 抑制藻华生物的生长<sup>[6-8]</sup>。该方法应急处置的作用弱、生态调控的特点强, 常常用来作为预防有害藻华发生的重要手段<sup>[9-12]</sup>。

传统生物法主要包括: 利用滤食性生物捕食(如鱼

类、贝类等)原理来控制藻华生物的数量; 利用一些水生植物(如挺水植物、大型藻类等)营养竞争来控制藻华生物的生长; 利用微生物与藻细胞的相互作用来抑制藻华生物的增殖等<sup>[13-16]</sup>。随着当今微生物技术在环保领域的蓬勃发展, 微生物方法在有害藻华治理领域中的研究越来越多<sup>[17-20]</sup>, 既可处置有害藻华、又可修复水体, 成为一种颇具应用前景的综合治理方法<sup>[21-23]</sup>。为此, 本文系统回顾了微生物治理有害藻华的原理、方法和相关研究进展, 综述其存在问题与应用前景, 探讨其进一步的发展趋势, 为有害藻华的综合防控提供参考。

## 1 微生物治理有害藻华的主要作用原理

微生物是指个体无法用肉眼观察的微小生物, 包括细菌、病毒、真菌以及一些小型的原生生物、

收稿日期: 2020-08-14; 修回日期: 2020-12-04

基金项目: 山东省重大科技创新工程项目“赤潮治理新型功能材料的研发与示范应用”(2019JZZ010808); 山东省支持青岛海洋科学与技术试点国家实验室重大科技专项(2018SDKJ0504-2); “泰山学者攀登计划”项目 [Foundation: The Key R&D Project of Shandong Province, No. 2019JZZ010808; Financially Supported by the Marine S&T Fund of Shandong Province for Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology(Qingdao), No. 2018SDKJ0504-2; The Taishan Scholars Climbing Program of Shandong Province]

作者简介: 刘姗姗(1997—), 女, 山东德州人, 博士研究生, 主要从事有害藻华生物防控研究, E-mail: liushanshan181@mails.ucas.ac.cn; 俞志明(1959—), 通信作者, 研究员, 主要从事有害藻华防控和近海富营养化研究, E-mail: zyu@qdio.ac.cn

显微藻类等在内的一大类生物群体<sup>[24-25]</sup>。水体中的微生物与藻细胞之间存在着密切而复杂的关系,国外很早就开展了对抑藻微生物的研究。早在1924年,Lothar等<sup>[26]</sup>就发现了一种黏细菌(*Polyangium parasitium*),可以黏附在刚毛藻上并使其死亡。随着研究的不断深入,越来越多的抑藻微生物从藻际环境中被分离出来,并应用于实际研究工作中。目前所发现的抑藻微生物主要包括真菌、原生动物、细菌、放线菌和病毒等,它们通过直接或间接的方式破坏藻类的正常生理功能,从而达到抑制其生长或致死的效果。

### 1.1 直接抑藻作用

直接抑藻分为两种方式,其一是微生物通过侵入藻细胞、摄食或寄生等方式导致藻细胞死亡,如原生动物、病毒和部分真菌;其二是接触抑藻,即微生物接触藻细胞后附着在藻细胞表面,分泌特定的酶类物质杀死藻细胞,常见于细菌<sup>[27]</sup>。

原生动物作为水生生态系统中微食物环的重要组成部分,主要通过摄食作用控制浮游植物群落的结构。原生动物摄食藻类往往具有一定的偏好性,比如鞭毛虫多摄食单细胞藻<sup>[28]</sup>,而变形虫和纤毛虫多摄食丝状蓝藻<sup>[29]</sup>。具有食藻功能的原生动物可以有效提高浮游植物群落的生物多样性和物种丰富度,从而影响藻华的消长。

藻类病毒分为原核藻类病毒(即噬藻体)和真核藻类病毒。具有抑藻功能的病毒最早在蓝藻内被发现,由于其与噬菌体非常相似而被称为噬藻体<sup>[30]</sup>。噬藻体广泛存在于海水和淡水水体中,主要通过溶原性循环和裂解方式攻击藻类细胞。在溶原性循环过程中,病毒将核酸整合到宿主基因组内,进行基因水平的转移。该过程不会损害藻细胞,但经环境因素诱发,病毒会大量繁殖并破坏宿主细胞的超微结构,造成细胞的裂解<sup>[31]</sup>。有研究表明,光照、宿主生长状态<sup>[32]</sup>和磷酸盐浓度<sup>[33]</sup>等因素都会影响噬藻体的增殖、裂解和释放。国内藻类病毒的研究还处在初级阶段,目前大约有来自真核藻类12个纲的50个种的真核藻类病毒被发现<sup>[34]</sup>,但大部分真核藻类无法在固体培养基上生长,为真核藻类病毒的分离工作增加了难度。目前对硅藻的病毒的研究较为深入,自2004年Nagasaki等<sup>[35]</sup>首次发现并分离了刚毛根管藻的RNA病毒以来,已有15种硅藻病毒陆续被分离<sup>[36-37]</sup>。此外,小球藻(*Chlorella vulgaris*)<sup>[38]</sup>和海洋球

石藻(*Emiliania huxleyi*)<sup>[39]</sup>病毒也有相关报道。

有关真菌抑制藻华的研究相对较少。20世纪中期,Canter等<sup>[40]</sup>首次发现了壶菌目真菌*Rhizophidium planktonicum*对颤藻的寄生作用。目前研究发现真菌寄生的藻类宿主以水绵属居多,常见的寄生真菌有噬藻丝水霉、星状水霉、细长腐霉等<sup>[41]</sup>。但寄生真菌对宿主具有专一性,且其规模化培养存在困难,降低了使用真菌治理藻华的可行性<sup>[42]</sup>。

直接抑藻的细菌主要包括黏细菌属、假交替单胞菌属<sup>[43]</sup>、腐螺旋菌属、海杆菌属等<sup>[44]</sup>。1970年,Shilo在电子显微镜下观察到黏细菌攻击宿主细胞时紧紧与细胞连接,并在20 min后溶解了宿主细胞,还发现在固体的琼脂培养基上的抑藻过程比在液体培养基中更快,且如果液体培养瓶被摇动,抑藻现象不再发生。推测细菌与宿主必须直接接触才能发挥作用。将细菌的过滤液与培养液混合来培养藻细胞时,未见抑藻效应,证明黏细菌不是通过分泌抑藻物质而是通过与宿主直接接触的方式来发挥作用<sup>[45]</sup>。随着研究的不断深入,更多研究人员对直接抑藻细菌的特性作了详细的观察与归纳。这类菌通常具有可使细菌快速靠近藻细胞的特殊结构,如黄杆菌(*Croceibacter atlanticus*)能够依靠鞭毛附着在硅藻细胞表面并抑制藻细胞分裂<sup>[34]</sup>,腐螺旋菌属可依靠纤毛的摆动向藻体靠近<sup>[46]</sup>从而有效抑藻。这些细菌靠近藻细胞后,大多都是通过分泌溶解纤维素的酶使藻细胞裂解死亡,但也偶有细菌通过胞外桥状复合体进入藻细胞内将其裂解的案例<sup>[47]</sup>。

由此可见,直接抑藻作用主要基于微生物与藻细胞的直接接触<sup>[48]</sup>。除此之外,研究表明微生物不但可以通过直接接触抑藻,还可以通过间接作用影响藻细胞的生长与繁殖。

### 1.2 间接抑藻作用

微生物通过分泌胞外活性物质、与藻类竞争营养物质等方式抑制藻细胞生长和繁殖的作用称为间接抑藻作用。通过该方式抑藻的微生物主要包括细菌和真菌。相比较于直接抑藻作用,分泌胞外物质抑藻的文献报道较多,是抑藻微生物的主要作用方式。

