



溶藻细菌的功能多样性及其菌剂应用

叶益华^{1,2}, 杨旭楠^{2*}, 胡文哲², 许玫英^{2*}, 陈乐天¹

1 华南农业大学生命科学学院, 广东 广州 510642

2 广东省科学院微生物研究所, 华南应用微生物国家重点实验室, 广东省菌种保藏与应用重点实验室, 广东 广州 510070

叶益华, 杨旭楠, 胡文哲, 许玫英, 陈乐天. 溶藻细菌的功能多样性及其菌剂应用. 微生物学报, 2022, 62(4): 1171–1189.

Ye Yihua, Yang Xu'nan, Hu Wenzhe, Xu Meiyong, Chen Letian. Advances in functional diversity and application of algicidal bacteria. *Acta Microbiologica Sinica*, 2022, 62(4): 1171–1189.

摘要: 溶藻细菌(algicidal bacteria)是一种以直接或间接方式杀灭藻细胞或抑制其生长的细菌。本文聚焦溶藻细菌的应用研究现状, 从溶藻菌剂的类型、搭配策略、应用形式与场景等角度综述了5个门78个属的溶藻细菌以及7个门56个属的目标藻类的研究进展。总结发现 *Bacillus* spp.、*Streptomyces* spp.和 *Pseudomonas* spp.是报道溶藻细菌数量最多的菌属, 并表现出广谱的溶藻能力, 分别抑制23、15和19个属的藻类生长。溶藻细菌的作用机理呈现出多样化, 其中83.1%的溶藻细菌是通过分泌溶藻物质来杀灭藻细胞。溶藻细菌的应用方式可分为直接泼洒、功能物质的提取及使用、载体固定化和反应器的搭建4类, 需根据应用场景来选择相应的应用形式。目前多数研究仍停留于实验室试验, 相应的溶藻细菌无法在现场应用中保证效果。未来面向藻华控制的实际需求, 可针对溶藻细菌的功能挖掘、应用工艺和生态安全评估等方面开展深入的研究。

关键词: 溶藻细菌; 藻类水华; 菌剂; 应用形式

基金项目: 广东省重点领域研发计划(2019B110205004, 2019B110205003); 广东省科学院建设国内一流研究机构行动专项资金(2020GDASYL-20200301003)

Supported by the Key-Area Research and Development Program of Guangdong Province (2019B110205004, 2019B110205003), GDAS' Special Project of Science and Technology Development (2020GDASYL-20200301003)

*Corresponding authors. Tel: +86-20-87137654; E-mail: YANA Xu'nan, yangxn@gdim.cn, XU Meiyong, xumy@gdim.cn

Received: 13 July 2021; Revised: 14 September 2021; Published online: 5 March 2022

Advances in functional diversity and application of algicidal bacteria

YE Yihua^{1,2}, YANG Xu'nan^{2*}, HU Wenzhe², XU Meiyong^{2*}, CHEN Letian¹

¹ College of Life Sciences, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, Guangdong, China

² Guangdong Provincial Key Laboratory of Microbial Culture Collection and Application, State Key Laboratory of Applied Microbiology Southern China, Institute of Microbiology, Guangdong Academy of Sciences, Guangzhou 510070, Guangdong, China

Abstract: Algicidal bacteria can kill algae or inhibit algae activity in aquatic environments. This paper focused on the application of algicidal bacteria. To be specific, we described the taxa, combination strategies, application methods, and application scenarios of algicidal bacteria in 78 genera and 5 phyla, and the target algae in 56 genera and 7 phyla. Among the bacteria, *Bacillus* spp., *Streptomyces* spp., and *Pseudomonas* spp. are most widely reported, demonstrating broad algicidal spectrum (inhibiting 23, 15, and 19 genera of target algae, respectively). The mechanisms are diverse and most (83.1%) of the algicidal bacteria kill algae by secreting algicidal substances. The application methods, such as direct spilling, extracting functional substances, fixing on carriers, inoculating in a reactor, are selected based on scenarios. However, most experiments were carried out in laboratories, and the effect in the field is unclear. In the future, for the purpose of algal bloom control, studies can be carried out on the functions, application technology, and ecological safety evaluation of algicidal bacteria.

Keywords: algicidal bacteria; algal bloom; bacterial agent; application method

海洋和淡水中的浮游植物大量繁殖会在局部区域形成藻华,引起水体溶氧量剧减,并产生藻毒素,导致水生生物集中死亡,破坏水体生态系统并危害人类健康^[1]。目前,治理藻类水华的方法可大致分为物理法、化学法和生物法。物理法(如机械除藻)不能消除有害藻类死亡后释放的有毒物质,且成本高,大面积使用时存在技术瓶颈;化学法(如使用次氯酸钠杀灭羊角月牙藻^[2])投放化学药剂易造成二次污染,危害水生生物和水环境;而生物法(如使用溶藻细菌溶藻)具有快速简单、无药残、低耗能、安全、不产生二次污染的优点,具有广阔前景^[3]。其中,利用溶藻细菌控制藻类水华的实践得到了广泛关注。

本文聚焦溶藻细菌多样性及其应用研究现

状,从溶藻菌剂的类型、搭配策略、应用形式与场景等角度进行综述,并系统总结了溶藻细菌与目标藻的对应关系。本文将溶藻细菌的应用形式分为4类:直接泼洒、功能物质的提取及使用、载体固定化和反应器的搭建,并比较了溶藻细菌不同应用形式的优缺点及溶藻效果,以期为今后利用溶藻细菌治理藻类水华的应用实践提供理论基础和技术参考。

1 溶藻细菌

溶藻细菌(algicidal bacteria)是一种以直接或间接方式溶解破坏藻细胞结构或抑制藻类生长的细菌^[4]。本节从溶藻细菌的多样性、溶藻细菌与目标藻的对应关系以及溶藻细菌的作用机理三部分来介绍溶藻细菌。

1.1 溶藻细菌的多样性

本文收集了近年来报道的 365 株溶藻细菌, 它们来自 78 个属、46 个科、8 个纲, 归于栖热菌门(*Thermus*)、厚壁菌门(*Firmicutes*)、放线菌门(*Actinobacteria*)、拟杆菌门(*Bacteroidetes*)和变形菌门(*Proteobacteria*) 5 个门。报道菌株数目最多的为 10 个菌属(占菌株总数 53.4%), 其中报道菌株数目最多的菌属是芽孢杆菌属(*Bacillus* spp.), 占菌株总数的 18.4%, 其次为 *Streptomyces* spp. (占菌株总数 7.1%)和 *Pseudomonas* spp. (占菌株总数 6.3%)(图 1)。

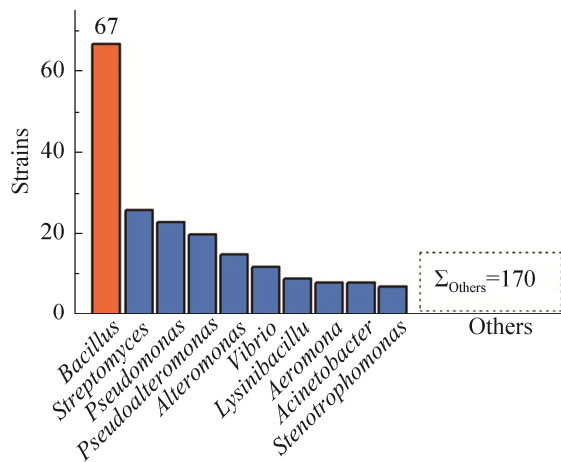


图 1 已报道溶藻细菌的菌株数量分布(属水平)
Figure 1 Counts of reported algicidal bacteria strains (genus level).

1.2 溶藻细菌与目标藻的对应关系

为进一步了解不同溶藻细菌对藻类选择性的特点, 充分发挥各类溶藻细菌在治理不同藻类水华中的作用, 本文根据文献报道的溶藻细菌代表菌株序列和目标藻类的系统发育信息绘制了溶藻细菌与目标藻对应图(图 2), 包含了 5 门 78 属溶藻细菌与 7 门 56 属藻类。

芽孢杆菌属(*Bacillus* spp.)的溶藻细菌可溶藻种类最多, 多达 23 个藻属, 囊括了原核藻类(如蓝藻门 *Cyanobacteria*)、单细胞藻类(如小球藻属 *Chlorella* spp.、棕囊藻属 *Phaeocystis* spp. 和亚历山大藻属 *Alexandrium* spp.等)和多细胞藻

类(如栅藻属 *Scenedesmus* spp.、鱼腥藻属 *Anabaena* spp.和念珠藻属 *Nostoc* spp.等)。值得注意的是, 芽孢杆菌属(*Bacillus* spp.)溶藻细菌的溶藻目标包括了红藻门 *Rhodophyta*、金藻门 *Chrysophyta*、褐藻门 *Ochrophyta*、蓝藻门 *Cyanobacteria*、绿藻门 *Chlorophyta* 和甲藻门 *Pyrroptata* 的藻类, 但仍未见其对硅藻门 *Bacillariophyta* 的藻类有溶藻效果的报道。类似的, 溶藻种类较多的溶藻细菌属 *Pseudomonas* spp. (可溶 19 个藻属)、*Streptomyces* spp. (可溶 15 个藻属)、*Vibrio* spp. (可溶 13 个藻属)和 *Aquimarina* spp. (可溶 10 个藻属)对除了红藻门 *Rhodophyta* 外的其他门的藻类都有溶藻功能报道, 它们都是溶藻谱较广的菌属。此外, 分别有 35 个菌属(占总属 44.9%)和 41 个菌属(占总属 52.6%)仅对 1 个属或 1 个门的藻有溶藻作用的报道, 其中如 *Microbacterium maritypicum* S4 菌被确定了对鱼腥藻(*Anabaena* sp.)具有专一性^[5], 大部分溶藻细菌的溶藻功能及其多样性仍有待研究与拓展。

微囊藻属(*Microcystis* spp.)的藻类由于具有释放藻毒素的潜力, 受到较多的关注; 41 个溶藻菌属(占总属 52.6%)跨厚壁菌门 *Firmicutes*、放线菌门 *Actinobacteria*、拟杆菌门 *Bacteroidetes* 和变形菌门 *Proteobacteria* 等 4 个门的细菌均被报道了对微囊藻的溶藻功能。此外, 亚历山大藻属 *Alexandrium* spp.、鱼腥藻属 *Anabaena* spp.、骨条藻属 *Skeletonema* spp.、异弯藻属 *Heterosigma* spp.和小球藻属 *Chlorella* spp.藻种的生长均受超过 10 个属的溶藻细菌所抑制。然而, 金藻属 *Isochrysis* spp.、节球藻属 *Nodularia* spp.、月芽藻属 *Selenastrum* spp.、直链藻属 *Aulacoseira* spp. 和卡尔藻属 *Karlodinium* spp.等 15 个藻属(占总属 26.8%)仅见 1 种溶藻菌属对其有溶藻功能, 由于造成水华的藻种具有多样性, 针对以上藻类的溶藻细菌仍有待挖掘与研究。



图 2 目前已分离的溶藻细菌(进化树)与对应的溶藻种类(热图)
 Figure 2 Reported algicidal bacteria (phylogenetic tree) and corresponding algicidal species (heat map).

