

专论与综述



有害微藻抑藻细菌多样性及抑藻机制研究进展

郑宁宁 孙丽 丁宁 李晨 傅宝燕 王超 高配科* 王仁君*

曲阜师范大学生命科学学院 山东 曲阜 273165

摘要: 有害藻暴发能够破坏水生生态系统, 对水环境、人类健康及各国经济构成严重威胁。寻找能够有效防治有害藻华或赤潮的方法是现阶段水生生态保护与修复领域的重要研究内容之一。其中, 微生物因其分布广、种类多和易繁殖等特点, 在有害藻华或赤潮防治方面表现出巨大潜力, 正逐渐得到广泛关注。本文从抑藻细菌分布、物种多样性及抑藻机制(抑藻方式、细胞形态、光合作用和氧化损伤)等角度对当前有害微藻抑藻细菌研究进展进行梳理总结, 为微生物控藻提供理论参考。

关键词: 有害藻, 抑藻细菌, 物种多样性, 抑藻机制

Diversity of algicidal bacteria associated with harmful microalgae and the algicidal mechanisms

ZHENG Ning-Ning SUN Li DING Ning LI Chen FU Bao-Yan WANG Chao
GAO Pei-Ke* WANG Ren-Jun*

College of Life Sciences, Qufu Normal University, Qufu, Shandong 273165, China

Abstract: Harmful algal blooms (HABs) pose a serious threaten to water environment because of the released toxic substances and dramatic underwater light reduction. How to control HABs is attractive and has attracted worldwide attentions. Among them, microorganisms show great application potential in prevention and control of HABs because of the fast growth, easy propagation and rapid metabolism. Here, we summarized the distribution and diversity of isolated algicidal bacteria and the underlying algicidal mechanisms (algicidal mode, cell morphology, photosynthesis, and oxidative damage).

Keywords: Harmful microalgae, Algicidal bacteria, Species diversity, Algicidal mechanism

有害藻华(Harmful algal blooms, HABs)分为淡水水华和海洋赤潮, 是一种水生生态异常现象: 当含有大量营养物质的生活污水、工业废水和农业废水流入海洋或湖泊后, 在特定的环境条件下(如洋流、温度和海域的封闭程度等), 赤潮生物(浮游植

物、原生动物或细菌)、水华生物(蓝藻、绿藻或硅藻等)便会急剧繁殖形成藻华^[1]。我国 2 000 多年前就有关于藻华的记载, 在 4 000 余种微藻中, 能形成藻华的有 300 余种^[2], 其中, 血红哈卡藻(*Akashiwo sanguinea*)、中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)、赤

Foundation items: National Natural Science Foundation of China (31500414, 31200400); Natural Science Foundation of Shandong Province (ZR2017MC037)

*Corresponding authors: E-mail: GAO Pei-Ke: gpkyl-001@163.com; WANG Ren-Jun: wangrenjun2002@126.com

Received: 08-06-2018; Accepted: 07-09-2018; Published online: 15-09-2018

基金项目: 国家自然科学基金(31500414, 31200400); 山东省自然科学基金(ZR2017MC037)

*通信作者: E-mail: 高配科: gpkyl-001@163.com; 王仁君: wangrenjun2002@126.com

收稿日期: 2018-06-08; 接受日期: 2018-09-07; 网络首发日期: 2018-09-15

潮异弯藻(*Heterosigma akashiwo*)、亚历山大藻(*Alexandrium tamarense*)、米氏凯伦藻(*Karenia mikimotoi*)、球形棕囊藻(*Phaeocystis globosa*)、原甲藻(*Prorocentrum*)、铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)、水华鱼腥藻(*Anabaena flos-aquae*)等都是形成藻华的优势藻种。

当前,人类活动导致水体富营养化加剧,世界范围内 HABs 频繁发生,成为水生态领域的难题。1946 年,美国佛罗里达沿岸发生短小裸甲藻赤潮,大量的鱼虾蟹及海龟、牡蛎等被毒杀,海滩上死鱼长达 37 km^[3]; 1972 年,日本播磨湾一带发生霍氏眼藻赤潮,造成 1 400 万尾鱼死亡,损失达 71 亿日元^[4]。2017 年中国海洋灾害公报显示,我国海域有害赤潮发生的频次明显增加,仅 2017 年就发现赤潮 68 次,6 月福建省暴发链状裸甲藻赤潮最为严重,影响面积达 60 km²,多人因食用贝类产品导致中毒,在牡蛎、贻贝中均检测到麻痹性贝毒(Paralytic shellfish poisoning, PSP)。有毒藻类的存在对沿海地区养殖业、人类健康及海洋生态安全存在严重威胁。甲藻是典型有毒藻类,如亚历山大藻、链状裸甲藻能产生麻痹性贝毒(PSP); 原甲藻、鳍藻能产生腹泻性贝毒(Diarrhetic shellfish poisoning, DSP); 短凯伦藻产生神经性贝毒及毒性冈比甲藻产生西加鱼毒(Ciguatera fish poisoning, CFP)。水生生物食用后可能死亡或累积于体内,通过食物链不仅破坏水生生态系统的结构和功能,还可对人类造成不同程度的伤害甚至死亡^[5]。

海洋赤潮、淡水水华的防治刻不容缓,已成为当前研究的热点和前沿科学问题。寻找能够有效防治 HABs 的方法是现阶段水生生态保护与修复领域的重要研究内容。当前,物理方法和化学方法已被广泛用于藻华治理,具有良好的治理效果。然而,外来添加物质不可避免会造成二次环境问题,且对其他生物产生直接或间接副作用,如广泛使用的化学抑藻剂 CuSO₄ 不仅能加速藻毒素的释放,且高浓度的铜离子会造成水体重金属污染,导致浮游植物及水生动物的死亡^[6]; 物理方法中大量使用的粘

土悬浮于海水或沉积于海底,淤渣量过大对虾夷扇贝(*Patinopecten yessoensis*)的生长及存活率有一定的影响^[7]。现阶段,环境友好型藻华防治新技术日益受到人们的重视,如利用大型海藻或微生物与微藻间的相互作用来防治藻华。其中,微生物因其分布广、种类多、代谢繁殖快及环境友好等特点,在有害藻华防治方面表现出巨大潜力。

本文在总结当前研究基础上,从抑藻细菌分布、物种多样性和抑藻方式,抑藻菌作用下藻细胞形态、光合作用、氧化应激和细胞凋亡等角度对当前有害微藻微生物防治研究进展进行梳理总结,以期对藻华微生物防治技术研发提供参考。

1 抑藻细菌的分布

抑藻微生物广泛分布于地表水环境(海洋、湖泊、池塘、水库、沼泽等)和土壤环境中。尤其是在水华和赤潮暴发的环境中,抑藻微生物的生长和代谢通常变得非常活跃,它们通过分泌抑藻物质、竞争氮磷等营养物质或直接接触等方式对赤潮的生长产生抑制作用,在水华和赤潮自然消减过程中发挥着重要作用。

淡水中蓝藻、硅藻、绿藻等大量繁殖导致水华。目前淡水环境中的抑藻微生物主要分离自微藻生长或水华环境。Shilo 从水塘中筛选黏细菌(*Myxobacteria*)测试其对 10 种蓝藻的抑制效果,结果发现 8 种蓝藻被杀死^[8]; Daft 等从淡水中分离出 9 种黏细菌,可溶解鱼腥藻、束丝藻、微囊藻以及多种颤藻^[9]; Imamura 等从日本琵琶湖分离到一株鞘氨醇单胞菌(*Sphingomonas* sp.),该菌能分泌抑藻活性物质——五肽,对铜绿微囊藻有着较强的抑藻效能,但对小球藻无任何作用^[10]; Furusawa 等从日本鹿儿岛湾分离到 1 株腐螺旋菌(*Saprospira*),该细菌能捕获硅藻,使藻细胞聚集在一起,直接接触破坏藻细胞壁,侵入并溶解藻细胞^[11]。

海水中浮游微藻的大量繁殖可导致赤潮。目前海洋环境中的抑藻微生物主要分离自赤潮环境。Lee 等从日本阿里克海分离到一株假交替单胞菌

(*Pseudoalteromonas* sp.) A28, 结果表明, 菌株 A28 产生丝氨酸蛋白酶对骨条藻(*Skeletonema*)表现出抑藻活性^[12]; 韩光耀等从赤潮暴发海域分离到一株细菌 DH-e, 鉴定为盐单胞菌(*Halomona*), 其代谢产物加速东海原甲藻(*P. donghaiense*)叶绿素 a 的分解, 胞内总糖含量降低^[13]。