真菌主要是通过分泌抗生素类物质发挥抑藻作用的。20世纪中期,Safferman等<sup>[49]</sup>发现真菌产物对绿藻或蓝藻具有显著的去藻效果。翅孢壳属真菌*Emericellopsis salmosynnemata*和支顶孢属真菌*Acremonium*

*kiliense* 可以产生抗生素  $\beta$ -内酰胺类抗生素头孢菌素 C, 进而降解鱼腥藻(*Anabaena flos-aquae*)水华<sup>[50]</sup>。

细菌是目前研究最为广泛的一类间接抑藻微生物。通过分泌胞外物质抑制藻细胞生长是大多数抑藻细菌的作用方式<sup>[51-54]</sup>。常见的此类抑藻细菌包括假交替单胞菌<sup>[55]</sup>、假单胞菌<sup>[56]</sup>、芽孢杆菌<sup>[57]</sup>和弧菌<sup>[58]</sup>等。这些分泌的抑藻活性物质主要包括蛋白质(如胞外丝氨酸蛋白酶)、抗生素(如吩嗪色素)、环肽和脂肪酸等。抑藻物质的生物毒性与稳定性一直受到广泛关注。例如,有研究人员将假交替单胞菌同绿胞藻目的 *Chloromonadida. antiqua* 与黄尾鱼一起培养,藻细胞失去活性,黄尾鱼活力未受影响<sup>[59]</sup>。此外,有些抑藻物质具有环境稳定性,可以适应复杂多变的海洋环境。如芽孢杆菌所分泌的抑藻物质对链状亚历山大藻(*Alexandrium catenella*)的抑藻活性在高温、酸、碱、反复冻融的条件下均保持稳定<sup>[60]</sup>。且除分泌抑藻物质外,细菌还通过群体感应调控其抑藻作用。Harvey<sup>[61]</sup>等发现假交替单胞菌 *Pseudoalteromonas piscida* 可以分泌群体感应信号分子前体,从而改变菌藻相互作用关系,引起浮游植物种群动态变化,诱导海洋球石藻(*Emiliania huxleyi*)死亡。此外,抑藻细菌还可与藻类进行营养竞争,从而抑制藻细胞的生长。瞿建宏等人<sup>[62]</sup>研究了芽孢杆菌和微囊藻在氮限制、磷限制条件下的生长速率,发现氮、磷比例上升时,藻类对营养物质的吸收率显著低于抑藻菌,生长受到抑制。

当前,有关细菌的间接抑藻作用研究较多,其在控制有害藻华方面也显现出广泛的应用潜力,是目前的研究热点。

## 2 主要研究进展

随着研究的深入,对微生物治理有害藻华的研究主要包括抑藻微生物的分离鉴定、抑藻方式和抑藻机理三方面,其中针对抑藻细菌的研究最多。

### 2.1 抑藻微生物的筛选与鉴定

分离抑藻微生物的一般方法是先从环境中取得含有微生物的样品,将样品涂布平板,划线分离获得纯培养菌株,然后通过抑藻实验再进行有针对性的筛选。纯化后的微生物可以通过定量 PCR、PCR-DGGE、FISH 等技术进行鉴定;抑藻测试可以通过抑藻固体实验(检测抑藻斑大小)、液体抑藻实验(藻细胞计数、叶绿素含量等生理指标变化)等方法进

行。目前国内外对抑藻微生物分离、筛选的研究很多,他们多从藻华衰亡期的水体<sup>[64]</sup>、养殖池<sup>[65]</sup>中分离得到具有抑藻作用的微生物。

### 2.2 抑藻作用机制研究

目前,国内外大部分的科学研究还是聚焦于抑藻微生物的作用机制方面,包括对目标藻细胞的细胞结构、生理过程和遗传功能的作用机制等。

#### 2.2.1 对藻细胞结构的破坏作用

细胞的完整性是细胞正常生存的基础,对于维持细胞自身正常的生理活动,保持内环境稳定具有重要作用。微生物对藻细胞最直观的抑藻作用体现在对藻细胞显微结构及亚显微结构的破坏,包括细胞膜、细胞核及叶绿体和线粒体等细胞器的形态变化。李祎等<sup>[66]</sup>发现一株对假微型海链藻(*Thalassiosira pseudonana*)有趋化作用的细菌(*Chitinimonas* LY03),该细菌可以通过鞭毛将自身固定到藻细胞上,与此同时释放几丁质酶降解其细胞壁,使藻细胞裂解死亡。

Shi 等<sup>[67]</sup>向水华束丝藻(*Aphanizomenon Xos-aquae*)中接种蜡状芽孢杆菌 *Bacillus cereus* DC22 后,在光镜下进行连续观察。发现水华束丝藻的裂解始于细胞壁,细胞壁完全裂解后,水华束丝藻中的包裹体消失,细胞死亡。从图 1a 可以看出,水华束丝藻的细胞保持完整。然而,约 30 s 后,A1 和 A2 细胞包涵体消失,后整个细胞裂解(图 1b)。又过 30 s 后,A3 细胞的细胞壁破裂,蓝藻内部部分消失(图 1c)。在接下来的一分钟,整个细胞完全爆裂(图 1d)。

#### 2.2.2 对藻细胞生理生化功能的影响机制

抑藻微生物对藻细胞生理生化过程的影响主要体现在对其抗氧化系统与光合系统的破坏。

抑藻微生物分泌的活性物质进入藻细胞内部后,会对细胞器产生刺激,导致胞内活性氧(reactive oxygen species, ROS)升高。研究表明 ROS 可能是一种可以导致藻细胞凋亡的关键因素,不利因素胁迫藻细胞时,藻细胞内产生过量 ROS,致使细胞色素 c 释放,线粒体膜电位降低,进而导致线粒体功能紊乱,Caspase 蛋白酶活性升高,进而造成藻细胞凋亡<sup>[68]</sup>。研究人员在利用 *Hahella* sp. KA22 的滤液处理铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)时发现,藻细胞的 ROS 水平显著增加,丙二醛(MDA)含量也呈上升趋势。这种变化反映出细胞内部的氧化系统功能发生剧烈的波动,引起脂质过氧化,破坏膜系统和光合系统功能,从而降低藻密度<sup>[69]</sup>。