1.3 溶藻细菌的作用机理

为进一步了解溶藻细菌如何发挥溶藻功能，图 3 汇总了溶藻细菌的作用机理，其溶藻作用方式分两大类：直接作用和间接作用。直接作用方式要求溶藻细菌和藻细胞之间进行物理接触，甚至溶藻细菌会穿透藻细胞进行裂解。例如，许丽娜等^[6]发现溶藻细菌 XD-G 可寄生在中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)细胞内，菌 XD-G 感染藻 1 d 后，藻培养液的叶绿素 a 去除率达 66.5%。间接作用中，溶藻细菌不需要和藻细胞接触。间接作用分为 3 种：一是溶藻细菌通

过释放溶藻化合物杀死藻类，目前已分离到的溶藻化合物包括灵菌红素^[7]、活性肽^[8]、三萜皂苷^[9]、二酮哌嗪^[10]、鼠李糖脂^[11-12]、几丁质酶^[13]、哈曼碱^[14]、色氨酸和色胺^[15]等。二是溶藻细菌通过掠夺藻类的营养物质以抑制藻类生长，李小彩^[16]发现无机磷对红球菌(*Rhodococcus ruber* sp. P15)的生长影响明显，随着磷加入量的增加，菌 P15 生长旺盛而蓝藻的叶绿素含量下降。这说明该溶藻细菌与蓝藻之间发生营养物质磷的竞争。三是溶藻细菌的聚凝作用，溶藻细菌分泌絮凝剂使藻细胞聚集沉底无法吸收光和营养物质，这限

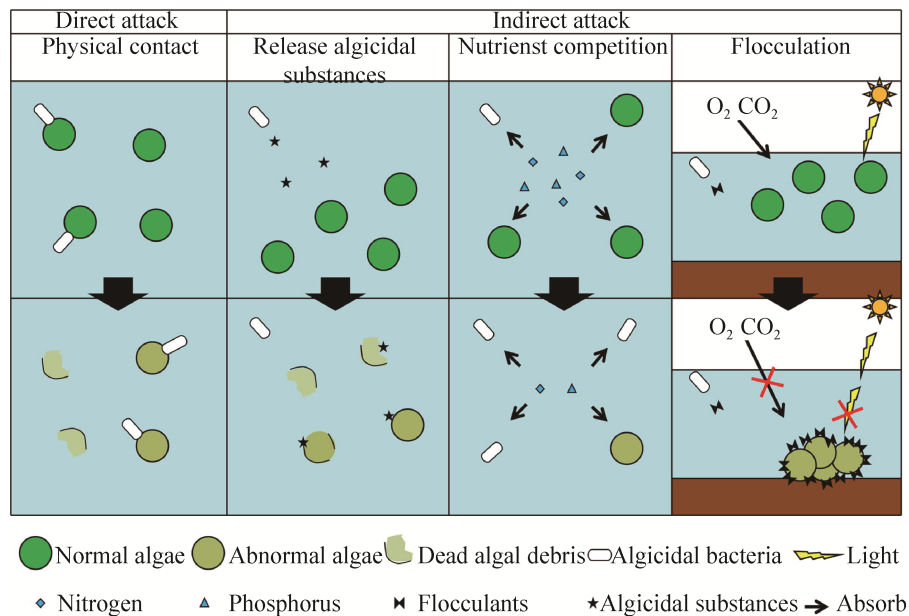


图3 溶藻细菌的作用机理图

Figure 3 Mechanisms of algicidal bacteria attacking algae.

制了藻类的光合作用和呼吸作用。Zhang 等^[17]分离了一种具有较高铜绿微囊藻絮凝活性的嗜盐芽胞杆菌(*Halobacillus* sp. H9)。该菌株 H9 不是通过直接接触藻细胞杀藻, 而是通过分泌絮凝物质诱导铜绿微囊藻絮凝而逐渐死亡, 不破坏藻腹腔膜, 且不导致微囊藻毒素释放到周围环境中。

不同类群的溶藻细菌有不同的作用机理。图4展示了已报道的各属溶藻细菌的作用机理, 可见通过释放溶藻化合物杀死藻类是溶藻细菌主要的作用机理。报道的 95.2%链霉菌属(*Streptomyces* spp.)、93.9%芽胞杆菌属(*Bacillus* spp.)和 86.7%假交替单胞菌属(*Pseudoalteromonas* spp.)的溶藻细菌以分泌溶藻化合物途径杀藻。同时, 不少菌属的作用机理呈现出多样化, 如短芽胞杆菌属(*Brevibacillus* spp.)、芽胞杆菌属(*Bacillus* spp.)、金黄杆菌属(*Chryseobacterium* spp.)和不动杆菌属(*Acinetobacter* spp.)的溶藻机理囊括了 3 种作用方式(占总属 6.8%)。具有两种作用机理的菌属占总属的 20.3%, 包括赖氨酸芽胞杆菌(*Lysinibacillus fusiformis* TR3)以直接溶藻为主

分泌溶藻化合物为辅杀藻^[18]; 海洋侧孢短芽胞杆菌(*Brevibacillus laterosporus*)以分泌溶藻化合物为主直接溶藻为辅杀藻^[19]; 解淀粉芽胞杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens* WS8)通过分泌溶藻化合物并竞争营养物质氮杀藻^[20]; 芽胞杆菌(*Bacillus* sp. T)通过分泌溶藻化合物并发挥聚凝作用杀藻^[21]; 土壤杆菌(*Agrobacterium* sp.)通过直接溶藻和聚凝作用杀藻^[22]。以上机理可为溶藻菌剂的配方设计和应用工艺提供重要的参考。

2 溶藻菌剂的种类

通过大量溶藻细菌的筛选与研究, 越来越多的菌剂被研发用于实际藻华控制。微生物菌剂分为单一菌剂和复合菌剂两类, 由单一的菌株或复合的微生物菌群制备而成, 能够高效降解目标污染物^[23]。与物理和化学修复方法相比, 微生物菌剂具有能耗低、经济高效、操作简单和无二次污染等优点^[24]。因此, 微生物菌剂在水体生物修复技术方面得到广泛的关注。

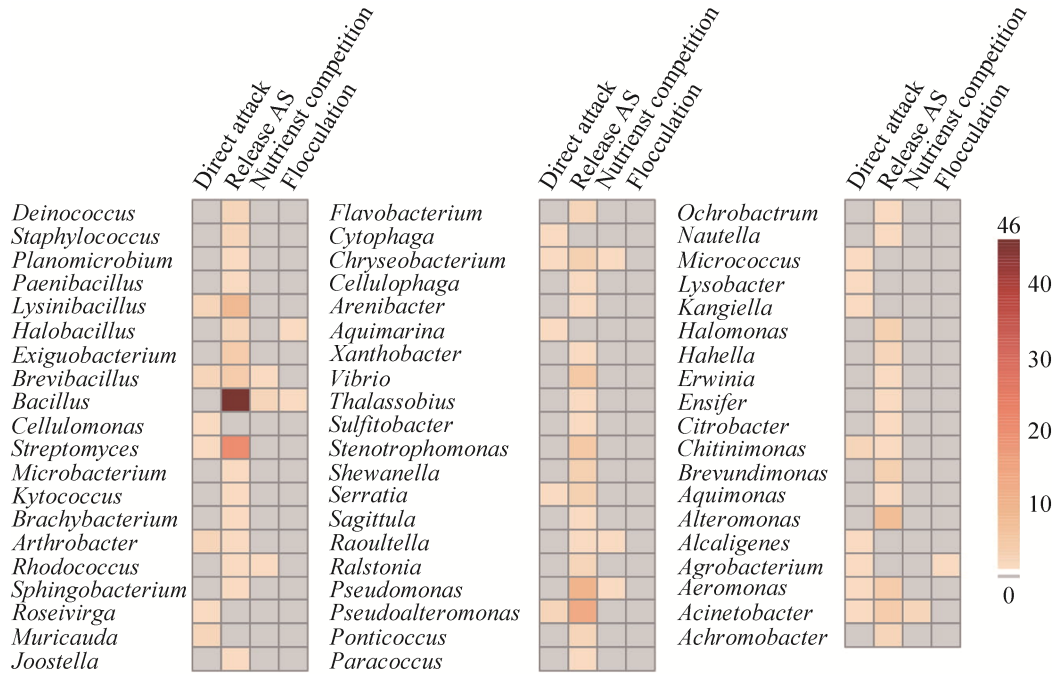


图 4 溶藻细菌(属水平)作用机理多样性

Figure 4 Diversity of algicidal bacteria (genus level) attacking mechanism. The light and dark colors in the heat map indicate how many strains there are.