土壤由于具有丰富的碳源、氮源及矿物质元素, 孕育着大量的微生物, 其中不乏对有害藻华具有抑制作用微生物的存在。近期本课题组研究发现, 土壤环境中的部分微生物(黄杆菌、假交替单胞菌、玫瑰库克氏菌)进入海洋环境也能生存并发挥抑藻作用^[14]。轩换玲从重庆紫金土中分离到一株链霉菌(*Streptomyces*), 不仅能造成铜绿微囊藻(*M. aeruginosa*)黄化死亡, 还引起蓝藻(颤藻、席藻、水华鱼腥藻)藻丝断裂^[15]; 土壤细菌缺陷短波单胞菌 AA06 分泌类腐殖酸物质, 使藻细胞失活后聚集在一起, 破坏细胞膜, 进而逐渐溶解整个藻细胞^[16]; Lu 等从中国东海底泥沉积物中筛选到海旋菌(*Thalassospira*), 该菌株通过产生苯甲酸促进米氏凯伦藻(*K. mikimotoi*)细胞破裂和胞内内容物外泄^[17]。

极少抑藻细菌分离自藻细胞内部。Zheng 等从东海原甲藻(*Prorocentrum donghaiense*)藻细胞内分离到红杆菌(*Rhodobacteraceae*) PD-2, 该菌株能产生抑制寄主生长的活性物质, 且可以合成 N-酰基丝氨酸内酯信号^[18]。

2 抑藻细菌多样性

自 1925 年, Geitler 首次发现一种寄生在刚毛藻上的黏细菌具有溶藻作用^[19], 越来越多抑藻细菌被分离到。本文中整理到的抑藻细菌多达 42 种(表 1), 广泛分布于变形菌门(*Proteobacteria*)、拟杆菌门(*Bacteroidetes*)、放线菌门(*Actinomycetes*)、厚壁菌门(*Firmicutes*)以及栖热菌门(*Thermus*) (图 1)。

大多数抑藻菌隶属于变形菌门, 约占已报到抑藻菌总数的 65%。其中又以 γ -变形菌纲居多,

包括假单胞菌属(*Pseudomonas* sp.)、弧菌属(*Vibrio* sp.)等 17 种不同菌株; α -变形菌纲主要包括鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas* sp.)、红杆菌科(*Rhodobacteraceae*)等 8 种抑藻微生物; β -变形菌纲主要包含海旋菌(*Thalassospira*)、陶厄氏菌(*Thauera*) 2 种抑藻微生物。其中, 假单胞菌属(*Pseudomonas* sp.)、弧菌属(*Vibrio* sp.)、假交替单胞菌属(*Pseudoalteromonas* sp.)、盐单胞菌属(*Halomonas* sp.)、气单胞菌属(*Aeromonas* sp.)、不动杆菌属(*Acinetobacter* sp.)、沙雷氏菌属(*Serratia* sp.)、鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas* sp.)等菌株既分布于陆地环境, 又存在于水生环境中。

拟杆菌门分离到的抑藻微生物约占抑藻菌总数的 19%, 主要分布在拟杆菌纲、黄杆菌纲、鞘脂杆菌纲。这些微生物包括黄杆菌属(*Flavobacterium* sp.)、纤维菌属(*Cellulomonas*)、噬纤维菌属(*Cellulophaga* sp.)、苏特氏菌属(*Joostella* sp.)、海水菌属(*Aquimarina*)、金黄杆菌属(*Chryseobacterium* sp.)、栖海杆菌属(*Maribacter* sp.)及腐螺旋菌属(*Saprospira* sp.)。其中, 黄杆菌是常见抑藻菌, 该菌属既存在于海洋环境中, 又存在于土壤和淡水环境中, 能够间接抑制水华有害藻铜绿微囊藻(*M. aeruginosa*)的生长, 直接攻击赤潮有害藻海洋原甲藻(*Proccentrum marinum*)^[53]。

放线菌门分离到的抑藻微生物约占抑藻菌总数的 7%。链霉菌属(*Streptomyces* sp.)、微球菌属(*Micrococcus* sp.)及节杆菌属(*Arthrobacter* sp.)是该门中常见的抑藻菌株。其中, 链霉菌是放线菌门中最常见的抑藻菌, 该菌大多分离自土壤, 能够有效防控铜绿微囊藻(*M. aeruginosa*)造成的水华, 对赤潮有害藻类, 如赤潮异弯藻(*H. akashiwo*), 也发挥抑制作用^[54]。

厚壁菌门分离到的抑藻菌约占抑藻菌总数的 7%。目前该门已报道的抑藻菌株有芽孢杆菌(*Bacillus* sp.)、动性微球菌(*Planomicrobium* sp.)及微小杆菌(*Exiguobacterium* sp.)。其中, 芽孢杆菌具有极强生命力, 广泛存在于水、土壤、空气等环境

表 1 本文中整理到的抑藻菌进化信息、来源及抑藻机制

Table 1 The evolutionary information, source and algicidal mechanisms of the algicidal bacteria that were summarized in this paper					
门	纲	种属	来源	作用藻类	抑藻效果
Phylum	Class	Genus	Source	Killed algae	Algicidal effect
变形菌门	α -变形菌纲	苍白杆菌	土壤	铜绿微囊藻	不详
Proteobacteria	Alphaproteobacteria	<i>Ochrobactrum</i>	土壤	<i>Microcystis aeruginosa</i>	Unkown
		深海菌	海水	多环旋沟藻	72 h 抑藻率达 98.9%
		<i>Thalassobius</i>	Sea water	<i>Cochlodinium polykrikoides</i>	The algicidal rate reached 98.9% at 72 h
		海员菌	海水	多环旋沟藻	72 h 抑藻率达 90%以上
		<i>Nautella</i> sp.	Sea water	<i>Cochlodinium polykrikoides</i>	The algicidal rate reached over 90% at 72 h
		箭头菌	海水	多环旋沟藻	72 h 抑藻率达 80%以上
		<i>Sagittula</i>	Sea water	<i>Cochlodinium polykrikoides</i>	The algicidal rate reached over 80% at 72 h
		鞘氨醇单胞菌	淡水鱼虾池	微囊藻	7 d 后, 叶绿素 a 含量与对照相比下降 65%
		<i>Sphingomonas</i> sp.	Fresh water	<i>Microcystis</i>	After 7 d, the content of chlorophyll a decreased by 65% compared with the control group
					抑藻物质的最高抑藻率达 100%
Rhodobacteraceae	Rhodobacteraceae	洛克氏菌	海藻培养液	<i>Coolia Malaynesis</i>	The highest algicidal rate of algicidal substances reached 100%
		<i>Loktanella</i> sp.	Dioflagellate culture		达 100%
		红杆菌	东海原甲藻体内	东海原甲藻	不详
		<i>Rhodobacteraceae</i>	<i>Prorocentrum donghaiense</i>	<i>Prorocentrum donghaiense</i>	Unkown
Brevundimonas	Brevundimonas	短波单胞菌	不详	铜绿微囊藻; 针杆藻	该菌培养 36 h, 抑藻效果最高达 72.5%
			Unkown	<i>Microcystis aeruginosa</i> ; <i>Synedra</i>	The bacteria were cultured for 36 h, with the highest algicidal effect of 72.5%
		海旋菌	中国东海底泥沉积物	米氏凯伦藻	无菌滤液对微藻 96 h 的抑藻效果达 100%±4.5%
		<i>Thalassospira</i>	积物	<i>Karenia mikimotoi</i>	The algicidal rate of cell-free filtrates was reached 100%±4.5% at 96 h
β -变形菌纲	Betaproteobacteria				
					(待续)

