

doi: 10.12131/20190040

文章编号: 2095-0780-(2019)05-0126-07

• 综述 •

海洋溶藻菌的研究进展

黄洪辉¹, 韩贝贝^{1,2}, 张书飞¹, 吴风霞¹

(1. 中国水产科学研究院南海水产研究所, 广东省渔业生态环境重点实验室, 农业农村部南海渔业资源开发利用重点实验室, 广东广州 510300; 2. 上海海洋大学水产与生命学院, 上海 201306)

摘要: 有害藻华是公认的全球性海洋环境问题, 严重影响海洋生态系统、水产养殖业以及人类健康, 寻求一种有效的有害藻华治理方法一直是藻华研究领域的一个热点。近年来有研究发现, 某些海洋细菌可直接或间接抑制藻类生长, 甚至裂解藻细胞, 具有溶藻作用。利用溶藻菌治理有害藻华可保持水体环境生态平衡, 是一种较安全、高效的方法, 具有广阔的研究和应用前景, 已成为藻华研究领域的热点。根据现有报道, 文章主要概述了当前国内外有关溶藻菌种类、作用机理及应用方面的研究进展, 并分析探讨了海洋溶藻菌领域基础研究以及应用研究方面未来的发展方向。

关键词: 有害藻华; 溶藻菌; 溶藻机理

中图分类号: P 735

文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Advance in marine algicidal bacteria research

HUANG Honghui¹, HAN Beibei^{1,2}, ZHANG Shufei¹, WU Fengxia¹

(1. Guangdong Provincial Key Laboratory of Fishery Ecology and Environment, Key Laboratory of South China Sea Fishery Resources Exploitation & Utilization, Ministry of Agriculture and Rural Affairs; South China Sea Fisheries Research Institute, China Academy of Fishery Sciences, Guangzhou 510300, China; 2. College of Fisheries and Life, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

Abstract: As a notorious environmental issue, harmful algal blooms (HABs) severely threaten the marine ecosystem, aquaculture and human health around the world. Therefore, it has been a research hotspot to develop a more environment-friendly and effective agents to control the HABs. In recent years, a lot of marine bacteria have been found to inhibit algal growth or lyse the algae through direct or indirect attacking. Utilizing marine algicidal bacteria to control HABs can maintain balance of water ecosystem. The algicidal bacteria show broad application prospects in HABs control because of its secure and high efficiency. In this paper, the development of algicidal bacteria, algicidal mechanism and their applications are summarized, and the future prospects in theoretical research and application fields are discussed.

Key words: harmful algal blooms; algicidal bacteria; algicidal mechanism

有害藻华(harmful algal blooms, HABs)主要是由某些生物和环境产生危害的一种生态异常现象^[1]。藻华发生的浮游生物在一定环境条件下迅速增殖而引起水体变色并对原因非常复杂,是诸多生物因素及非生物因素共同作用的

收稿日期:2019-02-22; 修回日期:2019-02-22

资助项目:国家重点研发计划项目(2018YFC1407501);广东省自然科学基金项目(2017A030310608);中国水产科学研究院南海水产研究所中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金资助(2016TS33, 2017YB18)

作者简介:黄洪辉(1972—),男,博士,研究员,从事海洋生态环境保护研究。E-mail: huanghh@scsfri.ac.cn

结果^[2]。在海洋中, 形成有害藻华的生物可以通过多种方式, 如产生毒素、造成物理损伤、改变水体理化性质等危害海洋生物的生存, 从而给海洋生态系统、水产养殖以及人类健康等带来严重影响。近几十年来, 有害藻华在发生频率和规模上都有上升趋势, 其造成的环境影响和经济损失不容忽视。因此, 寻求一种有效的有害藻华治理方法显得尤为迫切。目前, 国内外主要通过传统的物理法和化学法对有害藻华进行治理^[3-5], 如使用粘土、凝聚剂和天然矿物等外来添加物。上述方法操作简单, 但容易造成环境的二次污染, 危害海洋生物生存, 而且大范围使用时成本较高^[6]。近年来, 随着对“藻-菌”关系研究的深入, 发现一些海洋细菌在有害藻华的消亡过程中发挥着重要作用^[7-9]。某些海洋细菌可直接或间接抑制藻类生长, 甚至裂解藻细胞, 具有溶藻作用^[10-12]。海洋细菌的这一特性为有害藻华的治理提供了一条新思路。目前, 国内外对溶藻菌开展了大量的研究, 为有害藻华的治理提供了重要的理论依据和实践指导。本文概述了海洋溶藻菌的种类、作用机