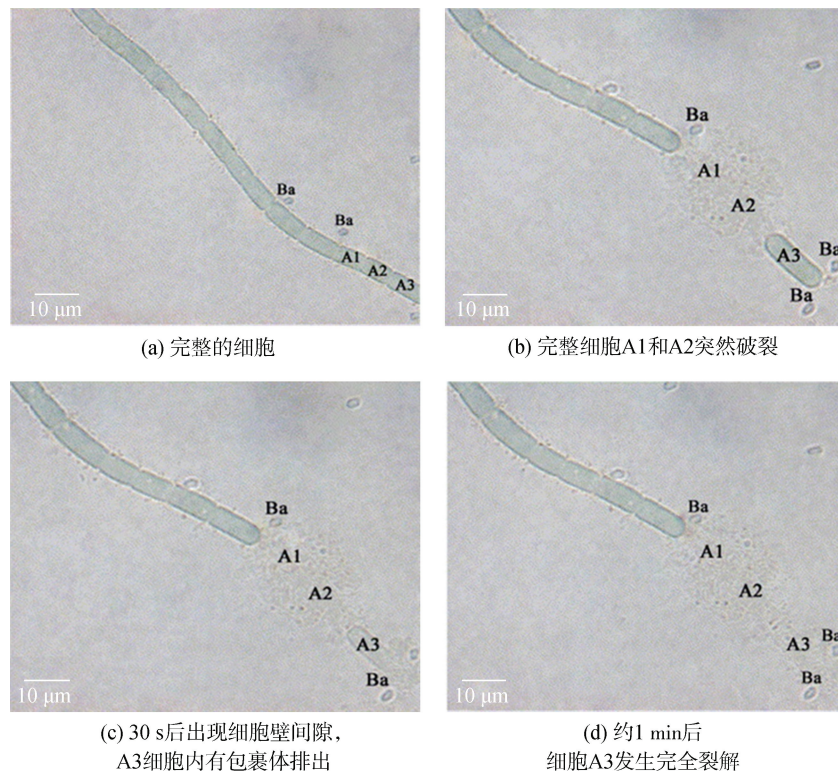


图1 水华束丝藻裂解过程的光镜观察<sup>[67]</sup>

Fig. 1 Light micrographs of the lysing processes of *A. Xos-aquae*

注: Ba 表示蜡状芽孢杆菌 DC22, A1、A2、A3 表示藻细胞

抑藻微生物也会影响藻细胞的光合系统, 导致细胞光合能力的改变, 造成藻细胞叶绿素含量、类胡萝卜素、藻胆素等含量的降低。藻细胞的光合作用能力通常用最大光量子产量( $F_v/F_m$ )来表征。研究人员利用放线菌 BS01 产生的滤液处理塔玛亚历山大藻 (*Alexandrium tamarense*) 时发现  $F_v/F_m$  剧烈降低, 光合能力受到了显著影响<sup>[70]</sup>。进一步研究表明, 抑藻微生物主要是通过抑制电子在光合系统 PSII 上的传递, 进而影响藻细胞的光合作用。例如, *Streptomyces* sp. JS01 通过释放灵菌红素抑制藻细胞光合系统 PSII 活性, 造成了细胞功能障碍, 进而引起细胞内大分子物质的损伤, 使藻细胞死亡<sup>[71]</sup>。

### 2.2.3 对藻细胞遗传表达的影响研究

已有多篇研究表明抑藻微生物不但能损害藻细胞的功能, 还可以破坏其遗传表达, 使藻细胞功能基因的表达受到不同程度的影响。Wu 等<sup>[72]</sup>发现在解淀粉芽孢杆菌 (*Bacillus amyloliquefaciens*) 分泌的杆菌溶菌素 bacilysin 作用下, 铜绿微囊藻细胞中细胞分裂相关基因 *ftsZ*, 光合作用相关基因 *psb A1* 和细胞壁合成相关基因 *glm S* 的表达均显著下调。铜绿微囊

藻的细胞壁和质膜被破坏, 导致细胞通透性增加, 细胞内成分外流, 氧化系统与光合系统无法发挥正常的生理功能, 使藻密度下降。阴盼晴<sup>[71]</sup>发现锥状斯式藻细胞在嗜麦芽寡养单胞菌 (*Stenotrophomonas maltophilia* JX14) 所分泌的抑藻化合物作用下, ATP 合成酶转于亚基  $\alpha$  的基因上调, 而 ATP 合成所需原料 ADP 的合成基因却下调, 高耗能与低原料来源相矛盾, 从而抑制了 ATP 合成, 导致藻细胞光合磷酸化电子传递过程受抑制, 使得藻细胞调节紊乱直至死亡。在藻细胞蛋白输出过程中, 信号肽受体蛋白下游基因 *FtsY* 和能够识别折叠错误的肽链并将其泛素化降解的基因 *SEC61 $\alpha$*  下调, 使得蛋白输出受阻, 从而藻使得蛋白输出功能相关的生理活动都受到抑制, 最终导致藻的生长受到抑制。

除此之外, 抑藻微生物还会影响藻细胞的细胞周期。有学者研究了希瓦氏菌 (*Shewanella* sp. IRI-160) 所分泌的亲水性热稳定分子对微型原甲藻 (*Prorocentrum minimum*)、剧毒卡尔藻 (*Karodinium veneticum*) 和条纹环沟藻 (*Gyrodinium instriatum*) 等 3 种藻华生物细胞周期的影响, 结果表明该抑藻物质可以使细胞周期停滞

在 S 期到 G2/M 期的过程,使藻细胞 DNA 降解、细胞内和细胞外 ROS 浓度显著上升,造成藻类的程序性死亡<sup>[74]</sup>。

上述研究揭示了微生物能够抑制藻类生长和繁殖的主要方式和作用机制,为进一步开发生物抑藻制剂,应用于藻华防控奠定了重要基础。

## 2.3 抑藻微生物在藻华防控中的应用

随着对抑藻微生物研究的不断深入,抑藻微生物在藻华防控中得到了一些应用。

### 2.3.1 具有抑藻作用的微生物制剂

目前,已有多种抑藻微生物被制备为微生物制剂应用于水产养殖,不仅具有一定的抑藻功能,还可以调控水质(如降低氨氮、COD 等)。从物态、制备技术上讲,微生物制剂主要分为液态菌剂和固态菌剂。液体发酵是以液体为介质的一种发酵方式,首先将菌株接种到生物反应器中,而后进行深层液态培养、过滤、浓缩,实现菌种扩增的效果<sup>[75-76]</sup>。固体菌剂为单种或多种菌株经规模发酵后,辅以一定载体(如低聚木糖、碳酸氢钠、海藻糖等)做保护剂,冷冻干燥后所制成的粉状菌剂。固体菌剂使用前多需要进行活化,以使抑藻微生物恢复活性。

根据菌剂组成,微生物制剂可分为单一型菌剂和复合型菌剂。

#### 2.3.1.1 单一型菌剂

被选用于微生物制剂的抑藻微生物通常需要具有较强的环境适应性与调节水质的功能。实际应用于藻华防控的单一型菌剂主要包括光合细菌、芽孢杆菌等。

光合细菌在厌氧和好氧条件下均可生长,可以利用光能与水体中的有机质进行繁殖代谢,能够有效降低水体的化学需氧量、生物需氧量,减少硫化氢与氨氮含量,从而改善水质<sup>[77]</sup>,常用于净化养殖废水等污染水体。在水产养殖中,光合细菌治理蓝藻水华的能力得到了人们的关注,由其制备的微生物菌剂也在蓝藻水华治理中得到了实际运用<sup>[78]</sup>。据报道,实验室条件下光合细菌的浓度达到  $10^6$  CFU/mL 以上时才对蓝藻展现抑制效果;自然水体中,其使用浓度远低于这一水平,约为  $10^3$  CFU/mL。研究表明,光合细菌与自然富营养化水体中的假单胞菌(*Pseudomonas*)之间存在耦联作用,二者共同作用抑制了鱼腥藻的生长<sup>[79]</sup>。目前光合细菌等微生物制剂多采用液体发酵工艺,与固态菌剂相比,液态菌剂的菌体、营养物质和代谢产

物悬浮在液体中,易于扩散;发酵速度相对较快,且产量较高,适宜规模产业化生产<sup>[80]</sup>。

芽孢杆菌作为水产养殖中常用的益生菌,可以拮抗多种细菌和真菌,有效防治水产动物病害,提高养殖生物成活率<sup>[81]</sup>。同时,芽孢杆菌在水华蓝藻治理上展现了巨大潜力。Kim 等<sup>[82]</sup>用的短芽孢杆菌(*Bacillus brevis* Migula YS-3)滤液(湿重浓度为  $10 \mu\text{g/mL}$ )处理亚历山大藻(*Alexandrium catenella*)9 h 后,对藻细胞的去除率可达 90%。芽孢杆菌具有较强的抗逆性,在缺氧或无氧的条件下仍可存活,多以固体菌剂形式应用,具有调节养殖生物体内微生物平衡、改良养殖环境的作用<sup>[83]</sup>。