(续表 1)						[24]
γ-变形菌纲 <i>Gammaproteobacteria</i>	陶厄氏菌 <i>Thauera</i>	水华爆发水域 The bloom erupts in water	铜绿微囊藻 <i>Microcystis aeruginosa</i>	以该菌为优势菌的微生物液, 抑藻效果达 90.7% 和 88.3% The microbiological solution with this bacterium as the dominant bacteria has algicidal effect up to 90.7% and 88.3%	造成微藻的大量死亡, 多种细菌组成细菌菌群产生抑藻物质 A large number of microalgae died, and a variety of bacteria formed bacterial flora to produce algicidal substances	
	假单胞菌 <i>Pseudomonas</i> sp.	武汉东湖岸边 土壤 Wuhan east lake shore soil	赤潮异弯藻 <i>Heterosigma akashiwo</i>	抑藻活性达 60% 以上 The algicidal rate reached over 60%	抑藻活性物质较稳定, 耐高温, 是能溶于乙酸乙酯的弱极性亲酯性物质 Algicidal substances is stable and high temperature resistant, and it is a weak polar esterase substance soluble in ethyl acetate	[25]
	希瓦氏菌 <i>Shewanella</i> sp.	黑海沉积物 Black sea sediment	微型原甲藻; 剧毒卡尔藻; 条纹环沟藻 <i>Prorocentrum minutum; Karlodinium veneficum; Gyrodinium instriatum</i>	不详 Unknown	抑藻物质使藻细胞周期阻滞, 导致藻细胞凋亡 Algicidal substances results in cell cycle arrest, causes apoptosis of algal cells	[26]
铜绿假单胞菌 <i>Pseudomonas aeruginosa</i>	铜绿假单胞菌 <i>Pseudomonas aeruginosa</i>	污泥沉积物 Sludge sediment	铜绿微囊藻 <i>Microcystis aeruginosa</i>	处理 7 d, 达到 83.84% 的杀菌效率 After 7 days of treatment, the algicidal rate reached 83.84%	该菌发酵液阻碍细胞内蛋白和碳水化合物合成, 并通过膜脂过氧化破坏细胞膜 The fermentation liquid of bacteria impeded the synthesis of intracellular protein and carbohydrate, and damaged the cell membrane through	[27]
		富营养化的底泥、水样	铜绿微囊藻	抑藻率最高达 83%	抑藻物质为蛋白质, 先破坏藻细胞的光合系统, 再破坏细胞结构, 使藻细胞溶解死亡	[28]
(待续)						(待续)

(续表 1)				
假交替单胞菌 <i>Pseudoalteromonas</i> sp.	Eutrophic sediment and water samples 大鹏湾 Dapeng Bay	<i>Microcystis aeruginosa</i> 红哈卡藻 <i>Akashiwo sanguinea</i>	The highest algicidal rate reached 83%	Algicidal substance was protein that first destroyed the photosynthetic system of algal cells and then destroyed the cell structure, causing algal cells to dissolve and die [29]
			抑藻率达 90%以上 The algicidal rate reached over 90%	细菌滤液和菌体均能抑制微藻生长
			抑藻率达 75% The algicidal rate reached 75%	Bacterial filtrate and bacteria can inhibit the growth of algae 该菌分泌的抑藻物质为假定肽, 分子质量为 1 266 [30]
交替单胞菌 <i>Alteromonas</i> sp.	海水 Seawater	骨条藻 <i>Skeletonema</i>	14 h 后抑藻率达 80% After 14 hours, the algicidal rate reached 80% 抑藻率达 80%以上 The algicidal rate is over 80%	This bacterium secreted the putative peptide with a molecular weight of 1 266 不详 Unknown [31]
			塔玛亚历山大藻 <i>Alexandrium tamarense</i> 东海原甲藻 <i>Prorocentrum donghaiense</i>	改菌加速藻细胞叶绿素 a 的降解, 破坏细胞膜的完整性 The bacteria accelerated the degradation of chlorophyll a in algal cells, and destroyed the integrity of the cell membrane 不详 [32]
			中肋骨条藻藻际环境 Algal environment of Skeletonema costatum 富营养化的曲江湖 Eutrophicated QuJiangHu	锥状斯氏藻; 条纹小环藻 <i>Scrippsiella trochoidea</i> ; <i>Cyclotella striata</i> 铜绿微囊藻 <i>Microcystis aeruginosa</i> 10% of the bacteria extracts can remove 100% nitrate and 87.86% chlorophyll a within 24 h 除 100%的硝酸盐和 87.86%的叶绿素 a 10% of the bacteria extracts can remove 100% nitrate and 87.86% chlorophyll a within 24 h [33]
海杆菌 <i>Marinobacter</i>	不动杆菌 <i>Acinetobacter</i> sp.			(待续)

寡养单胞菌 <i>Stenotrophomonas</i>	太湖 Lake Taihu	铜绿微囊藻 <i>Microcystis aeruginosa</i>	菌液抑藻率达 93.7% The algicidal rate of bacterial cultures reached 93.7%	分泌抑藻物质对苯二酚、六氢吡咯并[1,2-A]吡嗪-1,4-二酮抑制微藻生长 Secretion of algal substances such as Hydroquinone, Cyclo-(Gly-Pro) inhibits microalgae growth	(续表 1) [34]
莱茵海默氏菌 <i>Rheinheimera</i> sp.	水库 Reservoir	<i>Dolichospermum crassum</i>	能长袍藻细胞密度降低 1/10 The density of Robes algal decreased by a tenth	不详 Unknown	[35]
沙雷氏菌 <i>Serratia</i> sp.	污染的水中 Polluted water	亚历山大藻; 瓦氏鳃球藻; 多环旋沟藻 <i>Alexandrium tamarense</i> ; <i>Crocoglobulus vargas</i> ; <i>Cochlodinium polykrikoides</i>	抑藻率分别为 83.4%、92.1%、92.3% The algicidal rate was 83.4%, 92.1%, 92.3%, respectively	产生红色素抑制藻细胞生长 The bacteria produced a red pigment inhibits the growth of algal cells	[36]
海神单胞菌 <i>Neptunomonas</i> sp.	海水 Seawater	<i>Cochlodinium polykrikoides</i>	不详 Unknown	不详 Unknown	[37]
气单胞菌 <i>Aeromonas</i> sp.	不详 Unknown	铜绿微囊藻 <i>Microcystis aeruginosa</i>	抑藻率最高达 88.1% The highest algicidal rate reached 88.1%	释放胞外物质, 使藻细胞氧化系统受损 The release of extracellular material damaged the oxidation system of algal cells	[38]
荧光假单胞菌 <i>Pseudomonas fluorescens</i>	不详 Unknown	冠盘藻 <i>Stephanodiscus</i>	不详 Unknown	不详 Unknown	[39]
河氏菌 <i>Hahella</i> sp.	不详 Unknown	球形棕囊藻 <i>Phaeocystis globosa</i>	抑藻率达 90%以上 The algicidal rate reached over 90%	细菌分泌物造成藻细胞结构损伤, 受到氧化胁迫, 光合作用受阻 The secretion of bacteria caused structural damage to algal cells, which was subjected to oxidative stress and hindered photosynthesis	[40]

(待续)

拟杆菌门 <i>Bacteroidetes</i>	黄杆菌 <i>Flavobacterium</i> sp.	农田土壤 Farmland soil	铜绿微囊藻 <i>Microcystis aeruginosa</i>	溶藻效率的波动范围为62%–95% The fluctuation range of algicidal efficiency is 62%–95% 处于对数期时，溶藻能力最强 At the logarithmic stage, the ability to dissolve algae is the strongest	溶藻效率的波动范围为62%–95% The fluctuation range of algicidal efficiency is 62%–95% 处于对数期时，溶藻能力最强 At the logarithmic stage, the ability to dissolve algae is the strongest	尚待研究 Requires further study	(续表 1) [41]
	纤维菌 <i>Cellulomonas</i>	富营养化水体 Eutrophication water	铜绿微囊藻； 水华束丝藻； 栅裂藻 <i>Microcystis aeruginosa</i> ; <i>Aphanizomenon flosaquae</i> ; <i>Scenedesmeceae</i> 亚历山大藻 <i>Alexandrium tamarense</i>		直接接融溶藻，且分泌耐高温非蛋白质物质促进溶藻 Direct contact with lysozyme, and secretion of high temperature resistant non - protein substances promote lysozyme		
	苏特氏菌 <i>Joostella</i> sp.	赤潮爆发海域 Red tide area		抑藻率达80%以上 The algicidal rate reached over 80%	导致藻细胞抗氧化系统启动，与光合作有关的蛋白质含量下降 As a result, the antioxidant system of algal cells is activated, and the protein content related to photosynthesis is decreased		
	海水杆菌 <i>Aquimarina</i>	盐田 Saltpan	铜绿微囊藻 <i>Microcystis aeruginosa</i>	抑藻率达100% The algicidal rate reached 100%	直接攻击藻细胞，且分泌抑藻物质 It attacks algal cells directly and secretes algal substances		[44]
	金黄杆菌 <i>Chryseobacterium</i> sp.	巢湖 Lake Chaohu	铜绿微囊藻 <i>Microcystis aeruginosa</i>	抑藻率能达到95% The algicidal rate reach 95%	不详 Unknown		
	栖海杆菌 <i>Maribacter</i> sp.	海水 Seawater	骨条藻 <i>Skeletonema</i>	抑藻率在第10天达到90% The algicidal rate reached 100% on the 10th day	该菌分泌的抑藻物质为假定肽，分子质量为1 266 This bacterium secreted the putative peptide with a molecular weight of 1 266		
	腐螺旋菌 <i>Saprospira</i> sp.	鹿儿岛湾 Kagoshima Bay	硅藻 <i>Diatom</i>	不详 Unknown	破坏藻细胞壁，进入藻细胞，溶解藻细胞 Break down the wall of the algal cell, enter the algal cell, dissolve the algal cell		[11]
	噬纤维菌 <i>Cellulophaga</i>	海藻 Seaweed	米氏凯伦藻 <i>Karenia mikimotoi</i>	不详 Unknown	不详 Unknown		
							[46]
							(待续)