制以及应用等方面的研究进展, 提出了研究存在的问题, 展望了海洋溶藻菌领域今后的研究重点和方向。

1 溶藻菌的种类

细菌是海洋生态系统中生物种群的重要组成部分, 对平衡藻类种群动态具有重要的调节作用^[13]。迄今为止, 已有多个种属的海洋细菌被筛选并鉴定出具有溶藻作用, 它们可以通过直接或间接的方式破坏藻的细胞结构、影响细胞生理状态、抑制或促进相关基因或蛋白质的表达, 从而达到抑制藻类生长或杀死藻类的效果。近年来, 随着对藻华过程研究的深入, 越来越多的溶藻菌被分离和研究。研究者通常是从有害藻华爆发海域的水体中分离纯化出溶藻菌, 再通过形态观察、理化测定、分子鉴定等步骤对细菌进行鉴定^[14-16]。近年来, 所发现的大多数溶藻菌隶属于变形菌门, 包括: 弧菌属 (*Vibrio* sp.)、假交替单胞菌属 (*Pseudoalteromonas* sp.) 和交替单胞菌属 (*Alteromonas* sp.) 等, 拟杆菌门和厚壁菌门中也有少量溶藻菌种的报道 (表 1)。

表1 溶藻菌、溶藻物质以及溶藻作用方式的主要种类

Tab.1 Main algicidal bacteria, algicidal substance and algicidal mode

门 phylum	种属 genus	作用藻类 target algae	溶藻方式 algicidal mode	溶藻物质 algicidal substance	参考文献 Reference
变形菌门 Proteobacteria	假交替单胞菌属 <i>Pseudoalteromonas</i> sp.	红哈卡藻	直接和间接协同	-	[20]
	交替单胞菌属 <i>Alteromonas</i> sp.	东海原甲藻	间接方式	-	[21]
	交替单胞菌属 <i>Alteromonas</i> sp.	骨条藻	间接方式	假定肽	[12]
	弧菌属 <i>Vibrio</i> sp.	海洋卡盾藻	间接方式	-	[22]
	弧菌属 <i>Vibrio</i> sp.	塔玛亚历山大藻	间接方式	胞外蛋白质	[23]
	弧菌属 <i>Vibrio</i> sp.	链状亚历山大藻	间接方式	十六碳烯酸	[24]
	盐单胞菌属 <i>Halomonas</i> sp.	东海原甲藻	间接方式	-	[25]
	河氏属 <i>Hahella</i> sp.	球形棕囊藻	间接方式	灵菌红素	[26]
拟杆菌门 Bacteroidetes	海杆菌属 <i>Marinobacter</i> sp.	中肋骨条藻	直接方式		[27]
	腐螺旋菌属 <i>Saprospira</i> sp.	硅藻	直接方式		[28]
厚壁菌门 Firmicutes	噬纤维菌属 <i>Cellulophaga</i> sp.	米氏凯伦藻	间接方式	-	[29]
	芽孢杆菌属 <i>Bacillus</i> sp.	球形棕囊藻	间接方式	-	[30-31]
	芽孢杆菌属 <i>Bacillus</i> sp.	球形棕囊藻	间接方式	环肽	[32]
	芽孢杆菌属 <i>Bacillus</i> sp.	链状亚历山大藻	间接方式	-	[33]