2.1 单一溶藻菌剂

单一菌剂是只含有一种菌制备而成的微生物菌剂^[24]。近年来,单一溶藻菌剂在藻类水华治理中得到越来越多的研究和应用,并获得了良好的溶藻效果。表 1 整理了单一菌剂的菌来源、应用及溶藻效果,溶藻细菌制备的单一菌剂有不俗的除藻效果。Xu 等^[25]在大鹏湾搭建了 500 L 含蓝藻的对虾养殖试验塘,用蜡样芽孢杆菌菌剂(*Bacillus cereus* CZBC1)对蓝藻虾塘进行了溶藻试验,56 d 后蓝藻的溶藻率高达 93.75%。丁英庆等^[26]用芽孢杆菌菌剂(*Bacillus* sp. RZ14)对重度营养化映日湖进行原位修复,47 d 后映日湖的叶绿素 a 去除率为 87.15%。王琼等^[27]将侧孢芽孢杆菌菌剂(*Brevibacillus laterosporus*)应用于江苏鱼类养

殖池塘的藻华治理,10 d 后池塘的叶绿素 a 去除率为 70%。樊乾龙^[28]从水华水体中采集微囊藻水样,并用缺陷短波单胞菌菌剂(*Brevundimonas diminuta* AA06)对水样进行溶藻试验,10 d 后微囊藻水样的叶绿素 a 去除率为 92%。由此可知,溶藻细菌经纯培养后大量扩增,制备成单一菌剂可有效应用于藻类水华的治理中。

2.2 复合溶藻菌剂及菌搭配策略

复合微生物菌剂是将两种或两种以上具有不同降解功能且互补的微生物菌种按适当的比例配制而成,应用于环境污染的防治^[24]。复合微生物菌剂可根据不同菌之间的互作原理来选择菌的搭配策略,本文将菌搭配策略分成了 3 类:功能协作、功能加强和代谢互营。

表 1 单一溶藻菌剂的菌来源、应用及溶藻效果

Table 1 The source, application and algicidal effect of single algicidal bacteria

Algicidal bacteria	Source	Application scenario	Algicidal effect	Usage mode	References
<i>Bacillus cereus</i> CZBC1	Pond	Water samples from Mirs bay shrimp pond	After 56 days, the algicidal rate was 93.75%	Spilling agents	[25]
<i>Bacillus</i> sp. RZ14	Yellow river	Quancheng Yingri lake	After 47 days, the chlorophyll a removal rate was 87.15%	Spilling agents	[26]
<i>Brevibacillus laterosporus</i>	Unkown	Jiangsu fish pond	After 10 days, the removal rate of chlorophyll a was 70%	Spilling agents	[27]
<i>Brevundimonas diminuta</i> AA06	Campus vegetation soil	Water samples from eutrophic river	After 10 days, the chlorophyll a removal rate was 92%	Spilling agents	[28]
<i>Bacillus cereus</i> CZBC1	Pond	Zhongshan shrimp pond	After 3 days, the algicidal rate was 50%–60%	Spilling agents	[29]
<i>Bacillus cereus</i> CZBC1	Pond	<i>Microcystis</i> culture and water samples from shrimp pond	After 7 days, the algicidal rate was 25.32%	Spilling agents	[30]
<i>Pseudomonas flavipulchra</i> FDHY-MQ5	Fujian sea	<i>Karenia mikimotoi</i> culture	After 1 day, the algicidal rate was 99.67%–100%	Spilling agents	[31]
<i>Brevundimonas diminuta</i> AA06	Campus vegetation soil	<i>Microcystis aeruginosa</i> culture	After 4 days, the algicidal rate was 66.24%	Spilling agents	[32]
<i>Rhizobium</i> sp.	India eutrophic lake	<i>Microcystis aeruginosa</i> culture	After 10 days, the algicidal rate was 95%	Spilling agents	[33]
<i>Xanthobacter autotrophicus</i> HYS0201-SM02	Korea Daechung lake	<i>Microcystis aeruginosa</i> culture	Effectively inhibit the growth of laboratory algal culture	Spilling agents	[34]
<i>Pseudomonas fluorescens</i> SK09	Korea Patang reservoir	Water samples from Korea Nakdong river	Effectively inhibit the growth of algae	Spilling agents	[35]
<i>Serratia marcescens</i> LTH-2	Taihu lake	<i>Microcystis aeruginosa</i> culture	After 1 day, the algicidal rate was 50%	Using bacterial substances	[7]
<i>Streptomyces eurocidicus</i> JXJ-0089	Lushan mountain soil	<i>Microcystis</i> culture	The algicidal effect is stronger than that of copper sulfate	Using bacterial substances	[15]
<i>Streptomyces filipinensis</i> LW9	Changde garden soil	Water samples from eutrophic pond	After 14 days, the algicidal rate was 93%	Using bacterial substances	[36]
<i>Pseudomonas aeruginosa</i> O-2-2	Shengli oilfield soil	<i>Dicrateria</i> and <i>Skeletonema costatum</i> culture	It had inhibitory effect on <i>Dicrateria</i> and <i>Skeletonema costatum</i>	Using bacterial substances	[37]
<i>Shewanella</i> sp. Lzh-2	Taihu Meiliang Bay	Taihu <i>Microcystis aeruginos</i> , <i>Chlorophyta</i> , <i>Microcystis green</i> , <i>Synechococcus</i> , <i>Chlamydomonas</i> and <i>Oscillaria</i> culture	After 6 days, the algicidal rate was (92.3±6.8)%, (97.9±6.2)%, (86.3±8.5)%, (81.9±3.9)%, (93.1±7.3)%, (97.2±10.5)%, respectively	Using bacterial substances	[38]
<i>Bacillus cereus</i>	Unkown	Water samples from Shijiazhuang river	After 6 days, the algicidal rate was more than 85%	Using bacterial substances	[39]
<i>Deinococcus xianganensis</i> Y35	Fujian Xiangnan lake	<i>Alexandrium tamarense</i> culture	After 2 days, the cell structure of the algae was severely damaged	Using bacterial substances	[40]
<i>Chryseobacterium</i> sp. GLY-4205	Taihu Meiliang Bay	Taihu <i>Microcystis aeruginos</i> and <i>Synechococcus</i> culture	After 6 days, the algicidal rate was (98.1±1.3)% and (98.9±0.10)%, respectively	Using bacterial substances	[41]

(待续)

(续表 1)

<i>Aeromonas</i> sp. GLY-2107	Taihu Meiliang Bay	Taihu <i>Microcystis aeruginos</i> , <i>Chlorophyta</i> and <i>Microcystis green</i> culture	After 6 days, the algicidal rates were (96.5±1.1)%, (93.7±0.8)% and (91.3±2.1)%, respectively	Using bacterial substances	[42]
<i>Pseudomonas</i> sp.	Taihu lake	<i>Microcystis aeruginosa</i> culture from Taihu Meiliang bay	After 2 days, the algicidal rate was 85.68%	Bacteria carriers	[43]
<i>Bacillus cereus</i> N-14	Kasumigaura lake	Water samples from Chiba prefecture reservoir	After 4 days, the algicidal rate was 99%	Bacteria carriers	[44]
<i>Acinetobacter</i> sp. J25	Xian Qu Jiang lake	Landscape water	After 7 days, the removal rate of chlorophyll a was 89.71%	Bacteria carriers	[45]
Denitrifying algicidal bacteria	Xian south lake landscape water and sediment	Water samples from Xian University of Architecture and Technology artificial lake	After 15 days, the removal rate of chlorophyll a was 60.7%	Bacteria carriers	[46]
<i>Alcaligenes aquatilis</i> F8	Zhejiang University artificial lake	<i>Microcystis aeruginosa</i> culture	The bran increased the algicidal activity by 8.83%	Bacteria carriers	[47]
<i>Pseudomonas fluorescens</i> HYKO210-SK09	Korea Patang reservoir	Mesocosm study at Samnang jin located at the lower part of the Nakdong River	After 10 days, the algicidal rate of immobilized bacteria in laboratory and field was 95.0% and 59.5%, respectively, and the algicidal rate of free bacteria in field was 20.3%	Bacteria carriers	[48]
<i>Pseudoalteromonas macleodii</i> FDHY-03	Fujian Xiapu sea	<i>Prorocentrum donghaiense</i> culture	After 1 day, the algicidal rate was more than 90%	Bacteria carriers	[49]
<i>Shewanella</i> sp. IRI-160	Delaware inland bays	Algal culture	Inhibitory effect on harmful dinoflagellates	Bacteria carriers	[50]
<i>Vibrio brasiliensis</i> H115	Shenzhen Dameisha sea	<i>Akashiwo sanguinea</i> culture	After 1 day, the algicidal rate was 100%	Bacteria carriers	[51]
<i>Vibrio brasiliensis</i> H115	Shenzhen Dameisha sea	Sea and <i>Akashiwo sanguinea</i> culture	After 12 hours, the algicidal rate was 100%	Bacteria carriers	[52]
<i>Pseudomonas</i> sp. THW7	Taihu lake	Water samples from Taihu lake	After 20 days, the removal rate of chlorophyll a was 31.50%	Bacteria carriers	[53]
Algicidal bacteria S4	Three Gorges Pengxi river	Mixed algal culture	After 4 days, the algicidal rate was 81.3%	Bacteria carriers	[54]
<i>Rhodococcus ruber</i> P15	Municipal sewage plant activated sludge	Algal culture and water samples from artificial lake	The removal rates of chlorophyll a in laboratory and outdoor were 81.54% and 70.00%, respectively	Building reactor	[16]
<i>Streptomyces</i> sp. HJC-D1	Zhejiang pond bottom mud	Water samples from Zhejiang University pond	After 98 days, the chlorophyll a removal rate was (80.94±4.36)%	Building reactor	[55]
<i>Bacillus</i> sp. RZ14	Yellow river	Eutrophic water samples	After 5 days, the removal rate of chlorophyll a was 84.39%	Building reactor	[56]
<i>Bacillus</i> sp. T5	Activated sludge	<i>Scenedesmus</i> , <i>Chlorella</i> and <i>Microcystis aeruginosa</i> culture	After 4 hours, the algicidal rate was 83.11%	Building reactor	[57]