#### 2.3.1.2 复合型菌剂

部分藻华由多种藻华生物共同引发,此时单一种类的抑藻微生物能力有限,难以有效控制有害藻华,制备复合抑藻菌剂可以有效解决这个难题<sup>[84]</sup>。

廖春丽等<sup>[85]</sup>分析了不同比例和配方的复合菌剂对小球藻(*Chlorella vulgaris*)、栅藻(*Scenedesmus Meyen*)、惠氏微囊藻(*Microcystis wesenbergii*)、铜绿微囊藻的抑藻效果,筛选高效复合抑藻菌群。结果表明,不同比例的混合菌剂对不同藻类的抑藻效果各不相同,但复合菌剂效果优于单一菌剂。因此,根据不同的藻华生物筛选并制备具有针对性的复合菌剂是利用微生物治理有害藻华的一个发展方向。

EM 菌(effective microorganisms)是以光合细菌、酵母菌、乳酸菌等为主要类群的微生物复合而成的一种微生物制剂,兼有厌氧性与好氧性。1982 年,由日本琉球大学的比嘉照夫教授研制出 EM 菌,并于 80 年代投入市场,目前多用于富营养化水体治理<sup>[86]</sup>。经 EM 菌剂处理后水体的 COD、亚硝酸盐、硫化氢均低于空白对照组<sup>[87]</sup>。吴珊<sup>[88]</sup>发现 EM 菌对颤藻有着显著的抑制作用,且随着 EM 菌添加量的增加,抑制作用上升。当前市面上常见的 EM 菌制剂固态液态兼而有之,在调控微生物生态结构、提高水产动物免疫力、增重增产等方面有着显著的效果,但其基础理论研究还比较薄弱,且生产技术及应用过程等还存在着不足<sup>[89]</sup>。

### 2.3.2 微生物与其他物质复配控制藻华

微生物除单独发挥作用外,还可以与其他物质进行复配,发挥协同抑藻作用。目前常用的复配方式主要包括将抑藻物质与抑藻细菌复配,或将其与载体结合,进行固定化。



郭惠娟<sup>[90]</sup>利用双十二烷基  $\gamma$ -双季铵盐(DBAS)和抑藻细菌进行协同控藻特性研究,考察了投加DBAS、G6菌产生的协同控藻效果和DBAS对G6菌抑藻活性的影响。结果表明,G6菌与DBAS可协同除藻,破坏藻细胞壁完整性并使藻细胞死亡、沉淀。

在抑藻细菌的固定化研究中,要求载体性质稳定、廉价高效,且对微生物无损伤。目前常用载体包括壳聚糖、海藻酸钠等<sup>[91]</sup>。此外,固定化过程中添加一些材料还可以增强固定化的抑藻菌的活性。如麦麸,不但可以为所培养的微生物提供营养成分,而且网状结构使其具有较大的比表面积,提高微生物的附着率<sup>[92]</sup>。

王艳等<sup>[93]</sup>研究了2种改性粘土与抑藻菌联合使用消杀锥状斯氏藻,改性粘土耦合抑藻菌使用后,抑藻效果显著提升,藻类空泡化乃至裂解。唐晨等<sup>[94]</sup>将放线菌与高岭土结合,经过壳聚糖改性处理后制备出一种抑藻粉剂,该粉剂质量投加比为1:20 000时,作用30 min对藻细胞的去除率可达90%,且连续观察10 d后铜绿微囊藻未出现二次暴发。

孙鹏飞<sup>[80]</sup>以海藻酸钠为固定材料,将铜绿假单胞菌ZJU1(*Pseudomonas aeruginosa* ZJU1)与高岭土、氯化钙、硫酸铝钾等试剂按比例复配,得到复合微生物絮凝剂。0.275 g/L的添加量即可对铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)达到100%的絮凝率。一般认为,胞外活性物质中的蛋白组分可以促进细菌聚集,使其进入絮凝体;多糖组分则是絮凝活性的主要贡献者。细菌ZJU1的胞外活性物质中,多糖与蛋白总量之和高达88%,大大提升了絮凝效率。且其原材料具有环境友好性,为利用抑藻细菌制备微生物絮凝剂提供了参考。

虽然目前的协同复配实验均处于室内实验阶段,但目前的实验结果可证明抑藻菌株与其他物质复配后制备的控藻剂,具有快速且长效的抑藻效果,有一定的应用前景。

### 2.3.3 原位生物膜控藻

生物膜技术是指在水体中投放填料,为微生物、浮游动物提供生长聚集的载体,使其富集在填料表面并形成一层膜。但目前生物膜多应用于污水治理,在藻华治理上的应用寥寥无几。该生物膜可以产生天然化感物质,从而抑制藻类生长。有研究学者发现生物膜所分泌的化感物质3-氧化- $\alpha$ -紫罗兰酮和吡啶可以破坏藻细胞的类囊体膜,阻断光合系统II中的电子传递,影响光合作用,进而抑制藻细胞的生长<sup>[95]</sup>。肖绍

祥等<sup>[96]</sup>针对北京动物园内的藻华水体,设计了人造生物膜进行治理,提高了水体的透明度,治理速度较快,有效控制了藻华。He等<sup>[97]</sup>利用椰子纤维作为填料,在藻华水体中富集了多种杀藻菌,对水体中藻华生物的去除率和叶绿素降解率达到87.69%,为藻华水体的原位生物修复提供了新的见解。

## 3 主要问题

总体而言,中国微生物治理有害藻华的研究起步较晚,经历了几十年的发展之后,在机制研究、实际应用方面均进展明显,具有防控藻华功能的微生物制剂也在水产养殖中得到了广泛应用,但目前仍然存在很多问题,主要如下。

### 3.1 抑藻机制研究还有待于进一步深入

目前对市面上微生态制剂的研究主要集中于抑藻现象的描述及抑藻微生物的分离鉴定等。鉴于目前分析技术和成本等因素的限制,对抑藻物质的分离、鉴定方面的研究仍显不足,由此也限制了微生物对藻细胞化感作用研究的深入。其次,抑藻作用是多因素的综合结果,机制复杂,导致目前微生物的抑藻研究主要停留在结果的描述,缺乏过程的剖析、关键因素的解析,理论研究对实际应用的指导作用不足。

### 3.2 实验室成果有待于现场实践

目前有关抑藻微生物的研究有很多,大都停留在实验室阶段。特别是通过摄食、寄生、侵入等直接接触藻细胞来治理有害藻华的抑藻方法,在实际应用的报道寥寥无几。目前能够现场应用大都是基于间接抑藻作用的微生物方法,但也存在很多技术难题。例如,很多实验室分离得到的抑藻细菌,特别是那些具有特异性抑藻作用的菌类,由于自然水体中土著微生物的竞争和复杂多变的物理化学条件等因素的影响,难以发挥最大的抑藻效果。另外,利用微生物抑藻的周期较长,无法作为藻华大规模暴发时的应急处理措施。所以目前该方面应用也主要局限于小规模、封闭性的水环境调控,间接对藻华起到防控作用。

### 3.3 缺乏生态安全评估,市场产品良莠不齐

目前有关微生物治理有害藻华研究主要聚焦于其抑藻效果,缺乏这些微生物的引入对生态系统和生态安全的评估研究。例如,一些抑藻细菌为条件致病菌,其本身产生的细菌毒素也会使得水体中毒素

含量急剧升高,对人类和水生动植物造成危害。此外,还有部分抑藻细菌需采用有机培养基分离和培养,实际应用时还会额外增加水体的营养负荷。除此之外,市面上部分成品菌剂虽具有抑藻效果,但质量良莠不齐,缺乏质量控制标准,为现场应用带来很多安全隐患。

## 4 结论

综上所述,微生物治理有害藻华是一种具有发展前景的方法。针对目前存在的问题开展更加深入的研究、技术研发和应用实践,相信未来该方法会在有害藻华治理领域中发挥更大的作用。