注: -, 未知的溶藻物质

Note: -, unknown algicidal substances

研究表明, 溶藻菌对藻类的抑制或杀灭作用通常具有较强的种属特异性。郝建云等^[17]在研究溶藻菌 A3 对 4 种微藻的溶藻效果时发现, 菌株 A3 对锥状斯氏藻 (*Scrippsi-*

ella trochoidea) 具有显著的溶藻作用, 对条纹小环藻 (*Cyclotella striata*) 具有较弱的溶藻作用, 而对蛋白核小球藻 (*Chlorella pyrenoidosa*) 与四尾栅藻 (*Scenedesmus quadri-*

cauda) 无溶藻作用。此外, 一些溶藻菌因为可分泌多种特定的溶藻物质, 对多种微藻表现出溶藻作用, 宿主范围较广。由于有害藻华的发生通常不只由单一藻种引起, 溶藻菌的这种特性可以更加高效地控制有害藻华。Hou 等^[18]首次报道对 4 种门类的微藻均表现出良好的溶藻活性的溶藻菌 B1, 研究发现其可以分泌 L-组氨酸、O-酪氨酸、N-乙酰组胺和尿酸 4 种溶藻物质。Zhang 等^[19]发现副球菌属 (*Paracoccus* sp.) 溶藻菌 Y42 不仅能够溶解东海原甲藻 (*Proocentrum donghaiense*)、亚历山大藻 (*Alexandrium tamar-ense*) 以及锥状斯氏藻等甲藻, 对中肋骨条藻 (*Skeletonema costatum*) 等硅藻也具有较好的溶藻活性。

2 溶藻菌的溶藻机理

2.1 溶藻菌的溶藻作用方式

溶藻菌的溶藻作用方式主要包括直接溶藻和间接溶藻。

直接溶藻, 即溶藻菌直接进攻藻细胞, 与藻细胞表面直接接触, 甚至侵入藻细胞内而引起藻细胞裂解死亡。这类细菌的菌体通常具有某些特殊结构, 可使细菌快速靠近藻细胞而吸附于细胞表面或侵入藻体细胞内部, 如腐螺旋菌属依靠纤毛的摆动向藻体靠近^[34]。溶藻菌 LY03 依靠鞭毛附着在硅藻细胞上, 溶解细胞壁使其死亡^[10]。日本学者在超薄电子显微照片中发现细菌 *Saprospira* sp. SS98-5 可以通过类微管结构主动靠近角毛藻 (*Chaetoceros ceratospo-um*) 细胞而侵入藻细胞内部发挥杀藻作用^[28]。Caiola 等^[35]分离到一株蛭弧菌 (*Bdellovibrio*), 该菌可通过一种由纤维多糖蛋白质复合体形成的桥状结构, 侵入到铜绿微囊藻 (*Microcystis aeruginosa*) 细胞壁和细胞质膜之间而溶解藻细胞。

间接溶藻, 主要包括细菌同藻类竞争有限营养或通过分泌胞外代谢物质抑制或溶解藻细胞。这其中通过分泌胞外溶藻物质进行杀藻是大多数溶藻菌的溶藻作用方式。常见的此类细菌有假单胞菌 (*Pseudomonas*)^[36]、假交替单胞菌^[37]、弧菌^[38]和芽孢杆菌^[39]等。这些溶藻菌分泌的溶藻活性物质主要有蛋白质、生物碱、环肽、脂肪酸等 (表 1)。此外, 也有一些具有较好环境稳定性的溶藻物质, 如芽孢杆菌分泌的溶藻物质, 其对链状亚历山大藻的溶藻活性在酸、碱、高温和反复冻融条件下均不受影响^[26], 可以适应复杂多变的海洋环境, 在控制有害藻华领域具有广泛的应用潜力。近年来, 有研究表明细菌可通过群体感应调控溶藻菌的溶藻作用。Harvey 等^[40]报道群体感应信号分子前体可诱导赫氏圆石藻 (*Emiliania huxleyi*) 死亡, 其机制为 *Pseudoalteromonas piscida* 通过分泌群体感应信号分子前体