2.2.1 功能协作

单一的微生物菌剂对环境修复具有局限性，而微生物的协同作用有利于高效降解或彻底降

解环境污染物^[23]。复合溶藻菌剂中的功能协作是指将具有不同功能的各种菌联合起来，使该菌剂同时具有多种功能^[24]。表 2 整理了复合溶藻

表 2 复合溶藻菌剂的菌组合、来源、应用、搭配策略及溶藻效果

Table 2 The combination, source, application, compatibility strategy and algicidal effect of compound algicidal bacteria agent

Bacterial agent	Compatibility strategies	Sources	Application scenarios	Algicidal effects	Application modes	References
<i>Enterobacter</i> sp., <i>Bacillus subtilis</i> , <i>Bacillus mucilaginosus</i> , <i>Pseudococcus swamp</i> and <i>Nitrobacter</i> sp.	Function collaboration	Unkown	Artificial lake	After 3 months, the removal rate of chlorophyll a was 80.1%	Spilling agents	[58]
<i>Enterobacter</i> sp., <i>Bacillus subtilis</i> , <i>Bacillus mucilaginosus</i> , <i>Pseudococcus swamp</i> and <i>Nitrobacter</i> sp.	Function collaboration	Unkown	Urban river	After 3 months, the removal rate of chlorophyll a was 76.7%	Spilling agents	[58]
<i>Pseudomonas aeruginosa</i> and <i>Pycnoporus sanguineus</i>	Function collaboration	Unkown	<i>Microcystis aeruginosa</i> culture	After 7 days, the algicidal rate was 83.31%	Spilling agents	[59]
<i>Bacillus subtilis</i> , <i>Bacillus licheniformis</i> , <i>Bacillus laterosporus</i> , <i>Sphingomonas xenophaga</i> , <i>Streptococcus faecalis</i> and photosynthetic bacteria	Function collaboration	Unkown	<i>Microcystis aeruginosa</i> culture	After 3 days, the removal rate of chlorophyll a was 95.93%	Spilling agents	[60]
<i>Bacillus</i> sp., <i>Lactobacillus</i> sp., <i>Saccharomycetes</i> sp. and <i>Actinomycetes</i> sp.	Function collaboration	Unkown	Water samples from the south reservoir outfall	After 9 days, the removal rate of chlorophyll a was 90.49%	Spilling agents	[64]
<i>Rhodopseudomonas palustris</i> , <i>Bacillus</i> sp., <i>Lactobacillus</i> sp., <i>Saccharomycetes</i> sp. and <i>Actinomycetes</i> sp.	Function collaboration	Beijing lake mud	Water samples from Beijing Guishui lake	After 4 days, the algicidal rate was more than 70%	Spilling agents	[65]
<i>Enterobacter</i> sp. NP23, <i>Gibberella</i> sp. Am11 and algicidal bacteria P25	Functional enhancement	Henan Guishan reservoir	<i>Chlorella</i> , <i>Scenedesmus</i> and <i>Microcystis</i> culture	After 6 days, the algicidal rate was more than 90%	Spilling agents	[66]
<i>Brevibacillus</i> sp. H1, <i>Ochrobactrum</i> sp. T5	Metabolic complementation	Eutrophic water and activated sludge	<i>Microcystis aeruginosa</i> culture	After 2 days, the removal rate of chlorophyll a was more than 60%	Spilling agents	[67]
<i>Citrobacter</i> sp., <i>Peanibacillus polymyxa</i> , <i>Bacillus amyloliquefaciens</i>	Function collaboration	Unkown	<i>Microcystis aeruginosa</i> culture	After 3 days, the algicidal rate was 100%	Bacteria carriers	[62]
<i>Raoultella</i> sp. R11, <i>Acinetobacter</i> sp. J25 and <i>Acinetobacter</i> sp. SYF26	Function collaboration and functional enhancement	Xian Qujiang lake	Water samples from Xian Xingqing park	After 7 days, the removal rate of chlorophyll a was 88.97%	Bacteria carriers	[45]
<i>Bacillus</i> sp., <i>Lactobacillus</i> sp., <i>Saccharomycetes</i> sp. and <i>Actinomycetes</i> sp.	Function collaboration	Unkown	Mesocosm study at Guangzhou Huangpu park pond	After 3 months, the removal rate of chlorophyll a was 81.5%	Bacteria carriers	[68]

(待续)

(续表 2)

<i>Bacillus cereus</i> G4 and <i>Lysinibacillus fusiformis</i> J8	Functional enhancement	Unkown	<i>Scripsiella trochoidea</i> culture	The algicidal effect was obvious and irreversible	Bacteria carriers	[69]
<i>Bacillus</i> sp. LDrz1 and <i>Bacillus</i> sp. LDrz2	Functional enhancement	Natural water and sediment	Water samples from fish and shrimp pond	After 3 days, the water transparency increased	Bacteria carriers	[70]
<i>Bacillus</i> sp., <i>Acinetobacter</i> sp., <i>Nitrosomonas</i> sp., <i>Nitrobacter</i> sp., <i>Pseudomonasputida</i> sp., <i>Pseudomonas</i> sp. and <i>Brevibacterium</i> sp.	Function collaboration	Activated carbon biofilm	Water samples from Harbin Songhua river	Algicidal rate is more than 40%	Building reactor	[63]
<i>Enterobacter asburiae</i> JCM 6051(T) and <i>Pseudomonas simiae</i> OLi(T)	Functional enhancement	Chongqing reservoir	Water samples from Chongqing reservoir	After 3 days, the removal rate of chlorophyll a was 87.69%	Building reactor	[71]
<i>Pseudomonas</i> sp. and <i>Bacillus</i> sp.	Functional enhancement	Taihu lake	Water samples from Taihu Meiliang Bay	After 7 days, the removal rate of chlorophyll a was 62.8%	Building reactor	[72]
<i>Bacillus</i> sp., <i>Pseudomonas</i> sp. and <i>Vibrio</i> sp.	Functional enhancement	Taihu Meiliang Bay algae removal equipment	<i>Microcystis aeruginosa</i> culture	After 1 day, the algicidal rate was 40%	Building reactor	[73]

菌剂的菌组合、来源、应用、搭配策略及溶藻效果等。贺欣等^[58]发明了一种复合微生物菌剂,包含了3种功能菌:溶藻细菌、黏性细菌和净水细菌。该菌剂复合了溶藻和脱氮功能,既除藻又净化水质。尹华等^[59]发明了一种同步溶藻和降解藻毒素功能的微生物联合制剂,该复合菌剂包括溶藻细菌(*Pseudomonas aeruginosa*)和藻毒素降解菌(*Pycnoporus sanguineus*)。张学振等^[60]发明了一种具有降解有机磷和杀藻功能的微生物复合菌剂。吕乐等^[61]利用环境有效微生物菌剂(EM菌剂)治理蓝藻水华,该复合菌剂既能溶藻又能降低水体中的氮磷浓度。孙朋飞等^[62]发明了一种兼具3种功能的微生物复合菌剂,包含了3种功能菌:具有杀藻功能的溶藻细菌(*Citrobacter* sp.)、具有降解藻毒素功能的菌株(*Peaibacillus polymyxa*)和具有絮凝功能的胞外多聚物分泌菌(*Bacillus amyloliquefaciens*)。郑国臣等^[63]发明了一种复合菌剂(包含COD降解菌、氨氮细菌、除磷细菌、溶藻细菌和藻毒素降解

菌),该菌剂功能多样化,可杀藻、降解藻毒素、去除水体中的氨氮和铁锰等。由此可知,运用功能协作的原理可使复合菌剂功能多样化,有利于水体富营养化的治理。

2.2.2 功能加强

复合溶藻菌剂中的功能加强是指不同菌株具有相似的功能,且此功能具有叠加效果^[24]。通常藻华的爆发是由几种藻类快速繁殖引起的,单一溶藻菌剂不利于藻类水华的治理,而多目标复合溶藻菌剂将加速藻华问题的解决。廖春丽等^[66]分离了2株溶藻细菌:肠杆菌(*Enterobacter* sp. NP23)和真菌(*Gibberella* sp. Am11),并按不同比例筛选出高效复合溶藻菌群,结果发现混合菌对藻培养液的溶藻率比单菌的高34.7%。该复合菌剂对混合藻培养液进行溶藻试验,6d后其溶藻率大于90%。He等^[71]筛选出2株高效溶藻细菌:肠杆菌(*Enterobacter asburiae* JCM6051)和假单胞菌(*Pseudomonas simiae* OLi),将其制备成复合菌剂并对重庆富营养化水库水样进行除藻实

验, 3 d 后水样的叶绿素 a 去除率为 87.69%。Ji 等^[72]将 2 株溶藻细菌假单胞菌(*Pseudomonas* sp.) 和芽孢杆菌(*Bacillus* sp.) 制备成复合菌剂并接种在反应器中, 对太湖梅良湾富营养化水体进行除藻试验, 7 d 后水样的叶绿素 a 去除率为 62.8%。由此可知, 运用功能加强的原理可使复合菌剂拥有较好的溶藻叠加效果, 有助于更高效治理藻类水华问题。此外, 菌剂的复合还需要注意复合方法。Huang 等^[74]发现将 2 株功能相同的菌混合后会形成竞争关系而未能达到复合的功效, 为避免这种弊端, 研究者利用海藻酸钠分别独立包埋 2 株菌, 形成空间间隔后再复合使用, 解决了相互抑制的问题。