放线菌门 <i>Actinomycetes</i>	链霉菌 <i>Streptomyces</i>	重庆紫色土 Chongqing purple soil	铜绿微囊藻；水华鱼腥藻；颤藻； <i>Microcystis aeruginosa</i> ; <i>Anabaena flosaquae</i> ; <i>Oscillatoria</i> ; <i>Phormidium</i>	抑藻率达 60% 以上 The algicidal rate reached over 60%	通过释放某种活性物质来抑藻 To inhibit algae by releasing an active substance	(续表 1) [15]
	微球菌 <i>Micrococcus</i> sp.	海水 Seawater	多环旋沟藻 <i>Cochlodinium polykrikoides</i>	抑藻率达 83% 以上 The algicidal rate reached over 83%	通过释放某种活性物质来抑藻 To inhibit algae by releasing an active substance	[47]
	节杆菌 <i>Arthrobacter</i>	芦苇实验池 Reed laboratory	铜绿微囊藻 <i>Microcystis aeruginosa</i>	6 d 后抑藻率达到 80% 以上 After 6 d, the algicidal rate reached over 80%	入侵细胞，破坏细胞内部结构 It invaded the cell and destroyed its internal structure	[48]
	芽孢杆菌 <i>Bacillus</i> sp.	珠海 Zhuhai	球形棕囊藻 <i>Phaeocystis globosa</i>	不详 Unknown	造成藻细胞氧化应激死亡 Causes the algal cell oxidation stress death	[49]
	动性微球菌 <i>Planomicrobium</i> sp.	河口 Estuary	链状裸甲藻 <i>Gymnodinium catenatum</i>	不详 Unknown	上清液引起微藻裂解和死亡 Supernatant causes microalgae cracking and death	[50]
厚壁菌门 <i>Firmicutes</i>	微小杆菌 <i>Exiguobacterium</i> sp.	不详 Unknown	铜绿微囊藻 <i>Microcystis aeruginosa</i>	抑藻率达 70% 以上 The algicidal rate reached over 70%	抑藻物质作用后，细胞色素含量明显降低，海藻细胞结构和形态严重受损 After the action of algicidal substances, the content of cytochrome decreased significantly, and the structure and morphology of algal cells were seriously damaged	[51]
	奇异球菌 <i>Deinococcus</i> sp.	不详 Unknown	亚历山大藻 <i>Alexandrium tamarense</i>	抑藻率最高达 87% The highest algicidal rate reached 87%	藻细胞氧化水平、光合系统、细胞核等均受到破坏 The oxidation level of algal cells, photosynthetic system and nucleus were all damaged	[52]
	栖热菌门 <i>Thermus</i>					

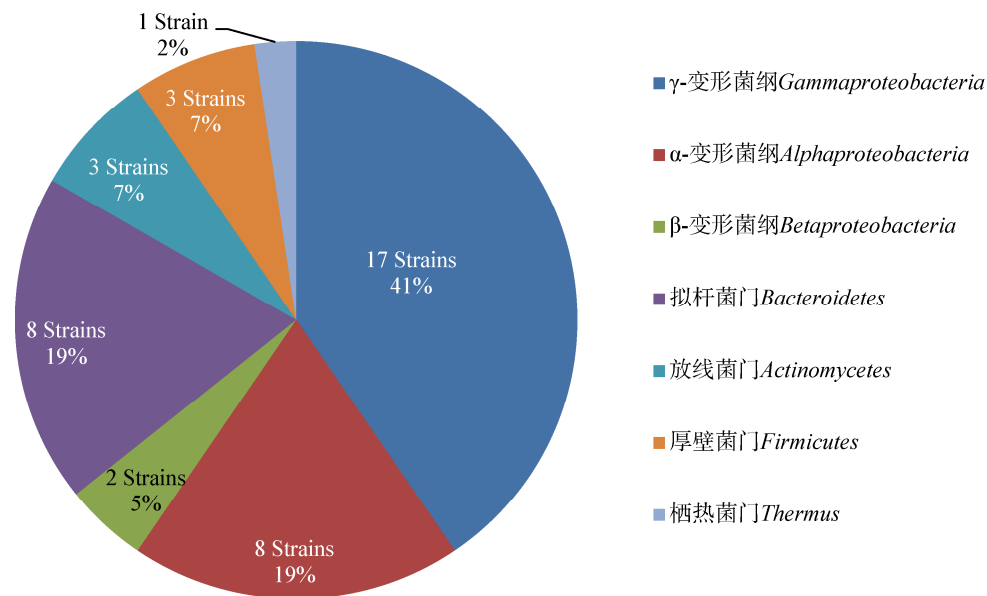


图1 本文中整理到的抑藻细菌分布

Figure 1 The distribution of the algicidal bacteria that were found in this paper

中。有些芽孢杆菌可以直接进入藻细胞或者遮挡光源来抑制藻细胞的生长,但大多数芽孢杆菌是通过释放抑藻物质来间接抑藻,如,许波研究发现解淀粉芽孢杆菌 T1 代谢产物中赖氨酸和苯丙氨酸协同作用抑制水华微藻^[55]。

目前,栖热菌门只报道了一株抑藻菌奇异球菌 (*Deinococcus* sp.), 该菌对赤潮藻亚历山大藻 (*A. tamarense*) 具有显著抑制作用^[52]。

3 抑藻细菌抑藻方式

3.1 直接抑藻

直接抑藻是以藻菌直接接触的形式抑制有害藻类。有些细菌直接与藻细胞接触,释放破坏藻细胞壁的酶类物质消化细胞壁,进而逐渐溶解藻细胞,如 Li 等研究发现几丁酶产生菌 LY03 对微藻表现出了趋化性,依靠鞭毛作用靠近藻细胞,分泌几丁质酶溶解藻细胞壁,最后导致藻细胞溶解并死亡^[56];腐螺旋菌 (*Saprospira*) 也是直接破坏硅藻细胞壁,使其溶解死亡^[11]; Caiola 等从铜绿微囊藻细胞中得到一株类似蛭弧菌的细菌,该菌侵入藻细胞并停留在细胞壁和细胞质膜之间,通过分解藻细胞结构来溶解细胞^[57]。有些细菌既可以直接接触抑

藻,又可以分泌抑藻物质间接抑藻, Sun 等报道了假交替单胞菌的滤液和菌体对红哈卡藻均具有抑制效果^[29]。

3.2 间接抑藻

多数抑藻菌通过与微藻竞争营养或者向环境中释放抑藻活性物质以藻菌非接触的形式间接抑制或杀死微藻,这些抑藻活性物质包括酶、蛋白质、多肽、氨基酸、抗生素、色素、吡啶酮、脂类等^[58-59]。细菌生长代谢可迅速消耗大量氮源从而降低环境中可供微藻生长的氮源。Jansson 研究发现细菌对磷酸盐的利用效率远远高于藻类^[60]。瞿建宏等研究发现氮磷比值能调节藻菌的生长动态,当氮磷比值升高时,抑藻菌能够竞争更多的营养物质,进而导致微藻生长受到抑制或死亡^[61]。王以斌等从黄杆菌发酵液中提取到抑藻物质灵菌红素,促使亚历山大藻丙二醛含量增加,巯基含量降低,细胞膜结构受损进而抑制微藻生长^[62]。弧菌 BS02 分泌的棕榈油酸 ($C_{16}H_{30}O_2$) 能够高效地杀灭塔玛亚历山大藻^[63]。芽孢杆菌 Y4 分泌六氢吡咯并[1,2-a]吡嗪-1,4-二酮和酰胺类物质,能够显著抑制球形棕囊藻的生长^[64]。在微藻共栖菌中,变形菌门中的