改变菌藻互作关系, 从而引起浮游植物种群动态变化。Nakashima 等^[41]和 Guo 等^[42]研究了溶藻活性物质产生的机理, 结果表明, 细菌是通过分泌群体感应分子 N-酰基高丝氨酸内酯化合物, 由该物质介导群体感应从而调控溶藻物质的产生, 发挥溶藻作用。Paul 和 Pohnert^[43]的研究也表明溶藻蛋白质是依赖于高丝氨酸内酯介导的群体感应机制产生。除此之外, 少数溶藻菌可通过与藻类竞争有限营养物质来抑制或杀死藻细胞。瞿建宏和刘韶斌^[44]研究了芽孢杆菌和微囊藻在氮、磷为主要限制因子的条件下各自生长速率的变化, 结果发现, 当氮、磷比升高时, 溶藻菌对营养物质的吸收率显著高于藻类, 进而导致微藻的生长受到抑制。

此外, 某些溶藻菌的溶藻方式为直接溶藻和间接溶藻协同方式。Sun 等^[45]报道了假交替单胞菌 S1 的滤液和菌体对血红哈卡藻 (*Akashiwo sanguinea*) 均具有溶藻效果。洪桂云等^[46]在研究溶藻菌 WJ6 对铜绿微囊藻的溶藻特性时发现, 该菌株的溶藻方式以分泌胞外物质为主, 直接溶藻为辅。

2.2 细胞水平的溶藻作用

溶藻菌的溶藻过程最直观的表现对藻细胞结构及亚细胞结构的破坏, 主要体现为细胞膜和细胞核的完整性、叶绿体、类囊体和线粒体等细胞器的形态变化。细胞的完整性是维持细胞正常生理活动的基础, 在维持细胞内环境稳定上起着重要的作用。有报道表明海旋菌可通过分泌苯甲酸在 96 h 内破坏米氏凯伦藻 (*Karenia mikimotoi*) 细胞膜的完整性, 导致内容物质流出, 最终导致藻细胞裂解死亡^[47]。溶藻菌 DH-e 代谢产物能够破坏东海原甲藻的细胞完整性, 改变细胞内部结构, 从而影响细胞的正常生理活动^[25]。胡晓丽^[48]发现活性物质 P-3 可使球形棕囊藻 (*Phaeocystis globosa*) 细胞内部结构发生变化, 细胞膜被降解, 核酸被严重污染, 叶绿体片层结构变得稀疏, 类囊体排列不整齐, 细胞受到不同程度的破坏。

2.3 生理学水平的溶藻作用

溶藻菌在溶藻过程中, 除了会对藻细胞结构产生影响, 还可通过影响藻细胞的正常生理状态抑制藻类生长。

活性氧 (reactive oxygen species, ROS) 是细胞内一类氧的单电子还原产物, 在细胞生长、增殖、发育分化、衰老和凋亡等生理过程中发挥着重要作用^[49]。正常情况下, 细胞内 ROS 的产生与清除处于一种动态平衡状态, 过量的 ROS 会对细胞内核酸、蛋白质等产生氧化损伤作用^[50]。在溶藻菌的胁迫下, 藻细胞通常会产生过量的 ROS, ROS 的累积会诱导细胞发生脂质过氧化反应, 导致氧化与非氧化失衡, 从而造成细胞损伤, 甚至死亡。据 Liu 等^[51]报道, 添

加抗生素后, 中肋骨条藻细胞内产生过量 ROS, 破坏细胞膜的完整性与通透性, 导致细胞内 pH 增加, 细胞膨胀破裂死亡。此外, 藻细胞中过量的 ROS 也会胁迫抗氧化系统中超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化氢酶 (CAT)、过氧化物酶 (POD) 等酶活性的变化。吴培枫等^[52]研究发现在溶藻菌 DH-e 作用下, 东海原甲藻 ROS 含量随无菌滤液浓度的升高而增加, 且藻细胞内 SOD 和 CAT 活性显著升高, 表明溶藻物质的加入导致藻细胞处于氧化应激状态, 启动了抗氧化系统来清除过量的 ROS。但有研究表明, 当溶藻物质二酮哌嗪达到一定浓度, 球状褐藻细胞内 ROS 过量积累, 进而导致抗氧化系统崩溃^[32]。