2.2.3 代谢互营

复合溶藻菌剂中的代谢互营是指不同菌株的代谢产物或代谢过程互惠互利, 从而使主要功能菌快速繁殖成为水体中的优势菌群, 进而更好地发挥溶藻功能^[24]。胡欢^[67]用溶藻细菌短芽孢杆菌(*Brevibacillus* sp. H1) 对铜绿微囊藻培养液进行溶藻试验, 2 d 后藻培养液的藻去除率为 56%。同时, 她将非溶藻菌(*Ochrobactrum* sp. T5) 与溶藻细菌 H1 以 1:1 比例制备成复合菌剂, 并对铜绿微囊藻培养液进行除藻试验, 2 d 后藻培养液的藻去除率为 61%, 比单一溶藻菌 H1 的藻去除率高 5%。非溶藻菌 T5 分泌的产物可促进溶藻菌 H1 生长, 更好地发挥溶藻功能, 而溶藻菌 H1 通过杀藻可为非溶藻菌 T5 提供更多的生存空间和减缓与藻类竞争营养物质, 溶藻菌 H1 与非溶藻菌 T5 存在代谢互营关系。由此可知, 运用代谢互营的原理可促进溶藻细菌快速生长繁殖和发挥更强的溶藻效果。

3 溶藻细菌的来源生境与应用场景

溶藻细菌应用于实际环境之前仍要解决治理目标环境适应性的问题。溶藻菌种资源来源广

泛, 包括水体、土壤和底泥等, 但应用场景一般为池塘、湖泊和水库等各种水体(表 1 和表 2), 因此, 溶藻细菌的环境适应性是值得关注的问题。表 1 和表 2 整理了溶藻细菌的生境来源和应用场景, 可见溶藻细菌具有广泛的环境适应性。

3.1 来源生境与应用场景相同或相似

一般来说, 种源生境与目标环境越接近, 菌种对环境的适应性越高。事实上, 大部分研究者优先考虑在相同或相似的环境中筛选溶藻细菌, 再重新投放到该环境中治理藻类水华。据统计, 溶藻细菌来源生境与应用场景相同或相似的文献占总文献的 68.2%。大部分来源生境与应用场景相同或相似的溶藻细菌具有较高的溶藻效果。例如, 于光等^[43]从太湖筛选出一株假单胞菌(*Pseudomonas* sp.), 并将其对土著铜绿微囊藻培养液进行溶藻试验, 2 d 后藻培养液的溶藻率为 85.68%。蜡状芽孢杆菌(*Bacillus cereus* N-14) 源于霞谷湖, Nakamura 等^[44]提出一种浮游载体固定溶藻细菌的工艺, 并将其对千叶县水库的水样进行除藻试验, 4 d 后水样的藻去除率为 99%。不动杆菌(*Acinetobacter* sp. J25) 源于西安曲江富营养化湖泊, Su 等^[45]将其应用于富营养化景观水体, 7 d 后水体的叶绿素 a 去除率为 89.71%。由此可知, 从富营养化生境中分离筛选出高效溶藻细菌, 大量培养后, 可将其应用回原来的生境以解决生源地的藻类水华问题。

3.2 来源生境与应用场景不同

土壤一般具有较高的微生物多样性, 因此, 土壤常作为微生物种质资源挖掘的重要来源。从土壤和底泥等分离筛选的溶藻细菌通过富集培养也可以运用于水体中解决藻华问题, 且溶藻效率不低。例如, 一株反硝化溶藻细菌源于西安南湖景观水体和底泥, 苏俊峰等^[46]将其应用于富营养化景观水体, 7 d 后水体的叶绿素 a 去除率为 89.71%。赤红球菌(*Rhodococcus ruber* P15) 源

于城市污水处理厂活性污泥,李小彩^[16]采集人工湖的富营养化水体作为溶藻试验水样,并运行接种了溶藻细菌 P15 的反应器,4 h 后水样的叶绿素 a 去除率为 70%。菲律宾链霉菌(*Streptomyces filipinensis* LW9)源于常德市菜园土壤,罗玉双等^[36]从微囊藻水华严重的池塘中采集水样,并用溶藻细菌 LW9 对水样进行除藻试验,21 d 内水样的溶藻率始终大于 80%,第 14 天水样的溶藻率最高为 93%。链霉菌(*Streptomyces* sp. HJC-D1)源于浙江池塘底泥,孔赞等^[55]用接种了溶藻细菌 HJC-D1 的反应器对浙江大学华家池的水样进行除藻试验,98 d 后水样的叶绿素 a 去除率为(80.94±4.36)%。

据统计,来源于土壤和底泥的溶藻细菌集中在放线菌门(*Actinobacteria*)和厚壁菌门(*Firmicutes*),其溶藻对象更倾向于蓝藻门(*Cyanobacteria*)和绿藻门(*Chlorophyta*)的藻类,而来源于水体的溶藻细菌集中在变形菌门(*Proteobacteria*)和拟杆菌门(*Bacteroidetes*),其溶藻对象更倾向于蓝藻门(*Cyanobacteria*)和甲藻门(*Pyrroptata*)的藻类。

4 溶藻细菌的应用形式

微生物菌剂在应用时需要解决微生物在新环境中的适应与定殖的问题,因此,适宜的施放工法是取得应用成效的关键。本文根据溶藻细菌的应用是否需要菌体和载体总结了溶藻菌剂的 4 种应用形式:直接泼洒、功能物质的提取及使用、载体固定化和反应器的搭建。

4.1 直接泼洒

直接泼洒的应用形式虽然制备成本较低,但菌体抗冲击性和效果持久性差,一般用于面积较小、流动性较低的水体,如养殖池塘或小型湖泊。例如,曹煜成等^[29]在 500 L 发酵罐中用廉价配料麸皮和豆粕等对蜡状芽孢杆菌(*Bacillus cereus*

CZBC1)进行液体发酵 18–28 h,并将其直接泼洒到中山虾养殖池塘,3 d 后溶藻率为 50%–60%,其优点为制备高效和成本低,缺点为菌体无法定殖以及抗水流冲击性差,降低了溶藻细菌的溶藻效果和持续性。王善龙^[30]也将蜡状芽孢杆菌(*Bacillus cereus* CZBC1)直接泼洒到 20 L 添加了微囊藻的对虾养殖池塘水体,7 d 后池塘水样的溶藻率为 25.32%,其溶藻效果持续性较差,只能维持 7 d。直接泼洒形式的溶藻效果与水体流动性有关,贺欣等^[58]将复合菌剂直接泼洒到流动性低的人工湖和流动性高的城市河道,3 个月后叶绿素 a 去除率分别为 80.1%和 76.7%。由此可知,直接泼洒形式在流动性低的水体中比在流动性高的水体中应用效果更佳。

4.2 载体固定化

载体固定化是通过物理方法或化学方法将游离态的微生物固定在载体上,使其高度密集并保持生物活性,在应用场景中能够大量快速繁殖和发挥作用^[23]。应用载体提高菌剂定殖率是提高溶藻效果持续性的有效办法。目前制备微生物菌剂的载体材料主要分为有机材料、无机材料和纳米材料。有机载体材料大多是高分子材料,包括天然的海藻酸钠和人工合成的聚乙烯醇等;无机载体材料大多是机械强度大、价廉的、天然的多孔性物质,如活性炭和沸石等;纳米材料包括 Fe_2O_3 和 Fe_3O_4 纳米颗粒等,因实现菌剂的回收可再利用而逐渐受到关注^[23]。例如,孙朋飞^[47]用海藻酸钠和麸皮作为载体以固定产碱杆菌(*Alcaligenes aquatilis* F8),麸皮中的复合维生素可促进溶藻细菌 F8 的溶藻活性,提高了 8.83%的溶藻活性。在此菌剂载体基础上,该研究组还添加了 Fe_3O_4 纳米颗粒,提高了 10.34%的溶藻活性,且 Fe_3O_4 的磁性使菌剂可回收重复利用。Kang 等^[48]将荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens* HYKO210-SK09)固定在纤维素海绵中,并在纳

东河下游进行围隔除藻实验。10 d 后, 固定化菌对实验室藻培养液的溶藻率为 95%, 固定化菌的野外溶藻率为 59.5%, 游离菌的野外溶藻率为 20.3%。由此可知, 固定化菌的溶藻率比游离菌高 39.3%, 且野外溶藻率效果比实验室差。当使用载体固定化菌剂时, 生物降解的效果往往得到提高。通常载体固定化菌比自由悬浮菌更具优势, 一方面是提高微生物菌剂的生物量以发挥更强的作用。另一方面是提高对水流的抗击性以及有毒化合物的耐受性^[75]。Su 等^[45]用海藻酸钠和磁性 Fe_3O_4 将复合菌剂固定化并对西安兴庆公园水进行除藻试验, 7 d 后水样的叶绿素 a 去除率为 88.97%。载体固定化形式具有机械强度高、化学稳定性好、在静水条件下不易被其他生物所吞噬及溶藻持久性较好等优点。

4.3 功能物质的提取及使用

为解决菌剂的抗冲击性, 研究者尝试提取溶藻细菌分泌的功能物质, 并验证分泌物的溶藻效果。例如, Zhang 等^[15]从链霉菌(*Streptomyces eurocidicus* JXJ-0089)的发酵产物中分离出色氨酸和色胺, 并对微囊藻培养液进行溶藻试验, 其溶藻效果比硫酸铜强, 该生物法具有替代化学法的潜能。Yang 等^[7]从粘质沙雷氏菌(*Serratia marcescens* LTH-2)的发酵产物中分离出灵菌红素, 1 d 后对铜绿微囊藻培养液的溶藻率为 50%。龚良玉等^[37]从铜绿假单胞菌(*Pseudomonas aeruginosa* O-2-2)的发酵产物中分离出鼠李糖脂, 并对叉鞭金藻(*Dicrateria* sp.)和中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)有抑制作用。杨虹等^[38]从希瓦氏菌(*Shewanella* sp. Lzh-2)的发酵产物中分离出有效溶藻成分六氢吡咯并[1,2-A]吡嗪-1,4-二酮, 对太湖的铜绿微囊藻、绿藻、绿色微囊藻、聚球藻、衣藻和颤藻培养液进行溶藻试验, 6 d 后藻培养液的溶藻率分别为(92.3±6.8)%、(97.9±6.2)%、(86.3±8.5)%、(81.9±3.9)%、