### 参考文献:

- [1] National Oxygen and Acetylene Association. What is a harmful algal bloom[EB/OL]. [2016-04-27]. <http://www.noaa.gov/what-is-harmful-algal-bloom>.
- [2] 俞志明, 陈楠生. 国内外赤潮的发展趋势与研究热点[J]. 海洋与湖沼, 2019, 50(3): 474-486.  
YU Zhiming, CHEN Nansheng. Development trend and research hotspot of red tide at home and abroad[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2019, 50(3): 474-486.
- [3] 谢宏英, 王金辉, 马祖友, 等. 赤潮灾害的研究进展[J]. 海洋环境科学, 2019, 38(3): 482-488.  
XIE Hongying, WANG Jinhui, MA Zuyou, et al. Advances in the study of red tide disasters[J]. Marine Environmental Science, 2019, 38(3): 482-488.
- [4] ANDERSON D M. Approaches to monitoring, control and management of harmful algal blooms (HABs)[J]. Ocean and Coastal Management, 2009, 52(7): 342.
- [5] YU Z M, SONG X X, CAO X H, et al. Mitigation of harmful algal blooms using modified clays: Theory, mechanisms, and applications[J]. Harmful Algae, 2017, 69: 48-64.
- [6] 郑天凌, 吕静琳, 周艳艳, 等. 海洋有害赤潮调控功能菌的发现与研究[J]. 厦门大学学报(自然科学版), 2011, 50(2): 445-454.  
ZHENG Tianling, LV Jinglin, ZHOU Yanyan, et al. Advance in study on microbial control of harmful algae blooms—exploitation and research on marine algicidal bacteria[J]. Journal of Xiamen University (natural science edition), 2011, 50(2): 445-454.
- [7] 王红强, 李宝宏, 张东令, 等. 藻类的生物控制技术研究进展[J]. 安全与环境工程, 2013, 20(5): 38-41.  
WANG Hongqiang, LI Baohong, ZHANG Dongling, et al. Research advance in biological techniques for controlling algae growth[J]. Safety and Environmental Engineering, 2013, 20(5): 38-41.
- [8] 袁梓铭. 蓝藻病毒噬藻体的感染特性与应用前景[J]. 环境保护与循环经济, 2015, 35(12): 38-41.  
YUAN Ziming. Infection characteristics and application prospect of cyanobacteria virus phagocystis[J]. Environmental Protection and Circular Economy, 2015, 35(12): 38-41.
- [9] 周起超, 周飞, 廖明军, 等. 不同光、温条件下野生宿主对噬藻体 PP 的光修复率[J]. 生态学报, 2010, 30(7): 1868-1874.  
ZHOU Qichao, ZHOU Fei, LIAO Mingjun, et al. The photoreactivation ratio of cyanophage PP in wild host under different light or temperature conditions [J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(7): 1868-1874.
- [10] 陈莉婷, 左俊, 陶思依, 等. 利用微生物控制蓝藻研究进展[J]. 武汉大学学报(理学版), 2019, 65(4): 401-410.  
CHEN Liting, ZUO Jun, TAO Siyi, et al. Progress in control of cyanobacteria by microorganism[J]. Journal of Wuhan University (science edition), 2019, 65(4): 401-410.
- [11] 张增虎, 唐丽丽, 张永雨. 海洋中藻菌相互关系及其生态功能[J]. 微生物学通报, 2018, 45(9): 2043-2053.  
ZHANG Zenghu, TANG Lili, ZHANG Yongyu. Algae-bacteria interactions and their ecological functions in the ocean [J]. Chinese Journal of Microbiology, 2015, 45(9): 2043-2053.
- [12] 曾活水, 林燕顺. 厦门西海域赤潮成因与细菌量相关性的研究[J]. 海洋学报(中文版), 1993, 15(6): 105-110.  
ZENG Huoshui, LIN Yanshun. Study on the correlation between the cause of red tide and the amount of bacteria in the sea west of Xiamen[J]. Acta Oceanica Sinica, 1993, 15(6): 105-110.
- [13] 常虹, 王博, 姚蜜蜜, 等. 深圳大鹏湾海域锥状斯氏藻有害藻华期间细菌群落结构变化研究[J]. 现代生物医学进展, 2014, 14(10): 1801-1807.  
CHANG Hong, WANG Bo, Yao Mimi, et al. Structural Dynamic of bacterial community associated with a *Scrippsiella Trochoidea* bloom in Dapeng Bay of Shenzhen[J]. Advances in Modern Biomedicine, 2014, 14(10): 1801-1807.
- [14] 陈伟民. 微生物对太湖微囊藻的好氧降解研究[J]. 湖泊科学, 2014, 8(3): 248-252.  
CHEN Weimin. Study on the aerobic decomposition of *microcystis* in Taihu Lake [J]. Lake Science, 2014, 8(3): 248-252.
- [15] 郑天凌, 徐美珠, 俞志明, 等. 菌-藻相互作用下胞外酶活性变化研究[J]. 海洋科学, 2002, 26(12): 41-45.  
ZHENG Tianling, XU Meizhu, YU Zhiming, et al. The variation of bacterial extracellular enzymatic activity under the interaction between bacteria and algae[J]. Marine Science, 2002, 26(12): 41-45.
- [16] 赵以军, 石正丽, 黄国锦, 等. 蓝藻病毒(噬藻体)的研究进展[J]. 中国病毒学, 1999(2): 9-14.  
ZHAO Yijun, SHI Zhengli, HUANG Guojin, et al.