红杆菌、亚硫酸杆菌、海杆菌、寡养单胞菌能够向环境中释放含有苯环的物质,该物质可以不同程度的抑制东海原甲藻、棕囊藻、海链藻和赤潮异湾藻的生长^[65]。

4 抑藻菌对藻细胞结构和功能的影响

抑藻细菌对微藻细胞结构的影响,主要体现在细胞膜的完整性,细胞核的形态、位置和完整性,叶绿体的形态和完整性,以及染色体DNA的变化。细胞膜损伤是抑藻细菌杀死藻细胞的重要途径。细胞膜的完整性是藻细胞正常生存的基础,其能够吸收营养物质,排出代谢废物,同时具有识别、免疫的功能。有报道表明芽孢杆菌无菌滤液能在短时间内破坏球形棕囊藻细胞膜的完整性,导致细胞内容物溢出,进而溶解整个藻细胞^[66]。Pokrzywinski等报道了抑藻活性物质IRI-160AA对微型原甲藻、剧毒卡尔藻、条纹环沟藻显微结构和亚显微结构的影响:药物作用下,微型原甲藻细胞膜完整无损,叶绿体呈现颗粒状且增大,细胞核破裂,染色体溶解,DNA释放在细胞的边缘部分;剧毒卡尔藻叶绿体数目增多,细胞核完整,但叶绿体和细胞核被转移到细胞边缘,成为一个凸起;条纹环沟藻由于细胞核扩张导致细胞体积增大,细胞膜完整,叶绿体出现颗粒状且皱缩,染色体松散变形,DNA释放^[67]。这些现象又表明抑藻细菌对不同微藻细胞结构的影响存在多样性。

叶绿体是微藻进行光合作用的基础,叶绿体受到损伤将直接导致藻细胞光合系统受到抑制,进而影响藻类的正常生长。目前对抑藻过程中微藻光合系统响应的研究主要集中在叶绿素a含量、类胡萝卜素含量、最大光量子产量、光合基因 $psbA$ 、 $psbD$ 和 $rbcL$ 转录量的变化^[64]。叶绿素a在藻类光合作用中起着吸收传递光能的作用,河氏菌属KA22抑藻物质作用下,球形棕囊藻藻细胞叶绿素a含量降低,光能传递受阻^[40];胡萝卜素是光合作用的辅助色素,防止光敏化伤害造成的氧化损伤,类胡萝卜素含量降低,藻细胞对氧化损伤的抵御能力变

弱^[64];最大光量子产量是指PS II反应中心最大的光能转换效率,海洋抑藻弧菌DHQ25作用下,亚历山大藻细胞 F_v/F_m 值下降,说明PS II的光合能量传递受阻,藻细胞无法进行正常的光合作用;且在PS II的电子传递链中,可能会产生过多是活性氧(Reactive oxygen species, ROS),破坏藻细胞膜系统和色素的合成^[68]; $psbA$ 和 $psbD$ 分别是藻细胞光合系统II光合反应中心蛋白D1和D2的编码基因,芽孢杆菌LP-10作用下,球形棕囊藻细胞 $psbA$ 和 $psbD$ 的转录量降低,说明D1和D2蛋白的合成受阻^[69]; $rbcL$ 是与二氧化碳的固定有关的基因,芽孢杆菌抑藻物质-二酮哌嗪作用下,球形棕囊藻 $rbcL$ 基因的相对转录量降低^[70]。

5 抑藻菌作用下藻细胞氧化应激

藻类氧化应激是指当藻细胞受到外界或自身代谢产生的各种有害刺激时,胞内活性氧自由基(Reactive oxygen species, ROS)或活性氮自由基(Reactive nitrogen species, RNS)含量增多,导致氧化与非氧化失衡,从而造成藻细胞受到损伤。藻类本身具有一套完整的抗氧化系统,包括酶抗氧化系统[超氧化物歧化酶(Superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶(Catalase, CAT)、谷胱甘肽过氧化物酶(Glutathione peroxidase, GSH-Px)]和非酶抗氧化系统(维生素E、维生素C、抗坏血酸、还原性谷胱甘肽、类胡萝卜素等)。吴培枫等研究发现随着溶藻菌DH-Ed的无菌滤液体积比的增加,东海原甲藻ROS含量会随之增高,且藻细胞内SOD和CAT活性增强,说明藻细胞启动了抗氧化防御系统来消除过量的氧自由基^[71]。但是,越来越多的研究表明,抑藻物质达到一定浓度,藻细胞内ROS过度积累,进而导致藻细胞抗氧化防御系统崩溃,膜脂过氧化程度加剧^[70]。目前,关于抑藻细菌胁迫下微藻非酶抗氧化系统的报道相对较少,但是氧化应激启动后,细胞酶类和非酶类抗氧化剂通常同时启动,以避免机体受到氧化损伤^[64]。

已有研究表明,在营养盐限制、高盐、黑暗、

辐射、化学试剂等胁迫下,微藻可能发生细胞的程序性死亡,如假微型海链藻(*Thalassiosira pseudonana*)在铁限制条件下,细胞内 ROS 活性增加,细胞表现出凋亡现象^[72]。近期研究表明 ROS 可能是导致藻胞凋亡的关键因素之一,藻细胞受到不利因素胁迫时,胞内 ROS 过量累积,导致线粒体膜电位降低,细胞色素 c 释放,致使线粒体功能紊乱,进而引发类似 Caspase 蛋白酶活性升高,藻细胞发生凋亡。张立阳报道了在抑藻物质不饱和脂肪酸作用下,米氏凯伦藻和东海原甲藻 ROS 含量增多,线粒体膜电位降低,细胞色素 c 释放,类似 Caspase-3,9 蛋白酶含量升高,流式细胞术检测藻细胞发生凋亡^[73];希瓦氏菌 TS-6 溶藻活性物质作用于球形棕囊藻后,ROS 含量增加,且磷脂酰丝氨酸外翻,类似 Caspase-3 活性增强,DNA 出现片段化,表明有细胞凋亡现象发生^[74];产微球茎菌属 BS03 (*Microbulbifer* sp.)胁迫下,塔玛亚历山大藻细胞内 ROS 含量增加,类似 Caspase-3 活性显著高于对照组,也呈现出细胞凋亡现象^[75]。

6 抑藻菌对藻细胞周期的影响

藻细胞通过细胞分裂不断进行着生命的传递,不同的外界胁迫会伴随着细胞周期的变化。研究表明许多非生物和生物的胁迫因素都阻滞了藻类细胞周期的正常循环,例如磷酸二氢酶抑制剂——IBMX 可以将鞭毛藻细胞周期在 G1/S 和 G2/M 期被阻滞^[76];纤维素酶抑制剂将鞭毛藻细胞周期阻滞在 G1 和 G2/M 期^[77]。抑藻菌胁迫下,对藻细胞周期也会产生影响,Pokrzywinski 等研究了抑藻细菌希瓦氏菌(*Shewanella* sp.)活性物质 IRI-160AA 对 3 种有害鞭毛藻微型原甲藻、剧毒卡尔藻、条纹环沟藻细胞周期的影响,结果表明抑藻物质可以抑制 3 种微藻 S 期到 G2/M 期的进展^[26];因此,不同胁迫因子作用于不同细胞,会对细胞周期产生不同差异。目前关于抑藻细菌对细胞周期调控的研究鲜有报道,深入探究抑藻细菌对藻细胞周

期的阻滞效应,为更好地探索抑藻菌抑藻机制提供新的靶点。

7 结论与展望

抑藻细菌广泛分布于地表水和土壤环境中,具有较高物种多样性,这些抑藻菌主要分布于变形菌门(α -变形菌纲、 β -变形菌纲和 γ -变形菌纲)、拟杆菌门、放线菌门和厚壁菌门。尽管抑藻细菌广泛分布于自然环境中,然而,现阶段抑藻菌在抑藻方面的应用仍停留在室内模拟阶段,尚未被有效应用于有害藻暴发水域。尽管水生生态系统中富含大量营养物质,能够满足细菌生长繁殖,但与实验室提供的营养条件下相比,其在自然环境中生长要缓慢许多,且不足以产生足够的抑藻物质。基于微生物的环境修复技术主要分为原位营养刺激和外源优势微生物强化两种类型。原位营养刺激通过向目标区域投加特定的营养物质选择性促进目标微生物的快速生长代谢,从而实现环境修复目的。外源微生物强化通过向目标区域投加性能良好的功能微生物及营养物质或其代谢产物实现环境修复目的。这两种方法都需要向环境中投加额外的营养物质以便促进目标微生物快速生长,大量合成用于环境修复的代谢产物。因此,营养物质的引入势必会对环境造成二次污染压力。外源菌引入后与目标区域生态系统的配伍性也是制约抑藻微生物应用的重要因素,如抑藻菌抑制有害赤潮藻的同时,对其他微型浮游生物和鱼虾等产生生态毒理效应^[78]。此外,环境的复杂性,如海洋环境下洋流、温度、阳光和其他微型生物的捕食和降解作用,也会影响抑藻微生物防治有害藻华的效果^[79]。