(93.1±7.3)%和(97.2±10.5)%。该溶藻细菌的分泌物具有很好的溶藻广谱性。基于前者的实验室研究结果, 罗玉双等^[36]用菲律宾链霉菌(*Streptomyces filipinensis* LW9)发酵获得无菌上清液并对微囊藻水华水样进行溶藻试验, 14 d 后水样的溶藻率为 93%, 溶藻效果时间可持续 21 d, 且杀藻广谱性好。兰国谦等^[39]用蜡状芽孢杆菌(*Bacillus cereus*)发酵获得无菌上清液并对石家庄民心河的水样进行除藻试验, 6 d 后水样的溶藻率大于 85%。然而, 关于溶藻细菌分泌的功能物质的研究大多仍停留在实验室阶段, 而鲜有报道将其真正运用于治理野外藻类水华。

4.4 反应器原位培菌控藻

研究者通过搭建水处理反应器, 一方面消除水体中的氮磷污染, 另一方面为溶藻细菌的扩大培养提供了有利环境, 通过营养控制和溶藻细菌抑藻两方面机理达到控藻目标。例如, 郑国臣等^[63]将复合溶藻菌剂接种于反应器内, 并对哈尔滨松花江的水样进行处理, 水样的氨氮去除率大于 80%且溶藻率大于 40%。刘萍等^[56]将芽孢杆菌(*Bacillus* sp. RZ14)接种于反应器内, 采集富营养化水体进行溶藻试验, 5 d 后水样的叶绿素 a 去除率为 84.39%。李小彩等^[16]将溶藻细菌(*Rhodococcus ruber* P15)接种于反应器中, 其对实验室藻培养液的叶绿素 a 去除率为 81.54%, 而对人工湖富营养化水体的叶绿素 a 去除率为 70.00%, 由此可知, 野外溶藻效果比实验室的差。孔赞等^[55]将链霉菌(*Streptomyces* sp. HJC-D1)接种于反应器内并对浙江大学池塘水样进行除藻试验, 98 d 后水样的叶绿素 a 去除率为(80.94±4.36)%。Ji 等^[72]将复合溶藻菌剂接种于反应器内并对太湖梅良湾富营养化水体进行除藻试验, 7 d 后水样的叶绿素 a 去除率为 62.80%。He 等^[71]将复合溶藻菌剂接种于反应器内并对重庆富营养化水库水样进行除藻实验, 3 d 后水样的叶绿素 a

去除率为 87.69%，其优点为原位控藻系统效率高，生态风险低。由此可知，搭建反应器形式虽然溶藻效果高效，但制备成本较高，不易推广。

综上所述，直接泼洒形式虽操作简单、制备高效、成本低，但抗冲击性差、不能重复使用以及适应野外生长环境弱和持续性较差。利用溶藻功能物质的应用形式虽溶藻快速高效，但制备繁琐以及所提取的杀藻物质具有生态风险。搭建反应器形式虽原位控藻系统效率高且生态风险低，但成本高、操作复杂。载体固定化形式的优点包括载体材料价格低廉、原料天然无害、生产工艺简单、可重复使用、安全环保、抗冲击性高、悬浮性好、在静水条件下不易被其他生物所吞噬和使用寿命长；缺点是缓释发挥溶藻时间较长。由此可知，载体固定化形式优于其他 3 种形式，在微生物治理藻类水华技术中具有极大的开发和应用前景。

5 总结与展望

本文汇总的 365 株溶藻细菌来源于 5 个门 78 个属，大多数的溶藻细菌分布于变形菌门 *Proteobacteria*。总结发现 *Bacillus* spp.、*Streptomyces* spp. 和 *Pseudomonas* spp. 是报道溶藻细菌数目最多的属，这些属的溶藻菌表现出广谱的溶藻能力，可分别抑制 23、15 和 19 个属的藻类生长。据文献报道有 56 个属的藻类作为溶藻细菌的杀藻对象，其中微囊藻属 *Microcystis* spp. 由于具有释放藻毒素的潜力，受到最多的关注。至今，溶藻细菌的作用机理分为四类：直接作用、分泌溶藻物质、竞争营养物质和絮凝作用。溶藻细菌的作用机理呈现出多样化，其中 83.1% 的溶藻细菌是通过分泌溶藻物质来杀灭藻类。本文首先根据菌种是否多样将微生物菌剂分为单一菌剂和复合菌剂，而复合菌剂的搭配策略包括功能协作、

功能加强和代谢互营。然后，根据溶藻细菌的应用是否需要菌体和载体总结了溶藻菌剂的 4 种应用形式：直接泼洒、功能物质的提取及使用、载体固定化和反应器的搭建，需根据应用场景来选择相应的应用形式。其中，载体固定化工法具有成本低、原料天然无害、可重复使用和抗冲击性高等优点，优于其他 3 种形式。一般来说，大部分来源生境与应用场景相同或相似的溶藻细菌具有较高的溶藻效果。当然，从土壤和底泥等分离筛选的溶藻细菌通过富集培养也可以运用于水体中治理藻类水华，且溶藻效率不低。目前多数结果来源于实验室小试，无法在现场应用中保证效果。有关溶藻菌剂的应用还存在一些问题和不足，重点需要从以下 4 个方面进行突破：

(1) 深入剖析菌藻关系和溶藻作用机理

溶藻细菌和藻类的相互作用和溶藻机理具有多样性。由于溶藻细菌前期的研究受制于有限的研究技术和手段，相关基因和蛋白的数据库信息不全，无法利用已有的数据库比对分析研究结果^[76]。近年来，化学分析、基因工程和转录组学等方面新方法的出现有助于深入剖析菌藻关系和溶藻作用机理。

(2) 提高溶藻菌剂的适应性和实用性

虽然溶藻细菌在实验室试验获得较高的溶藻效果，但野外溶藻菌剂治理藻华案例的成功率较低，主要原因是实验室纯培养的溶藻细菌不能适应野外复杂的环境。应根据应用场景环境特点对现有的溶藻细菌进行定向驯化，如解决盐度、温度、pH 等适应性问题。

(3) 降低溶藻菌剂应用的经济成本

在固定化载体和反应器方面进行创新，开发环保型、低成本的载体或填料，例如聚合氯化铝^[77]、聚氨酯泡沫^[78]、磁性 Fe_3O_4 纳米颗粒^[45] 等，提高重复使用率和稳定性，延长其使用寿命。

在提取溶藻细菌的杀藻分泌物方面进行改进,优化提取和纯化方法(例如利用超临界法、反向真空液相色谱法^[79]等),延长保存时间和溶藻持续性,同时控制其中的经济成本,使溶藻细菌治理藻类水华的实际应用得到推广。

(4) 解决溶藻菌剂的安全问题和生态风险问题

藻细胞裂解会释放藻毒素,研究并掌握溶藻时机是关键,未来应关注藻毒素释放规律与预警监测方法,为溶藻细菌的应用提供参考。此外,在自然环境中投放工程菌具有一定的生态风险,未来应加强溶藻细菌的生态风险评估与管理,以保证其应用安全性。

参考文献

- [1] Pal M, Yesankar PJ, Dwivedi A, Qureshi A. Biotic control of harmful algal blooms (HABs): a brief review. *Journal of Environmental Management*, 2020, 268: 110687.
- [2] 许杰龙, 任随周, 张国霞, 许玫英, 吴晓玉, 孙国萍. pH 及浓度对次氯酸钠除藻效果的影响. *安徽农业科学*, 2011, 39(17): 10353–10355.
Xu JL, Ren SZ, Zhang GX, Xu MY, Wu XY, Sun GP. Study on algae removal effect of sodium hypochlorite under different concentration and pH value. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2011, 39(17): 10353–10355. (in Chinese)
- [3] Gallardo-Rodríguez JJ, Astuya-Villalón A, Llanos-Rivera A, Avello-Fontalba V, Ulloa-Jofré V. A critical review on control methods for harmful algal blooms. *Reviews in Aquaculture*, 2019, 11(3): 661–684.
- [4] 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. *水生生物学报*, 1996, 20(2): 173–181.
Zhao YJ, Liu YD. Possible microbial control on the adverse impacts of algae-current information about the relationship between algae and microbes. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1996, 20(2): 173–181. (in Chinese)
- [5] 李文娟. 溶藻细菌的分离鉴定及其溶藻特性研究. 重庆大学硕士学位论文, 2010.
- [6] 许丽娜, 程凯, 许敏, 赵以军, 杨季芳, 陈吉刚, 吴庆喜. 一株新型寄生溶藻细菌的分离及初步鉴定. *华中师范大学学报: 自然科学版*, 2010, 44(4): 658–661, 665.
Xu LN, Cheng K, Xu M, Zhao YJ, Yang JF, Chen JG, Wu QX. Isolation and preliminary identification of a novel parasitic algicidal bacteria. *Journal of Huazhong Normal University: Natural Sciences*, 2010, 44(4): 658–661, 665. (in Chinese)
- [7] Yang F, Wei HY, Li XQ, Li YH, Li XB, Yin LH, Pu YP. Isolation and characterization of an algicidal bacterium indigenous to lake Taihu with a red pigment able to lyse *Microcystis aeruginosa*. *Biomedical and Environmental Sciences*, 2013, 26(2): 148–154.
- [8] Wang H, Butt L, Rooks P, Khan F, Allen MJ, Ali ST. Characterisation of algicidal bacterial exometabolites against the lipid-accumulating diatom *Skeletonema* sp.. *Algal Research*, 2016, 13: 1–6.
- [9] Luo JF, Wang Y, Tang SS, Liang JW, Lin WT, Luo LX. Isolation and identification of algicidal compound from *Streptomyces* and algicidal mechanism to *Microcystis aeruginosa*. *PLoS ONE*, 2013, 8(10): e76444.
- [10] Tan S, Hu XL, Yin PH, Zhao L. Photosynthetic inhibition and oxidative stress to the toxic *Phaeocystis globosa* caused by a diketopiperazine isolated from products of algicidal bacterium metabolism. *Journal of Microbiology: Seoul, Korea*, 2016, 54(5): 364–375.
- [11] Wang XL, Gong LY, Liang SK, Han XR, Zhu CJ, Li YB. Algicidal activity of rhamnolipid biosurfactants produced by *Pseudomonas aeruginosa*. *Harmful Algae*, 2005, 4(2): 433–443.
- [12] Li AH, Xu MY, Sun W, Sun GP. Rhamnolipid production by *Pseudomonas aeruginosa* GIM 32 using different substrates including molasses distillery wastewater. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 2011, 163(5): 600–611.
- [13] Li Y, Lei XQ, Zhu H, Zhang HJ, Guan CW, Chen ZR, Zheng W, Fu LJ, Zheng TL. Chitinase producing bacteria with direct algicidal activity on marine diatoms. *Scientific Reports*, 2016, 6: 21984.
- [14] Kodani S, Imoto A, Mitsutani A, Murakami M. Isolation and identification of the antialgal compound from algicidal bacterium *Pseudomonas* sp. K44-1.