海洋溶藻菌除了能引起细胞膜的氧化损伤, 也可通过影响藻细胞的光合作用而抑制藻细胞的正常生长。在溶藻物质灵菌红素作用下, 球形棕囊藻细胞叶绿素 *a* 含量显著降低, 光合能量传递受阻^[26]。同样在灵菌红素作用下, 铜绿微囊藻细胞最大光合潜力 (Fv/Fm) 显著下降, 表明该溶藻物质可损伤光合系统, 导致藻细胞无法进行正常的光合作用^[53]。

有报道称, 溶藻物质可能会诱导藻细胞出现一系列类似细胞程序性死亡现象: 天冬氨酸特异性半胱氨酸蛋白水解酶 (Caspase-3) 活性升高、DNA 降解以及出现凋亡小体^[50]等。研究表明, ROS 可能作为信号分子介导藻细胞凋亡过程。Pokrzywinski 等^[53]报道在溶藻菌 160AA 作用下, 3 种有害双鞭毛藻细胞内 ROS 含量增加, DNA 降解, Caspase-3 活性增强, 表明藻细胞发生细胞凋亡。球形棕囊藻受到希瓦氏菌 (*Shewanella*) TS-6 溶藻物质胁迫时, 胞内 ROS 含量增加, 且磷脂酰丝氨酸外翻, Caspase-3 活性增强, DNA 出现片段化, 也出现细胞凋亡现象^[54]。

2.4 分子水平的溶藻作用

近年来, 随着测序技术的快速发展, 在溶藻菌中已有溶藻物质合成相关的基因被成功鉴定。吴寒华等^[27]在新型海杆菌 YWL01 基因组中发现多个与溶藻相关的基因, 如可编码参与细菌溶藻活动的蛋白质 LuxR 同系物、溶血素同系物、RTX 同系物和外膜蛋白 TolC 基因等。而在藻细胞方面, 有研究发现, 在溶藻菌 LY01 提取物的胁迫下, 亚历山大藻中与 CO₂ 固定相关的 *rbcS* 基因、增殖细胞核抗原基因 PCNA 均受到抑制, 而热休克蛋白基因 *hsp* 则显著上调, 这些结果表明该菌株能通过抑制光合作用、DNA 合成和细胞分裂等方式抑制藻细胞的正常生长^[55]。在溶藻物质作用下, 球状褐藻细胞 PS II 中光反应中心蛋白 D1 的编码基因 *psbA*、中心蛋白 D2 编码基因 *psbD* 以及 CO₂ 固定相关的 *rbcL* 基因表达量均显著降低, 表明 D1 和 D2 蛋白

合成受阻, 细胞光合作用中电子传递能力受到严重影响, 细胞碳固定能力受到抑制, 最终导致藻细胞死亡^[32]。

与基因层面的研究相比, 从蛋白质层面对溶藻机理的研究尚处于起步阶段。原雅纬等^[56]运用基于双向凝胶的蛋白质组学技术, 研究了塔玛亚历山大藻 (*Alexandrium tamarense*) 在溶藻前后蛋白质的差异表达情况, 发现其中 12 个功能蛋白与 2 个结构蛋白存在显著差异, 为揭示假交替单胞菌对塔玛亚历山大藻的作用机制奠定了基础。Yang 等^[57]运用基于质谱的定量蛋白质组学技术研究了溶藻菌 *Hahella* sp. KA22 对铜绿微囊藻溶藻机理, 通过分析溶藻作用下的差异表达蛋白功能后发现, 溶藻物质灵菌红素可通过 ABC 转运蛋白跨膜进入细胞内, 刺激藻细胞产生过量的 ROS 引起氧化损伤, 最终导致细胞膜及类囊体膜完整性被破坏, 光合系统功能失调, 此外, 该溶藻物质还作用于核糖体, 干扰蛋白质的合成, 最终导致藻细胞裂解死亡。