抑藻菌主要通过分泌抑藻物质间接抑藻。抑藻细菌种类繁多,注定抑藻物质极具多样性,如何快速高效分离抑藻物质及抑藻物质的结构解析仍是当下研究亟待解决的关键科学问题。抑藻菌抑藻过程中,藻细胞会产生不同程度的氧化应激,当胞内产生的过量活性氧自由基得不到及时清理时,活性氧自由基就会引发含有膜结构的细胞器发生脂质

过氧化,并通过引发一定的级联反应促使藻细胞发生凋亡。现阶段,对抑藻作用下藻细胞氧化应激和藻细胞结构和功能方面的研究已经相对比较深入。但是,目前大部分微藻基因组信息缺乏或处于不公开以及缺少成熟高效的基因编辑技术,抑藻机理的研究仍十分浅显,如在抑藻物质作用下,可以通过流式细胞术获知藻细胞周期被阻滞在某个周期,但是由于缺乏足够的基因组信息,深层的分子机制(如关键基因的鉴定、转录和表达)研究十分困难。因此,有害藻遗传信息的解析以及抑藻物质作用下关键功能基因的响应应该成为接下来的重要研究课题。

REFERENCES

- [1] Zheng TL, Su JQ. The role of marine microorganisms in the occurrence and declination of red-tide[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2003, 27(3): 291-295 (in Chinese)
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
- [2] Peng XC, Yang WD, Liu JS. Allelopathic effects in algal blooms[J]. *Marine Sciences*, 2007, 31(2): 84-88 (in Chinese)
彭喜春, 杨维东, 刘洁生. 赤潮期间藻类的化感效应[J]. *海洋科学*, 2007, 31(2): 84-88
- [3] Yun L. Red tide: a worldwide nuisance[J]. *Environment*, 1998(6): 7 (in Chinese)
运兰. 赤潮: 世界性公害[J]. *环境*, 1998(6): 7
- [4] Lin QF. Survey and research on red tide abroad[J]. *Marine Environmental Science*, 1988, 7(1): 28-35 (in Chinese)
林琼芳. 国外赤潮调查研究概况[J]. *海洋环境科学*, 1988, 7(1): 28-35
- [5] Du W, Lu DD. Harmful effects and detection of toxic algae and their algal toxins[J]. *Journal of Marine Sciences*, 2008, 26(2): 89-97 (in Chinese)
杜伟, 陆斗定. 有毒赤潮藻及其毒素的危害与检测[J]. *海洋学研究*, 2008, 26(2): 89-97
- [6] Sun X. Production and release of microcystin-LR in chemical treatment of *Microcystis aeruginosa*[D]. Tianjin: Master's Thesis of Tianjin University, 2016 (in Chinese)
孙霄. 化学除藻过程中微囊藻毒素(MC-LR)的产生与去除特性研究[D]. 天津: 天津大学硕士学位论文, 2016
- [7] Wang ZF, Yu ZM, Song XX, et al. Effects of modified clay on the infant of *Patinopecten yessoensis* for HABs control[J]. *Marine Environmental Science*, 2014, 33(6): 817-821,836 (in Chinese)
王志富, 俞志明, 宋秀贤, 等. 改性粘土治理有害藻华方法对虾夷扇贝(*Patinopecten yessoensis*)稚贝的影响[J]. *海洋环境科学*, 2014, 33(6): 817-821,836
- [8] Shilo M. Lysis of blue-green algae by *Myxobacter*[J]. *Journal of Bacteriology*, 1970, 104(1): 453-461
- [9] Daft MJ, Mccord SB, Stewart WDP. Ecological studies on algal - lysing bacteria in fresh waters[J]. *Freshwater Biology*, 1975, 5(6): 577-596
- [10] Imamura N, Motoike I, Shimada N, et al. An efficient screening approach for anti-*Microcystis* compounds based on knowledge of aquatic microbial ecosystem[J]. *The Journal of Antibiotics*, 2001, 54(7): 582-587
- [11] 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): 92-100
- [12] Lee SO, Kato J, Takiguchi N, et al. Involvement of an extracellular protease in algicidal activity of the marine bacterium *Pseudoalteromonas* sp. strain A28[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, 66(10): 4334-4339
- [13] Han GY, Xie LL, Bi X, et al. Inhibitory effect of metabolites from algicidal bacterium DH-e on *Prorocentrum donghaiense*[J]. *Journal of Applied Oceanography*, 2017, 36(2): 151-157 (in Chinese)
韩光耀, 谢丽玲, 毕潇, 等. 溶藻细菌 DH-e 代谢产物对东海原甲藻的抑制作用[J]. *应用海洋学学报*, 2017, 36(2): 151-157
- [14] Zheng NN, Ding N, Gao PK, 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
- [15] Xuan HL. Studies on the algicidal characteristics and mechanisms of algicidal bacteria against *Microcystis aeruginosa*[D]. Chongqing: Master's Thesis of Southwest University, 2017 (in Chinese)
轩换玲. 铜绿微囊藻溶藻菌的分离鉴定、溶藻特性及溶藻机制研究[D]. 重庆: 西南大学硕士学位论文, 2017
- [16] Fan QL. Study on the isolation and lysing effects of algicidal bacteria to the *Microcystis aeruginosa*[D]. Beijing: Master's Thesis of Beijing Forestry University, 2016 (in Chinese)
樊乾龙. 溶解铜绿微囊藻的细菌筛选及溶藻效果的研究[D]. 北京: 北京林业大学硕士学位论文, 2016
- [17] Lu XH, Zhou B, Xu LL, et al. A marine algicidal *Thalassospira* and its active substance against the harmful algal bloom species *Karenia mikimotoi*[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2016, 100(11): 5131-5139
- [18] Zheng L, Cui ZS, Xu LY, et al. Draft genome sequence of *Rhodobacteraceae* strain PD-2, an algicidal bacterium with a quorum-sensing system, isolated from the marine microalga *Prorocentrum donghaiense*[J]. *Genome Announcements*, 2015, 3(1): e01549-14
- [19] Geitler L. Über *Polyangium parasiticum* n. sp., eine submerse, parasitische Myxobacteriacee[J]. *Arch Protistenk*, 1925, 50: 67-88
- [20] Oh JI, Kim MJ, Lee JY, et al. Isolation and characterization of algicidal bacteria from *Cochlodinium polykrikoides* culture[J]. *Biotechnology and Bioengineering*, 2011, 16(6): 1124-1133
- [21] Zheng XP, Xie J, Liu B, et al. Separation and lytic study of one