- Fisheries Science*, 2002, 68(sup1): 623–624.
- [15] Zhang BH, Ding ZG, Li HQ, Mou XZ, Zhang YQ, Yang JY, Zhou EM, Li WJ. Algicidal activity of *Streptomyces eurocidicus* JXJ-0089 metabolites and their effects on *Microcystis* physiology. *Applied and Environmental Microbiology*, 2016, 82(17): 5132–5143.
- [16] 李小彩. 一株红球菌的溶藻特性及应用研究. 山东大学硕士学位论文, 2007.
- [17] Zhang DY, Ye Q, Zhang FX, Shao XP, Fan YX, Zhu XY, Li YN, Yao LM, Tian Y, Zheng TL, Xu H. Flocculating properties and potential of *Halobacillus* sp. strain H9 for the mitigation of *Microcystis aeruginosa* blooms. *Chemosphere*, 2019, 218: 138–146.
- [18] 张文艺, 李仁霞, 陈雪珍, 冯国勇, 陈晶. 太湖支浜底泥中筛选溶藻细菌及去除铜绿微囊藻的方法: CN103497913A[P]. 2014-01-08.
- [19] 颜小丹. 一株溶藻细菌的分离鉴定及其对虾池两种蓝藻溶藻效果的研究. 广东海洋大学硕士学位论文, 2011.
- [20] 张冬慧. 一株太湖流域土著溶藻菌的分离鉴定、溶藻特性及溶藻机理研究. 北京交通大学硕士学位论文, 2019.
- [21] 马迪迪, 赵耕毛, 王长海. 2 株溶藻菌培养条件优化及溶藻特性研究. 烟台大学学报: 自然科学与工程版, 2015, 28(1): 24–29.
Ma DD, Zhao GM, Wang CH. Culture condition optimization and algicidal properties of two strains of algicidal bacteria. *Journal of Yantai University: Natural Science and Engineering Edition*, 2015, 28(1): 24–29. (in Chinese)
- [22] 周延, 关英红. 一株聚藻菌株的分离. 鉴定及除藻特性研究(英文). 黑龙江大学自然科学学报, 2014, 31(5): 657–665.
Zhou Y, Guan YH. Isolation, identification and algae-removing characteristics of an algae-coagulating bacterium. *Journal of Natural Science of Heilongjiang University*, 2014, 31(5): 657–665. (in Chinese)
- [23] 周庆, 陈杏娟, 许玫英. 微生物菌剂在难降解有机污染治理的研究进展. 微生物学通报, 2013, 40(4): 669–676.
Zhou Q, Chen XJ, Xu MY. Recent research progress in microbial agents for treatment of refractory organic contaminants. *Microbiology China*, 2013, 40(4): 669–676. (in Chinese)
- [24] 唐伟, 张远, 王书平, 丁森, 钱昶. 微生物菌剂在水体修复中的应用进展. 环境工程技术学报, 2019, 9(2): 151–158.
Tang W, Zhang Y, Wang SP, Ding S, Qian C. Application progress of microbial agents in water remediation. *Journal of Environmental Engineering Technology*, 2019, 9(2): 151–158. (in Chinese)
- [25] Xu WJ, Xu Y, Huang XS, Hu XJ, Xu YN, Su HC, Li ZJ, Yang K, Wen GL, Cao YC. Addition of algicidal bacterium CZBC1 and molasses to inhibit cyanobacteria and improve microbial communities, water quality and shrimp performance in culture systems. *Aquaculture*, 2019, 502: 303–311.
- [26] 丁英庆, 付煜鑫, 徐波, 薛树平, 张炯, 刘萍. 高效溶藻菌对富营养化水体的治理效果. 湖北农业科学, 2016, 55(20): 5214–5217.
Ding YQ, Fu YX, Xu B, Xue SP, Zhang J, Liu P. Control effect of efficient algicidal bacteria strain on eutrophic water bodies. *Hubei Agricultural Sciences*, 2016, 55(20): 5214–5217. (in Chinese)
- [27] 王琼, 瞿建宏, 张睿月, 吴伟. 侧孢芽孢杆菌的抑藻效应及对养殖水体中蓝藻水华的生态防控. 生物灾害科学, 2013, 36(1): 61–65.
Wang Q, Qu JH, Zhang QY, Wu W. The algal inhibiting effect of *Brevibacillus laterosporus* and its ecological prevention and control for algae blooms in aquaculture water. *Biological Disaster Science*, 2013, 36(1): 61–65. (in Chinese)
- [28] 樊乾龙. 溶解铜绿微囊藻的细菌筛选及溶藻效果的研究. 北京林业大学硕士学位论文, 2016.
- [29] 曹煜成, 李卓佳, 文国樑, 胡晓娟, 徐煜, 徐创文. 一种溶解养殖池塘颤藻的蜡芽孢杆菌制剂的工业化液体—固体复合: CN105087426A[P]. 2015-11-25.
- [30] 王善龙. 溶藻细菌 CZBC1 调控虾池有害蓝藻优势度优化微藻群落的研究. 大连海洋大学硕士学位论文, 2015.
- [31] 石新国, 陈剑锋, 谢友坪, 刘乐冕, 郑向南, 马瑞娟. 一株具有溶藻能力的假交替单胞菌及其对米氏凯伦藻赤潮的应用: CN110241049B[P]. 2020-11-24.
- [32] 张恒峰. 固定化溶藻细菌对铜绿微囊藻抑制效能的研究. 北京林业大学硕士学位论文, 2018.
- [33] Pal M, Pal S, Qureshi A, Sangolkar L. Perspective of cyanobacterial harmful algal bloom (HAB) mitigation: *Microcystis* toxin degradation by bacterial consortia. *Indian Journal of Experimental Biology*, 2018, 56(7):

- 511–518.
- [34] Kim BH, Sang M, Hwang SJ, Han MS. *In situ* bacterial mitigation of the toxic cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*: implications for biological bloom control. *Limnology and Oceanography: Methods*, 2008, 6(10): 513–522.
- [35] Kang YH, Jung SW, Joo JH, Han MS. Use of immobilized algicidal bacteria to control natural freshwater diatom blooms. *Hydrobiologia*, 2012, 683(1): 151–162.
- [36] 罗玉双, 王素钦, 杨品红, 石彭灵, 罗丛强, 廖威, 朱晓漫, 刘虹. 一株广谱溶藻放线菌 LW9、分离方法及应用. CN111575219A[P]. 2020-08-25.
- [37] 龚良玉, 李雁宾, 王修林, 梁生康, 祝陈坚, 韩秀荣. 生物表面活性剂对东海原甲藻生长的影响. *中国环境科学*, 2004, 24(6): 692–696.
- Gong LY, Li YB, Wang XL, Liang SK, Zhu CJ, Han XR. The influence of biosurfactant on the growth of *Prorocentrum donghaiense*. *China Environmental Science*, 2004, 24(6): 692–696. (in Chinese)
- [38] 杨虹, 李正华, 柳向龙, 潘建良, 谭晶. 一株溶藻希瓦氏菌及其在控制蓝藻水华中的应用: CN103509744B[P]. 2015-07-15.
- [39] 兰国谦, 刘建秋. 城市内河流藻类控制的研究. *中国环保产业*, 2015(12): 43–45, 48.
- Lan GQ, Liu JQ. Study on alga control in inner rivers of cities. *China Environmental Protection Industry*, 2015(12): 43–45, 48. (in Chinese)
- [40] 李玮, 刘磊, 姜晓冰, 傅丽君, 郑天凌. 杀藻细菌色素 Deinoxanthin 的理化性质及其制剂研发. *环境科学学报*, 2016, 36(10): 3658–3664.
- Li Y, Liu L, Jiang XB, Fu LJ, Zheng TL. The physico-chemical properties of the algicidal pigment deinoxanthin and the development of algicidal agent. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2016, 36(10): 3658–3664. (in Chinese)
- [41] 杨虹, 郭星亮. 一株溶藻金黄杆菌及其在蓝藻水华控制中的应用: CN104046581B[P]. 2016-10-19.
- [42] 杨虹, 郭星亮. 一株溶藻气单胞菌及其在控制蓝藻水华中的应用: CN105950500A[P]. 2016-09-21.
- [43] 于光, 李云晖, 姚琛, 尹立红, 李新松, 浦跃朴. 聚己内酯纳米纤维膜固定化溶藻菌对藻类和藻毒素的生物降解作用. *东南大学学报: 自然科学版*, 2008, 38(3): 483–487.
- Yu G, Li YH, Yao C, Yin LH, Li XS, Pu YP. Biological degradation of algae and microcystins by algicidal bacteria immobilized on nanofiber membrane of polycaprolactone. *Journal of Southeast University: Natural Science Edition*, 2008, 38(3): 483–487. (in Chinese)
- [44] Nakamura N, Nakano K, Sugiura N, Matsumura M. A novel control process of cyanobacterial bloom using cyanobacteriolytic bacteria immobilized in floating biodegradable plastic carriers. *Environmental Technology*, 2003, 24(12): 1569–1576.
- [45] Su JF, Liang DH, Huang TL, Wei L, Ma M, Lu JS. Enhancement of simultaneous algicidal and denitrification of immobilized *Acinetobacter* sp. J25 with magnetic Fe₃O₄ nanoparticles. *Environmental Science and Pollution Research International*, 2017, 24(21): 17853–17860.
- [46] 苏俊峰, 杨树, 黄廷林, 白一涵, 张豪. 用于景观水体的同步溶藻反硝化生物浮床原位修复方法: CN107572658A[P]. 2018-01-12.
- [47] 孙朋飞. 溶藻菌与絮凝技术处理铜绿微囊藻的研究. 浙江大学博士学位论文, 2016.
- [48] Kang YH, Kim BR, Choi HJ, Seo JG, Kim BH, Han MS. Enhancement of algicidal activity by immobilization of algicidal bacteria antagonistic to *Stephanodiscus hantzschii* (*Bacillariophyceae*). *Journal of Applied Microbiology*, 2007, 103(5): 1983–1994.
- [49] 石新国, 陈剑锋, 谢友坪, 刘乐冕, 郑向南, 马瑞娟. 一株具有溶藻能力的交替单胞菌及其对东海原甲藻的应用: CN109486733A[P]. 2019-03-19.
- [50] Wang YF, Coyne KJ. Immobilization of algicidal bacterium *Shewanella* sp. IRI-160 and its application to control harmful dinoflagellates. *Harmful Algae*, 2020, 94: 101798.
- [51] 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. 深圳大学硕士学位论文, 2017.
- [52] 黎双飞, 王科举, 陈辉蓉, 杨雪薇, 徐芳芳, 胡章立, 吴圳添. 溶藻微生物微球及其制备方法和应用: CN110272889A[P]. 2019-09-24.
- [53] 甘南琴, 宋立荣, 陈莉婷. 具有溶藻活性的假单胞菌及其应用: CN111471609A[P]. 2020-07-31.
- [54] 张将. 应急性溶藻菌剂生产技术及其溶藻效应研究. 重庆大学硕士学位论文, 2011.
- [55] 孔赞, 朱亮, 戚皎琴, 俞言文, 徐向阳. 溶藻菌对受污染水源水除藻及脱氮特性研究. *生态环境学报*,