- Blue-green algal viruses(Cyanophages)[J]. Chinese Virology, 1999(2): 9-14.
- [17] 高文斌, 李三华, 吕波, 等. 水华蓝藻噬藻体对不同条件培养的宿主细胞感染性分析[J]. 水生生物学报, 2012, 36(5): 420-425.  
GAO Wenbin, LI Sanhua, LV Bo, et al. Analysis of the cyanophage (pav-1d) infection in host cyanobacteria under different culture conditions[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2012, 36(5): 420-425.
- [18] 张亚鹏. 真菌棘孢木霉 SHS3 对微囊藻的溶藻活性及其溶藻机制[D]. 南京: 南京大学, 2018.  
ZHANG Yapeng. Algicidal activity of the fungus *Trichoderma asperellum* SHS3 against *Microcystis* and its algicidal mechanism [D]. Nanjing: Nanjing University, 2018.
- [19] 韩贝贝. 一株嗜盐杆菌对中肋骨条藻溶藻作用的机理研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2019.  
HAN Beibei. Study of the algicidal mechanism on *Skeletonema costatum* by *Halobacillus* bacteria [D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2019.
- [20] 黄洪辉, 韩贝贝, 张书飞, 等. 海洋溶藻菌的研究进展[J]. 南方水产科学, 2019, 15(5): 126-132.  
HUANG Honghui, HAN Beibei, ZHANG Shufei, et al. Advance in marine algicidal bacteria research[J]. Southern Fisheries Science, 2019, 15(5): 126-132.
- [21] 余晓琪. 杀藻菌 *Streptomyces* sp. U3 对赤潮异弯藻的作用特点及其在微宇宙体系中的生态效应[D]. 厦门: 厦门大学, 2017.  
YU Xiaoqi. Study on the algicidal characteristics of *Streptomyces* sp. U3 against *Heterosigma akashiwo* and its ecological impact in algicidal process in microcosms[D]. Xiamen: Xiamen University, 2017.
- [22] 孙朋飞. 溶藻菌与絮凝技术处理铜绿微囊藻的研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2016.  
SUN Pengfei. The study of algicidal bacteria and flocculation technique against *Microcystis aeruginosa*[D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2016.
- [23] 管成伟. 来源于中国东海的溶藻细菌 *Bacillus* sp. LP-10 的溶藻特性及溶藻机制研究[D]. 厦门: 厦门大学, 2014.  
GUAN Chengwei. Study on algicidal characteristics and mechanism of a novel algicidal bacterium *Bacillus* sp. LP-10 isolated from East China Sea[D]. Xiamen: Xiamen University, 2014.
- [24] 周德庆. 微生物学教程[M]. 北京: 高等教育出版社, 2011.  
ZHOU Deqing. Microbiology Course [M]. Beijing: Higher Education Press, 2011.
- [25] 第二届微生物学名词审定委员会. 微生物学名词[M]. 北京: 科学出版社, 2012.  
The Second Microbiology Terminology Approval Com-
- mittee. Microbiology terminology[M]. Beijing: Science Press, 2012.
- [26] LOTHAR Geitler. Über *Acanthosphaera Zachariasii* und *Calyptobacteron indutum* nov. gen. et n. sp., zwei planktonische *Protococcaceen*[J]. Österreichische Botanische Zeitschrift, 1924, 73(10/12): 247-261.
- [27] 郑天凌, 苏建强. 海洋微生物在赤潮生消过程中的作用[J]. 水生生物学报, 2003, 27(3): 291-295.  
ZHENG Tianling, SU Jianqiang. The role of marine microorganisms in the occurrence and declination of red-tide[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2003, 27(3): 291-295.
- [28] ROSETTA C H, Mcmanus G B. Feeding by ciliates on two harmful algal bloom species, *Prymnesium parvum* and *Prorocentrum minimum*[J]. Harmful Algae, 2003, 2(2): 109-126.
- [29] Yan C, Li J H, Li J J, et al. A heterotrophic nanoflagellate grazing on the toxic Cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*[J]. Annales de Limnologie International Journal of Limnology, 2009, 45(1): 23-28.
- [30] 赵以军, 石正丽. 真核藻类的病毒和病毒类粒子 (VLPs)[J]. 中国病毒学, 1996(2): 93-102.  
ZHAO Yijun, SHI Zhengli. Viruses and virus-like particles of eukaryotic algae [J]. Chinese Virology, 1996(2): 93-102.
- [31] SUTTLE C A. 6-ecological, evolutionary, and geochemical consequences of viral infection of cyanobacteria and eukaryotic algae[J]. Viral Ecology, 2000: 247-296.
- [32] ROBB S M, WOODS D R, ROBB F T. Phage growth characteristics on stationary phase *Achromobacter* cells[J]. Journal of General Virology, 1978, 41(2): 265-272.
- [33] WEINBAUER M G, HOFLE M G. Significance of viral lysis and flagellate grazing as factors controlling bacterioplankton[J]. Applied & Environmental Microbiology, 1998, 64(2):431-431.
- [34] ZHAO Y, SHI Z. Viruses and virus-like particles of eukaryotic algae[J]. Virologica Sinica, 1996, 11(2): 93-102.
- [35] NAGASAKI K, TOMARU Y, KATANOZAKA N, et al. Isolation and characterization of a novel single-stranded RNA virus infecting the bloom-forming diatom *Rhizosolenia setigera*[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2004, 70(2): 704-711.
- [36] 陈保国, 李登峰, 严小军. 硅藻病毒研究进展[J]. 海洋科学, 2015, 39(9): 123-130.  
CHEN Baoguo, LI Dengfeng, YAN Xiaojun. Review of diatom viruses[J]. Marine Sciences, 2015, 39(9): 123-130.
- [37] 吴寒华, 李登峰, 严小军, 等. 一种中肋骨条藻裂解病毒及其分离方法及应用: CN105255839B[P]. 2019-05-03.  
WU Hanhua, LI Dengfeng, YAN Xiaojun, et al. A lytic



- virus of *Skeletonema costatum* and its isolation method and application: CN105255839B[P]. 2019-05-03.
- [38] ZHANG Y P, BURBANK D E, VAN ETTEN J L. *Chlorella* viruses isolated in China[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1988, 54(9): 2170-2173.
- [39] 郭强强. 海洋球石藻病毒参与宿主新型鞘脂类合成途径关键酶基因的克隆及其功能分析[D]. 厦门: 集美大学, 2017.
- GUO Qiangqiang. Cloning and functional analysis of genes encoding key enzymes in sphingolipids biosynthesis pathway in *Emiliania huxleyi* virus[D]. Xiamen: Jimei University, 2017.
- [40] CANTER H M, LUND J W G. Studies on plankton parasites III. Examples of the interaction between parasitism and other factors determining the growth of diatoms[J]. Annals of Botany, 1951(3): 359-371.
- [41] 赵以军, 刘永定. 有害藻类及其微生物防治的基础——藻菌关系的研究动态[J]. 水生生物学报, 1996, 20(2): 173-181.
- ZHAO Yijun, LIU Yongding. Possible microbial control on the adverse impacts of algae——current information about the relationship between algae and microbes [J]. Acta Hydrobiota, 1996, 20(2): 173-181.
- [42] DAFT M J, MCCORD S B, STEWART W D P. Ecological studies on algal-lysing bacteria in fresh waters[J]. Freshwater Biology, 1975, 5(6): 577-596.
- [43] IMAI I, ISHIDA Y, SAKAGUCHI K, et al. Algicidal marine bacteria isolated from northern Hiroshima Bay[J]. Fisheries Science, 1995, 61(4): 628-636.
- [44] 吴寒华, 李登峰, 严小军, 等. 一株海杆菌的溶藻活性及基于基因组的溶藻机理分析[J]. 宁波大学学报(理工版), 2017, 30(1): 23-28.
- WU Hanhua, LI Dengfeng, YAN Xiaojun, et al. Algicidal activity of *Marinobacter* sp. YWL01 and algicidal mechanism analysis based on its genome sequence[J]. Journal of Ningbo University (science and technology edition), 2017, 30(1): 23-28.
- [45] SHILO M. Lysis of blue-green algae by *Myxobacter*[J]. Journal of Bacteriology, 1970, 104(1): 453-461.
- [46] FURUSAWA G, YOSHIKAWA T, YASUDA A, et al. Algicidal activity and gliding motility of *Saprospira* sp. SS98-5[J]. Canadian Journal of Microbiology, 2003, 49(2): 92-92.
- [47] CAIOLA M G, PELLEGRINI S. Lysis of *Microcystis aeruginosa*(KUTZ) by bellowibrio-like bacteria[J] Journal of Phycology, 2004, 20(4): 471-475.
- [48] 史顺玉, 刘永定, 沈银武. 细菌溶藻的初步研究[J]. 水生生物学报, 2004, 28(2): 219-221.
- SHI Shunyu, LIU Yongding, SHEN Yinwu. Preliminary research on the algae lysing characteristics of bacterium (strain DC23)[J]. Acta hydrobiota, 2004, 28(2): 219-221.
- [49] SAFFERMAN R S, MORRIS M E. Evaluation of natural products for algicidal properties[J]. Applied Microbiology, 1962, 10(4): 289.
- [50] WRIGHT S J L, REDHEAD K. Lysis of the cyanobacterium *Anabaena flos-aquae* by antibiotic-producing fungi[J]. Microbiology, 1980, 119(1): 95-101.
- [51] MARTINS M. Antibiotics: origin, nature and properties[J]. Nature, 1967, 216(5118): 893-899.
- [52] 张勇, 席宇, 吴刚. 溶藻细菌杀藻物质的研究进展[J]. 微生物学通报, 2004, 31(1): 127-131.
- ZHANG Yong, XI Yu, WU Gang. Advances on algicidal substances produced by algicidal bacteria[J]. Chinese Journal of Microbiology, 2004, 31(1): 127-131.
- [53] LEE S O, KATO J, TAKIGUCHI N, et al. Involvement of an extracellular protease in algicidal activity of the marine bacterium *Pseudoalteromonas* sp. Strain A28[J]. Applied & Environmental Microbiology, 2000, 66(10): 4334-4339.
- [54] 方元奕, 王佳佳, 倪利晓, 等. 水体中真菌的抑藻效果及抑藻机理[J]. 环境科技, 2019, 32(4): 6-11.
- FANG Yuanyi, WANG Jiajia, NI Lixiao, et al. Inhibitory effect and mechanism of fungi in water on *Microcystis aeruginosa*[J]. Environmental Science and Technology, 2019, 32(4): 6-11.
- [55] ZHOU S, YIN H, TANG S Y, et al. Physiological responses of *Microcystis aeruginosa* against the algicidal bacterium *Pseudomonas aeruginosa*[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2016, 127: 214-221.
- [56] ZHENG N N, DING N, GAO P K, et al. Diverse algicidal bacteria associated with harmful bloom-forming *Karenia mikimotoi* in estuarine soil and seawater[J]. Science of the Total Environment, 2018, 631/632: 1415-1420.
- [57] BAI M D, HSU H J, WU S I, et al. Cell disruption of *Chlorella vulgaris* using active extracellular substances from *Bacillus thuringiensis* ITRI-G1 is a programmed cell death event[J]. Journal of Applied Phycology, 2017, 29(3): 1307-1315.
- [58] 刘燕. 海洋溶藻弧菌的培养优化及溶藻粉剂胶囊球工艺研究[D]. 深圳: 深圳大学, 2017.
- LIU Yan. Culture optimization of Marine Algal inhibition *Vibrio* and study on the algal inhibition Powder Capsule Pellet technology [D]. Shenzhen: Shenzhen University, 2017.
- [59] SHINSAKU HAYASHIDA, SHINJI TANAKA, YUJI TERAMOTO, et al. Isolation of Anti-Algal *Pseudomonas stutzeri* strains and their lethal activity for *Chattonella antiqua*[J]. Japan Society for Bioscience, Biotechnology, and Agrochemistry, 1991, 55(3): 787-790.
- [60] 司晓光, 张晓青, 郝建安, 等. 芽孢杆菌产溶藻活性