- algae-lysing bacteria[J]. Journal of Huaihai Institute of Technology (Natural Sciences Edition), 2005, 14(1): 69-71 (in Chinese)
- 郑小平, 谢骏, 刘波, 等. 一株溶藻细菌的分离鉴定及其溶藻效应初探[J]. 淮海工学院学报: 自然科学版, 2005, 14(1): 69-71
- [22] Bloh AH, Abdsharad A, Usup G, et al. Extraction and characterization of algicidal compounds from algicidal bacteria *Loktanella* sp. Gb03 and its activity against toxic dinoflagellate *Cooliamalayensis*[J]. Scientific Reviews & Chemical Communications, 2016, 6(4): 84-90
- [23] Ma H. Algicidal characteristics of *Brevundimonas* sp. and purification of the algicidal substances[D]. Ji'nan: Master's Thesis of Shandong University, 2017 (in Chinese)
- 马浩. 一株短波单胞菌的溶藻特性及溶藻物质的分离纯化[D]. 济南: 山东大学硕士学位论文, 2017
- [24] Xiong QS. Research of a group bacterial community that lyse *Microcystis aeruginosa*[D]. Chongqing: Master's Thesis of Chongqing Normal University, 2016 (in Chinese)
- 熊青山. 对铜绿微囊藻具有溶藻作用的一组细菌群落研究[D]. 重庆: 重庆师范大学硕士学位论文, 2016
- [25] Tian XF. Study on the basic physical and chemical properties of bacterial F5-2 lysozyme[J]. Industrial & Science Tribune, 2016, 15(11): 34-35 (in Chinese)
- 田小方. 细菌 F5-2 溶藻活性物质基本理化性质的研究[J]. 产业与科技论坛, 2016, 15(11): 34-35
- [26] Pokrzywinski KL, Tilney CL, Warner ME, 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(1): 45102
- [27] Zhou S, Yin H, Tang SY, et al. Physiological responses of *Microcystis aeruginosa* against the algicidal bacterium *Pseudomonas aeruginosa*[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2016, 127: 214-221
- [28] Qiao K. The research on the inhibiting effects of two algae-lysing bacteria on *Microcystis aeruginosa*[D]. Taiyuan: Master's Thesis of Shanxi University, 2016 (in Chinese)
- 乔凯. 两株溶藻菌对铜绿微囊藻溶藻效果的研究[D]. 太原: 山西大学硕士学位论文, 2016
- [29] Sun HY, Zhang Y, Chen HR, et al. Isolation and characterization of the marine algicidal bacterium *Pseudoalteromonas* S1 against the harmful alga *Akashiwo sanguinea*[J]. Marine Biology, 2016, 163(3): 66
- [30] Wang H, Butt L, Rooks P, et al. Characterisation of algicidal bacterial exometabolites against the lipid-accumulating diatom *Skeletonema* sp.[J]. Algal Research, 2016, 13: 1-6
- [31] Lv JL, Zheng W, Wang BX, et al. Optimization of high cell density medium compositions of marine algicidal bacteria *Vibrio* sp. DHQ25[J]. Journal of Xiamen University (Natural Science), 2011, 50(3): 617-623 (in Chinese)
- 吕静琳, 郑伟, 王宾香, 等. 海洋杀藻细菌 *Vibrio* sp. DHQ25 高密度生长的培养基优化[J]. 厦门大学学报: 自然科学版, 2011, 50(3): 617-623
- [32] Xi JY, Cao YC, Li ZJ, et al. Specificity of algicidal activity against four species of microalgae by algicidal bacterium A2[J]. Southern Aquatic Science, 2016, 12(5): 34-42 (in Chinese)
- 郝建云, 曹煜成, 李卓佳, 等. 溶藻菌 A2 对 4 种微藻的溶藻效果分析[J]. 南方水产科学, 2016, 12(5): 34-42
- [33] Su JF, Ma M, Wei L, et al. Algicidal and denitrification characterization of *Acinetobacter* sp. J25 against *Microcystis aeruginosa* and microbial community in eutrophic landscape water[J]. Marine Pollution Bulletin, 2016, 107(1): 233-239
- [34] Lin SQ, Geng MX, Liu XL, et al. On the control of *Microcystis aeruginosa* and *Synechococcus* species using an algicidal bacterium, *Stenotrophomonas* F6, and its algicidal compounds cyclo-(Gly-Pro) and hydroquinone[J]. Journal of Applied Phycology, 2016, 28(1): 345-355
- [35] Shimizu T, Oda T, Ito H, et al. Isolation and characterization of algicidal bacteria and its effect on a musty odor-producing cyanobacterium *Dolichospermum crassum* in a reservoir[J]. Water Science & Technology: Water Supply, 2016, 17(3): 792-798
- [36] Ji K, Kim YT. Algicidal effect of *Serratia* sp. PDGS120915 against harmful dinophyceae Algae[J]. Journal of Fisheries Sciences, 2016, 10(2): 89-95
- [37] Moon SB, Lee SS. *Neptunomonas* sp. 2R1., algicidal bacteria against *Cochlodinium polykrikoides* by sole control, was isolated from Tong-Yeong sea water in Korea[J]. International Meeting of the Microbiological Society of Korea, 2015, 4: 184
- [38] Zhang X, Song T, Ma H, et al. Physiological response of *Microcystis aeruginosa* to the extracellular substances from an *Aeromonas* sp.[J]. RSC Advances, 2017, 6(105): 103662-103667
- [39] Noh SY, Jung SW, Kim BH, et al. Algicidal activity of the bacterium, *Pseudomonas fluorescens* SK09, to mitigate *Stephanodiscus hantzschii* (Bacillariophyceae) blooms using field mesocosms[J]. Journal of Freshwater Ecology, 2017, 32(1): 477-488
- [40] Zhang HJ, Wang H, Zheng W, et al. Toxic effects of prodigiosin secreted by *Hahella* sp. KA22 on harmful alga *Phaeocystis globosa*[J]. Frontiers in Microbiology, 2017, 8: 999
- [41] Zhang DL, Zhao YJ, Wu G, et al. Isolation and identification of algae-lysing microbes from different resources and comparison of their algicidal efficiency[J]. Journal of Microbiology, 2017, 37(3): 100-104 (in Chinese)
- 章登岚, 赵以军, 吴刚, 等. 不同来源溶藻菌的分离、鉴定及溶藻效果比较[J]. 微生物学杂志, 2017, 37(3): 100-104
- [42] Jin L. Selection of efficient algicidal bacterium and mechanism research of lytic effect[D]. Wuhan: Master's Thesis of Wuhan University of Science and Technology, 2010 (in Chinese)
- 金黎. 高效溶藻菌的选育及其溶藻机理研究[D]. 武汉: 武汉科技大学硕士学位论文, 2010
- [43] Yang XR, Li XY, Zhou YY, et al. Novel insights into the algicidal bacterium DH77-1 killing the toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense*[J]. Science of the Total Environment, 2014, 482-483: 116-124
- [44] Chen WM, Sheu FS, Sheu SY. *Aquimarina salinaria* sp. nov., a