- 2012, 21(8): 1440–1446.
- Kong Y, Zhu L, Qi JQ, Yu YW, Xu XY. Characteristics of algae removal and nitrogen removal from micro-polluted source water by algae-lysing bacterium. *Ecology and Environmental Sciences*, 2012, 21(8): 1440–1446. (in Chinese)
- [56] 刘萍, 张吉强. 固定化溶藻菌除藻效果研究. *环境工程*, 2016, 34(12): 28–31.
- Liu P, Zhang JQ. Study on algae removal by immobilized algicidal bacteria. *Environmental Engineering*, 2016, 34(12): 28–31. (in Chinese)
- [57] 母锐敏, 樊正球, 王祥荣. 焦炭固定溶藻细菌 T5 的溶藻效果初探. *复旦学报: 自然科学版*, 2007, 46(3): 308–311, 317.
- Mu RM, Fan ZQ, Wang XR. Primary exploration on algicidal effect of algicidal bacteria T5 immobilized by coke. *Journal of Fudan University: Natural Science*, 2007, 46(3): 308–311, 317. (in Chinese)
- [58] 贺欣, 李明慧, 穆琳, 王晶晶, 韩子乾, 邵海波, 高姗姗, 张哲, 于雷. 复合微生物制剂及其在水华爆发水体处理中的应用: CN105002110B[P]. 2018-09-11.
- [59] 尹华, 周素. 一种利用微生物联合制剂同步溶藻/降解藻毒素的方法: CN105502688B[P]. 2018-06-22.
- [60] 张学振, 陈元元, 魏晋, 吴康. 一种溶藻生物制剂及应用: CN105309479B[P]. 2017-12-22.
- [61] 吕乐, 尹春华, 许倩倩, 闫海. 环境有效微生物菌剂治理蓝藻水华研究. *环境科学与技术*, 2010, 33(8): 1–5.
- Lv L, Yin CH, Xu QQ, Yan H. Cyanobacterial bloom control by environmental effective microorganisms. *Environmental Science & Technology*, 2010, 33(8): 1–5. (in Chinese)
- [62] 孙朋飞, 赵宇华, 王冠, 卢丽玲. 一种微生物复合除藻剂的制备方法: CN104140963A[P]. 2017-01-11.
- [63] 郑国臣, 张静波, 魏民, 李环, 魏利, 项丽君. 一种微污染源固定化生物菌剂的构建方法及其应用: CN104232546A[P]. 2017-05-03.
- [64] 王平, 吴晓芙, 李科林, 胡曰利. 应用有效微生物群(EM)处理富营养化源水试验研究. *环境科学研究*, 2004, 17(3): 39–43.
- Wang P, Wu XF, Li KL, Hu YL. Study of preliminary test with utilization of effective microorganisms (EM) in algae-type eutrophical water treatment. *Research of Environmental Sciences*, 2004, 17(3): 39–43. (in Chinese)
- [65] 陈建, 丛君, 陈高云, 杨淑珍, 闫海. 利用有效微生物菌群控制蓝藻水华研究. *环境工程学报*, 2010, 4(1): 101–104.
- Chen J, Cong J, Chen GY, Yang SZ, Yan H. Control of cyanobacterial bloom with effective microorganisms. *Chinese Journal of Environmental Engineering*, 2010, 4(1): 101–104. (in Chinese)
- [66] 廖春丽, 邹亚巍, 孙宁聪, 胡继勇, 单林娜. 不同溶藻菌对淡水藻的溶藻效果. *贵州农业科学*, 2014, 42(6): 193–195.
- Liao CL, Zou YW, Sun NC, Hu JY, Shan LN. Algae-lysing effect of different algicidal bacteria on limnetic algae. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2014, 42(6): 193–195. (in Chinese)
- [67] 胡欢. H1 菌降解铜绿微囊藻的特性及复合除藻菌剂的研究. 复旦大学硕士学位论文, 2010.
- [68] 周晓云, 黄瑞敏, 刘欣, 文淦斌. 生物制剂法治理藻类水华. *环境工程学报*, 2013, 7(4): 1425–1429.
- Zhou XY, Huang RM, Liu X, Wen GB. Control of algal bloom with immobilized biological catalyst. *Chinese Journal of Environmental Engineering*, 2013, 7(4): 1425–1429. (in Chinese)
- [69] 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. *深圳职业技术学院学报*, 2019, 18(1): 58–63.
- Wang Y, Wu F, Zhang Q. A method to control *S. trochoidea* by combining the modified clay and algicidal bacteria. *Journal of Shenzhen Polytechnic*, 2019, 18(1): 58–63. (in Chinese)
- [70] 朱杰, 周呈祥, 吴文坤. 芽孢杆菌属溶藻菌的固体发酵与应用: CN102839139A[P]. 2015-12-16.
- [71] He L, Lin ZY, Wang YM, He XJ, Zhou J, Guan MQ, Zhou J. Facilitating harmful algae removal in fresh water via joint effects of multi-species algicidal bacteria. *Journal of Hazardous Materials*, 2021, 403: 123662.
- [72] Ji RP, Lu XW, Li XN, Pu YP. Biological degradation of algae and microcystins by microbial enrichment on artificial media. *Ecological Engineering*, 2009, 35(11): 1584–1588.
- [73] 李云晖, 刘冉, 浦跃朴, 于光, 尹立红, 吕锡武. 组合介质中太湖土著溶藻菌的优势度分析. *环境与职业医学*, 2008, 25(3): 232–235.
- Li YH, Liu R, Pu YP, Yu G, Yin LH, Lv XW. Dominance analysis of algicidal bacteria in artificial

- medium from lake Taihu. *Journal of Environmental & Occupational Medicine*, 2008, 25(3): 232–235. (in Chinese)
- [74] Huang JM, Yang XN, Wu QH, Mai SZ, Chi HC. Application of independent immobilization in benzo[a]pyrene biodegradation by synthetic microbial consortium. *Environmental Science and Pollution Research International*, 2019, 26(20): 21052–21058.
- [75] Chen FZ, Cui MC, Fu JM, Sheng GY, Sun GP, Xu MY. Biodegradation of quinoline by freely suspended and immobilized cells of *Comamonas* sp. strain Q10. *The Journal of General and Applied Microbiology*, 2003, 49(2): 123–128.
- [76] 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. *地球科学进展*, 2013, 28(2): 243–252.
Li D, Li Y, Zheng TL. Advance in the research of marine algicidal functional bacteria and their algicidal mechanism. *Advances in Earth Science*, 2013, 28(2): 243–252. (in Chinese)
- [77] 栗畅, 许文涛, 丁桂香, 吴尚迪, 谢兴勇. 溶藻菌及 PAC 絮凝技术联合除藻研究. *广东化工*, 2018, 45(17): 19–20.
Li C, Xu WT, Ding GX, Wu SD, Xie XY. Treatment of *Microcystis aeruginosa* by algicidal bacteria and coagulation. *Guangdong Chemical Industry*, 2018, 45(17): 19–20. (in Chinese)
- [78] 郑天凌, 周月霞, 田蕴, 吕静琳, 周艳艳, 林婧, 张帮周, 苏建强, 杨小茹, 章军. 聚氨酯泡沫固定海洋杀藻菌 SP48 的方法: CN101988053A[P]. 2011-03-23.
- [79] Umetsu S, Kanda M, Imai I, Sakai R, Fujita MJ. Questiomycins, algicidal compounds produced by the marine bacterium *Alteromonas* sp. D and their production cue. *Molecules: Basel, Switzerland*, 2019, 24(24): 4522.

(本文责编 李磊)