- 物质的环境稳定性研究[J]. 生物技术通讯, 2018, 29(4): 521-524.
- SI Xiaoguang, ZHANG Xiaoqing, HAO Jianan, et al. Environmental stability of algae-lysing substance produced by bacillus[J]. Letters in Biotechnology, 2018, 29(4): 521-524.
- [61] HARVEY H R, TUTTLE J H, BELL J T. Kinetics of phytoplankton decay during simulated sedimentation: Changes in biochemical composition and microbial activity under oxic and anoxic conditions[J]. Geochimica et Cosmochimica Acta, 1995, 59(16): 3367-3377.
- [62] 瞿建宏, 刘韶斌. 水体中芽孢杆菌和微囊藻的生长及其资源竞争[J]. 湛江海洋大学学报, 2002(3): 13-18.
- QU Jianhong, LIU Shaobin. The growth of *Bacillus* sp. and *Microcystis aeruginosa* and their competition for resources[J]. Journal of Zhanjiang Ocean University, 2002(3): 13-18.
- [63] YOSHIKAWA T, NAKAHARA M, TABATA A, et al. Characterization and expression of *Saprospira cytoplasmic* fibril protein (SCFP) gene from algicidal *Saprospira* spp. strains[J]. Fisheries Science, 2008, 74(5): 1109-1117.
- [64] HAYASHIDA S. Isolation of anti-algal *Pseudomonas stutzeri* strains and their lethal activity for *Chattonella antiqua*[J]. Agricultural and Biological Chemistry, 1991, 55(3): 787-790.
- [65] 李东, 李祎, 郑天凌. 海洋溶藻功能菌作用机理研究的若干进展[J]. 地球科学进展, 2013, 28(2): 243-252.
- LI Dong, LI Yi, ZHENG Tianling. Advance in the research of marine algicidal functional bacteria and their algicida mechanism[J]. Progress in earth science, 2013, 28(2): 243-252.
- [66] LI Y, LEI X Q, ZHU H, et al. Chitinase producing bacteria with direct algicidal activity on marine diatoms[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 21984.
- [67] SHI Shunyu, LIU Yongding, SHEN Yinwu et al. Lysis of *Aphanizomenon flos-aquae* (Cyanobacterium) by a bacterium *Bacillus cereus*[J]. Biological Control, 2006, 39(3): 345-351.
- [68] POKRZYWINSKI K L, TILNEY C L, WARNER M E, et al. Cell cycle arrest and biochemical changes accompanying cell death in harmful dinoflagellates following exposure to bacterial algicide IRI-160AA[J]. Scientific Reports, 2017, 7: 45102.
- [69] YANG K, CHEN Q, ZHANG D, et al. The algicidal mechanism of prodigiosin from *Hahella* sp. KA22 against *Microcystis aeruginosa*[J]. Scientific Reports, 2017, 7(1): 7750.
- [70] 安新丽. 海洋放线菌 *Brevibacterium* sp. BS01 杀藻活性物质的分离鉴定及其对塔玛亚历山大藻作用机理的研究[D]. 厦门: 厦门大学, 2016.
- AN Xinli. Isolation and identification of algae killing active substances from *Marine actinomyces* sp. BS01 and study on its mechanism of action on *Alexandrium Tamar*[D]. Xiamen: Xiamen University, 2016.
- [71] ZHANG H, ZHANG S, PENG Y, et al. Draft genome sequence of the anti-algal *Marine Actinomycete Streptomyces* sp. JS01[J]. Genome Announcements, 2014, 2(6): e01261-14.
- [72] WU L, WU H, CHEN L, et al. Bacilysin from *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 has specific bactericidal activity against harmful algal bloom species[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2014, 80(24): 7512-7520.
- [73] 阴盼晴. 海洋嗜麦芽寡养单胞菌 JX14 对锥状斯式藻溶藻机理的研究[D]. 兰州: 兰州理工大学, 2019.
- YIN Panqing. Study on the inhibiting mechanism of algae *Stenotrophomonasmaltophilia* JX14 by bacterial *Scrippsiella trochoidea*[D]. Lanzhou: Lanzhou University of Technology, 2019.
- [74] 张立阳. 不饱和脂肪酸对赤潮微藻氧化胁迫影响及细胞凋亡机制的研究[D]. 曲阜: 曲阜师范大学, 2016.
- ZHANG Liyang. Study on the effect of unsaturated fatty acids on oxidative stress and apoptosis mechanism of harmful alga microalgae[D]. Qufu: Qufu Normal University, 2016.
- [75] 秦亚芬. 一种液体微生物菌剂的构建及其肥效的研究[D]. 太原: 山西师范大学, 2016.
- QIN Yafen. Construction of a liquid microbial agents and its fertilizer efficiency research[D]. Taiyuan: Shanxi Normal University, 2016.
- [76] IDI A, NOR M H M, WAHAB M F A, et al. Photosynthetic bacteria: an eco-friendly and cheap tool for bioremediation[J]. Reviews in Environmental Science and Biotechnology, 2015, 14(2): 271-285.
- [77] FENG Y, YU Y, WANG Y, et al. Biosorption and bio-reduction of trivalent aurum by photosynthetic bacteria *Rhodobacter capsulatus*[J]. Current Microbiology: An International Journal, 2007(5): 55.
- [78] 方改霞, 单林娜, 赵志娟, 等. 1 株野生光合细菌溶藻功能的初步研究[J]. 贵州农业科学, 2010, 38(6): 107-109.
- FANG Gaixia, SHAN Linna, ZHAO Zhijuan, et al. Preliminary study on algicidal function of a wild photosynthetic bacterium[J]. Guizhou Agricultural Sciences, 2010, 38(6): 107-109.
- [79] 罗智伟. 光合细菌强化富营养化水体细菌抑制蓝藻的研究[D]. 广州: 华南理工大学, 2019.
- LUO Zhiwei. Study on the growth inhibition of cyanobacteria by the bacteria from eutrophic water after being enhanced by photosynthetic bacteria[D]. Guangzhou: South China University of Technology, 2019.
- [80] 孙朋飞, 赵宇华, 王冠, 等. 一种微生物复合除藻剂