- novel algicidal bacterium isolated from a saltpan[J]. Archives of Microbiology, 2012, 194(2): 103-112
- [45] Hong GY, Wang J, Zhang J. Isolation and identification of an algicidal bacterium against *Microcystis aeruginosa*[J]. Chemical Engineering Transactions, 2016, 55: 139-144
- [46] Imai I, Fujimaru D, Nishigaki T, et al. Algicidal bacteria isolated from the surface of seaweeds from the coast of Osaka Bay in the Seto Inland Sea, Japan[J]. African Journal of Marine Science, 2006, 28(2): 319-323
- [47] Jeong SY, Park YT, Lee WJ. Isolation of marine bacteria killing red tide microalgae -III. Algicidal effects of marine bacterium, *Micrococcus* sp. LG-5 against the harmful dinoflagellate, *Cochlodinium polykrikoides*[J]. Korean Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2000, 33(4): 331-338
- [48] Zhu YF. Studies on the algicidal effects and mechanisms of two bacterias against *Microcystis aeruginosa*[D]. Nanjing: Master's Thesis of Nanjing University of Science and Technology, 2016 (in Chinese)
朱叶飞. 两株菌株对铜绿微囊藻的溶藻效应及其作用机理研究[D]. 南京: 南京理工大学硕士学位论文, 2016
- [49] Hu XL, Yin PH, Zhao L, et al. Characterization of cell viability in *Phaeocystis globosa* cultures exposed to marine algicidal bacteria[J]. Biotechnology and Bioengineering, 2015, 20(1): 58-66
- [50] Skerratt JH, Bowman JP, Hallegraeff G, et al. Algicidal bacteria associated with blooms of a toxic dinoflagellate in a temperate Australian estuary[J]. Marine Ecology Progress Series, 2002, 244: 1-15
- [51] Li Y, Liu L, Xu Y, et al. Stress of algicidal substances from a bacterium *Exiguobacterium* sp. h10 on *Microcystis aeruginosa*[J]. Letters in Applied Microbiology, 2017, 64(1): 57-65
- [52] Li Y, Zhu H, Lei XQ, et al. The death mechanism of the harmful algal bloom species *Alexandrium tamarense* induced by algicidal bacterium *Deinococcus* sp. Y35[J]. Frontiers in Microbiology, 2015, 6: 992
- [53] Shi RJ, Huang HH, Qi ZH, et al. Algicidal activity against *Prorocentrum micans* by a marine bacterium isolated from a HABs area, South China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(16): 4993-5001 (in Chinese)
史荣君, 黄洪辉, 齐占会, 等. 一株溶藻细菌对海洋原甲藻的溶藻效应[J]. 生态学报, 2012, 32(16): 4993-5001
- [54] Yu FJ. Characterization of two algicidal actinomycetes against *Heterosigma akashiwo* and preliminary study of their algae-lysing substances[D]. Wuhan: Master's Thesis of Central China Normal University, 2011 (in Chinese)
于凤娟. 两株高效溶赤潮异弯藻放线菌的分离、鉴定及溶藻活性物质的初步研究[D]. 武汉: 华中师范大学硕士学位论文, 2011
- [55] Xu B. The separation and structure analysis of algicidal active substances in a strain of *Bacillus*[D]. Wuhan: Master's Thesis of Wuhan Polytechnic University, 2012 (in Chinese)
许波. 一株芽孢杆菌溶藻活性物质的分离及其结构分析[D]. 武汉: 武汉工业学院硕士学位论文, 2012
- [56] Li Y, Lei XQ, Zhu H, et al. Chitinase producing bacteria with direct algicidal activity on marine diatoms[J]. Scientific Reports, 2016, 6(1): 21984
- [57] Caiola MG, Pellegrini S. Lysis of *Microcystis Aeruginosa* (KÜTZ.) by *Bdellovibrio*-like Bacteria[J]. Journal of Phycology, 1984, 20(4): 471-475
- [58] Zhou J, Chen GF, Zhu XS, et al. A review of the relationship between algae and bacteria in harmful algal blooms[J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(2): 269-281 (in Chinese)
周进, 陈国福, 朱小山, 等. 赤潮过程中“藻-菌”关系研究进展[J]. 生态学报, 2014, 34(2): 269-281
- [59] Zhang Y, Xi Y, Wu G. Advances on algicidal substances produced by algicidal bacteria[J]. Microbiology China, 2004, 31(1): 127-131 (in Chinese)
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
- [60] Jansson M. Phosphate uptake and utilization by bacteria and algae[J]. Hydrobiologia, 1988, 170(1): 177-189
- [61] Qu JH, Liu SB. The growth of *Bacillus* sp. and *Microcystis aeruginosa* and their competition for resources[J]. Journal of Zhanjiang Ocean University, 2002, 22(3): 13-18 (in Chinese)
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, 22(3): 13-18
- [62] Wang YB, He BJ, Zheng Z, et al. Preliminary study on identification of algicidal active substance from mangrove bacteria *Flavobacterium* sp. and its algicidal effect on red tide algae *Alexandrium tamarense*[J]. Chinese Journal of Marine Drugs, 2008, 27(6): 1-4 (in Chinese)
王以斌, 何碧娟, 郑洲, 等. 红树林细菌 *Flavobacterium* sp. 的抑藻活性物质鉴定及其对亚历山大藻抑制作用的初步研究[J]. 中国海洋药物杂志, 2008, 27(6): 1-4
- [63] Li D. Mechanism and algicidal substances of marine algicidal bacterium *Vibrio* sp. BS02[D]. Quanzhou: Master's Thesis of Huaqiao University, 2013 (in Chinese)
李东. 海洋溶藻弧菌 BS02 及其活性物质作用机理的研究[D]. 泉州: 华侨大学硕士学位论文, 2013
- [64] Hu XL. Photosynthetic inhibition and oxidative stress in the toxic *Phaeocystis globosa* induced by algicidal substance from *Bacillus* sp. strain Y4[D]. Guangzhou: Master's Thesis of Jinan University, 2015 (in Chinese)
胡晓丽. 菌株 Y4 胞外活性物质对球形棕囊藻的氧化损伤和光合抑制[D]. 广州: 暨南大学硕士学位论文, 2015
- [65] Xu LY. Preliminary study on algal inhibition activity and population induction related genes of marine microalgae symbiotic bacteria[D]. Qingdao: Master's Thesis of the First Institute of Oceanography, Soa, 2013 (in Chinese)
徐鲁燕. 海洋微藻共生细菌抑藻活性及群体感应相关基因的初步研究[D]. 青岛: 国家海洋局第一海洋研究所硕士学位论文, 2013

- [66] Li Q. Isolation and identification of algicidal bacteria and characteristics study of algicidal bacteria on *Phaeocystis Globosa*[D]. Guangzhou: Master's Thesis of Jinan University, 2012 (in Chinese)
李蔷. 溶藻细菌的分离鉴定及其胞外活性物质对球形棕囊藻的溶藻特性研究[D]. 广州: 暨南大学硕士学位论文, 2012
- [67] Pokrzywinski KL, Tilney CL, Modla S, et al. Effects of the bacterial algicide IRI-160AA on cellular morphology of harmful dinoflagellates[J]. Harmful Algae, 2017, 62: 127-135
- [68] Zhang HJ, Lv JL, Peng Y, et al. Cell death in a harmful algal bloom causing species *Alexandrium tamarense* upon an algicidal bacterium induction[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2014, 98(18): 7949-7958
- [69] Guan CW, Guo XY, Li Y, et al. Photoinhibition of *Phaeocystis globosa* resulting from oxidative stress induced by a marine algicidal bacterium *Bacillus* sp. LP-10[J]. Scientific Reports, 2015, 5(1): 17002
- [70] Tan S, Hu XL, Yin PH, et al. Photosynthetic inhibition and oxidative stress to the toxic *Phaeocystis globosa* caused by a diketopiperazine isolated from products of algicidal bacterium metabolism[J]. Journal of Microbiology, 2016, 54(5): 364-375
- [71] Wu PF, Han GY, Xie LL, et al. Effects of the *Halomona* sp. DH-e aseptic filtrate on the antioxidant enzyme system of *Prorocentrum donghaiense* and its acute toxicity[J]. Marine Environmental Science, 2018, 37(2): 228-232 (in Chinese)
吴培枫, 韩光耀, 谢丽玲, 等. 溶藻菌 *Halomona* sp. DH-e 无菌滤液对东海原甲藻抗氧化系统的影响及急性毒性检验[J]. 海洋环境科学, 2018, 37(2): 228-232
- [72] Luo CS. Cellular mechanism associated with oxidative stress and programmed cell death in the marine diatom *Thalassiosira pseudonana* response to short-term Fe limitation[D]. Xiamen: Master's Thesis of Xiamen University, 2014 (in Chinese)
罗春璿. 短期铁限制条件下假微型海链藻细胞氧化应激及程序性死亡机制研究[D]. 厦门: 厦门大学硕士学位论文, 2014
- [73] Zhang LY. Effects of unsaturated fatty acids on oxidative stress and apoptosis mechanism of red tide microalgae[D]. Qufu: Master's Thesis of Qufu Normal University, 2016 (in Chinese)
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: 曲阜师范大学硕士学位论文, 2016
- [74] Tan S. The study of *Phaeocystis globosa* cell programmed death induced by marine algicidal bacteria[D]. Guangzhou: Master's Thesis of Jinan University, 2016 (in Chinese)
谭烁. 海洋溶藻细菌诱导球形棕囊藻程序性死亡研究[D]. 广州: 暨南大学硕士学位论文, 2016
- [75] Fu LJ, Li D, Wu CJ, et al. Effects of algicidal bacterium BS03 (*Microbulbifer* sp.) on the growth and antioxidant systems of *Alexandrium tamarense*[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2012, 52(6): 784-790 (in Chinese)
傅丽君, 李东, 吴承集, 等. 溶藻细菌 BS03(*Microbulbifer* sp.) 对塔玛亚历山大藻生长及抗氧化系统的影响[J]. 微生物学报, 2012, 52(6): 784-790
- [76] Leighfield TA, van Dolah FM. Cell cycle regulation in a dinoflagellate, *Amphidinium operculatum*: identification of the diel entraining cue and a possible role for cyclic AMP[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2001, 262(2): 177-197
- [77] Kwok ACM, Wong JTY. The activity of a wall-bound cellulase is required for and is coupled to cell cycle progression in the dinoflagellate *Cryptocodinium cohnii*[J]. The Plant Cell, 2010, 22(4): 1281-1298
- [78] Zhang CM. Toxic effects of active metabolites of algicidal bacteria L7 on aquatic organisms[D]. Guangzhou: Master's Thesis of South China University of Technology, 2009 (in Chinese)
张纯敏. 溶藻细菌 L7 的溶藻活性代谢产物对水生生物的毒性效应[D]. 广州: 华南理工大学硕士学位论文, 2009
- [79] Chen BZ, Zhu MY, Wang ZL, et al. Adaptive and competitive strategies of red tide algae[J]. Marine Environmental Science, 2005, 24(1): 70-75 (in Chinese)
陈炳章, 朱明远, 王宗灵, 等. 赤潮藻类的适应与竞争策略[J]. 海洋环境科学, 2005, 24(1): 70-75