- 的制备方法: CN201410289634.3[P]. 2014-11-12.  
SUN Pengfei, ZHAO Yuhua, WANG Guan, et al. Preparation method of a microbial compound alga removal agent: CN201410289634.3[P]. 2014-11-12.
- [81] SONG Z, LIU Q, GUO H, et al. Tostadin, a novel anti-bacterial peptide from an antagonistic microorganism *Brevibacillus brevis* XDH[J]. Bioresource Technology, 111: 504-506.
- [82] KIM Y S, SON H J, JEONG S Y. Isolation of an algicide from a marine bacterium and its effects against the toxic dinoflagellate *Alexandrium catenella* and other harmful algal bloom species[J]. Journal of Microbiology, 2015, 53(8): 511-517.
- [83] 苏艳莉, 孙盛明, 朱健, 等. 枯草芽孢杆菌在水产养殖中的研究进展[J]. 中国渔业质量与标准, 2016, 6(6): 32-39.  
SU Yanli, SUN Shengming, ZHU Jian, et al. Advances of *Bacillus subtilis* application in aquaculture[J]. Chinese Fishery Quality and Standards, 2016, 6(6):32-39.
- [84] 景澄茗, 林涵, 陈庆丽, 等. 微生物控制水华藻的研究进展[J]. 环境保护科学, 2014, 40(6): 34-37.  
JING Chengming, LIN Han, CHEN Qingli, et al. Progress in control of algae with microorganism[J]. Environmental Protection Science, 2014, 40(6): 34-37.
- [85] 廖春丽, 邹亚巍, 孙宁聪, 等. 不同溶藻菌对淡水藻的溶藻效果[J]. 贵州农业科学, 2014, 42(6): 193-195.  
LIAO Chunli, ZOU Yawei, SUN Ningcong, et al. Algae-lysing effect of different algicidal bacteria on limnetic algae[J]. Guizhou Agricultural Science, 2014, 42(6):193-195.
- [86] MELLONI R, DUARTE K, CARDOSO E. Influence of compost and/or effective microorganisms on the growth of cucumber and on the incidence of *Fusarium wilt*[J]. Summa Phytopathologica, 1995, 21(1): 21-24.
- [87] 胡京, 董琦, 张春岩, 等. 两种 EM 菌剂对养殖水体水质及幼刺参生长性能的影响[J]. 大连工业大学学报, 2016, 35(2): 79-83.  
HU Jing, DONG Qi, ZHANG Chunyan, et al. Effects of two EM probiotics on cultural water quality and growth performance of sea cucumber *Apostichopus japonicus*[J]. Journal of Dalian University of Technology, 2016, 35(2): 79-83.
- [88] 吴珊. 水产养殖池塘蓝藻水华的生物防治[D]. 扬州: 扬州大学, 2016.  
WU Shan. Biological control of Cyanobacteria bloom in aquaculture ponds [D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2016.
- [89] 邓茹, 孟顺龙, 陈家长, 等. EM 菌在水产养殖中的应用概述[J]. 中国农学通报, 2020, 36(11): 142-148.  
DENG Ru, MENG Shunlong, CHEN Jiachang, et al. Application of EM bacteria in aquaculture[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2020, 36(11): 142-148.
- [90] 郭惠娟, 孙再庆, 沈红池, 等. 双季铵盐与溶藻细菌协同控藻特性研究[J]. 中国给水排水, 2020, 36(3): 62-67.  
GUO Huijuan, SUN Zaiqing, SHEN Hongchi, et al. Synergistic removal of algae using bis-quaternary ammonium salt and algicidal bacteria[J]. China water and wastewater, 2020, 36(3): 62-67.
- [91] JIN C H, LUK H, ZHENG Z M, et al. Application of immobilized microorganisms in *Litopenaeus vannamei* aquaculture ponds[J]. Journal of Fisheries of China, 2010, 34(2): 285-291.
- [92] 尹莉, 张鹏昊, 陈伟燕, 等. 固定化微生物技术对坑塘黑臭水体的净化研究[J]. 水处理技术, 2018, 44(2): 105-108.  
YIN Li, ZHANG Penghao, CHEN Weiyan, et al. Purification of the black and odorous water of pond by immobilized microorganism technology[J]. Water Treatment Technology, 2016, 44(2): 105-108.
- [93] 王艳, 吴凡, 张沁. 改性粘土与抑藻菌耦合法抑制锥状斯氏藻研究[J]. 深圳职业技术学院学报, 2019, 18(1): 58-63.  
WANG Yan, WU Fan, ZHANG Qin. A method to control *Scrippsiella Trochoidea* by combining the modified clay and algicidal bacteria[J]. Journal of Shenzhen Vocational and Technical College, 2019, 18(1): 58-63.
- [94] 唐晨, 赵以军, 肖慈琼, 等. 溶藻放线菌改性制剂对铜绿微囊藻的控藻能力研究[J]. 环境工程学报, 2010, 4(4): 756-760.  
TANG Chen, ZHAO Yijun, XIAO Ciqiong, et al. Controlling effect over *Microcystis aeruginosa* by chitosan-modified-algae-lysing actinomycetes-powder, 2010, 4(4): 756-760.
- [95] WU Y H, LIU J T, YANG L Z, et al. Allelopathic control of cyanobacterial blooms by periphyton biofilms[J]. Environmental Microbiology, 2011, 13(3): 604-615.
- [96] 肖绍祥, 廖国新, 周增香, 等. 北京动物园水体藻华成因及人造生物膜控藻效果[J]. 污染防治技术, 2008, 21(2): 70-73.  
XIAO Shaoxiang, LIAO Guoxin, ZHOU Zengxiang, et al. Investigation of emergence of algae bloom and its control by artificial biofilm in Beijing Zoo[J]. Pollution Control Technology, 2008, 21(2): 70-73.
- [97] HE L, LIN Z, WANG Y, et al. Facilitating harmful algae removal in fresh water via joint effects of multi-species algicidal bacteria[J]. Journal of Hazardous Materials, 2020, 403: 123662.



## Advances in marine algicidal microorganism research

LIU Shan-shan<sup>1, 2, 3, 4</sup>, YU Zhi-ming<sup>1, 2, 3, 4</sup>, CAO Xi-hua<sup>1, 2, 4</sup>, SONG Xiu-xian<sup>1, 2, 3, 4</sup>

(1. CAS Key Laboratory of Marine Ecology and Environmental Sciences, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 2. Laboratory of Marine Ecology and Environmental Science, Laoshan Laboratory, Qingdao 266237, China; 3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 4. Center for Ocean Mega-Science, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China)

**Received:** Aug. 14, 2020

**Key words:** algicidal microorganisms; mitigation of harmful algal blooms; research progress

**Abstract:** Recently, the range and frequency of harmful algal blooms (HABs) have considerably increased, causing various environmental issues and economic losses. Algicidal microorganisms can destroy the cell structure, physiological process, and genetic function of algal cells, contributing to the mitigation of HABs. In this paper, the main principles and research progress of controlling HABs using algicidal microorganisms are summarized. Furthermore, the current research situation and challenges facing marine algicidal microorganism research are reviewed and discussed, providing a reference for the application of algicidal microorganisms in controlling HABs.

(本文编辑: 杨 悦)