3 溶藻菌的应用

国内外对溶藻菌开展的大量理论研究, 为溶藻菌的实际应用奠定了基础。近年来, 已陆续开展了对溶藻菌应用的研究, 并取得了一定成果。如将溶藻菌投入动态膜反应器中固定化, 从而达到快速消除藻华的效果。但此方法只能在限定空间内作用于目标藻, 并且溶藻菌在生物反应器内难以长期持留^[58]。另外, 利用溶藻菌制备生物杀藻剂也是开展实际应用的主要手段之一。根据制备方式的不同, 生物杀藻剂可分为单一菌剂、复合菌剂^[59]、溶藻菌与载体结合^[60]、溶藻活性物质与粘土耦合^[61]等类型。朱杰等^[62]、曹煜成等^[63]分别采用固体发酵法和液体-固体复合发酵法获得单一菌剂, 将其大规模的应用于虾池塘养殖中, 均表现出良好的溶藻效果。但是, 目前该类型杀藻菌剂在开放海域的实际应用还鲜有报道。由于有害藻华的发生通常不只是由单一藻种引起, 因此, 单一菌剂难以达到有效控制藻华的目的, 制备复合菌剂更具有重要的应用研究价值^[64]。有研究表明, 与直接投加富含溶藻菌的菌剂相比, 将溶藻活性物质与黏土联合使用, 具有快速且长效的溶藻效果, 其安全性更高^[65]。但是, 目前杀藻菌剂制备的研究仍处于探索性阶段, 大多仅在实验室水平取得良好效果, 还未推广应用到实际水体中, 若要在复杂的海洋环境中应用, 未来需进一步在溶藻菌的筛选、富集、制备方式及安全性评价等方面开展杀藻剂的应用研究。

4 展望

近年来, 海洋生态系统的稳定以及海洋生物资源的可

持续开发利用使得藻华的防治成为一个研究热点。目前,以菌治藻已逐渐成为最具前景的藻华防治手段之一,但其中的许多理论及技术研究还不够全面,加之海洋环境的复杂性,溶藻菌在有害藻华控制的实际应用方面仍受到诸多限制。对此,在未来的研究当中,在以下几个方面仍需开展大量的研究工作。

1) 溶藻物质分离纯化方法需要进一步探索。由于溶藻物质种类较多,多为高极性物质,含量较低且容易在分离纯化过程中丢失,所以溶藻物质的分离纯化仍存在较大难度,这也限制了对溶藻物质及溶藻机理的进一步研究。未来需要提高分离分析技术水平,以期分离纯化到高纯度的溶藻物质并对其结构性质等进行研究,为溶藻制剂的开发与应用奠定基础。

2) 溶藻菌的溶藻机理还不够深入、全面。现今溶藻作用机理的研究主要集中在细胞及生理水平,在分子水平上的认识较少。未来应结合基因组学、蛋白质组学、代谢组学等多组学技术手段,全面深入地对溶藻机理进行探讨。

3) 开展利用溶藻菌治理有害藻华的实际应用研究。目前,对海洋溶藻菌的研究大多处于实验室水平,环境因素单一且实验条件易控制。而在复杂的海洋环境下,如何保证溶藻菌较好地发挥其溶藻效果仍需大量的室外研究工作。此外,对溶藻菌实际应用后海区的生态安全评价也是必须关注的一大问题。

参考文献:

- [1] 于仁成, 刘东艳. 我国近海藻华灾害现状、演变趋势与应对策略[J]. 中国科学院院刊, 2016, 31(10): 1167-1174.
- [2] 李莎莎. 甲藻溶藻菌 A4 发酵培养参数优化及其溶藻效果的探究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2017: 2-3.
- [3] PARK J, CHURCH J, SON Y, et al. Recent advances in ultrasonic treatment: challenges and field applications for controlling harmful algal blooms (HABs)[J]. Ultrason Sonochem, 2017, 38: 326-334.
- [4] MARZBALI M H, MIR A A, PAZOKI M, et al. Removal of direct yellow 12 from aqueous solution by adsorption onto spirulina algae as a high-efficiency adsorbent[J]. J Environ Chem Eng, 2017, 5(2): 1946-1956.
- [5] NAGAI T, TAYA K, YODA I. Comparative toxicity of 20 herbicides to 5 periphytic algae and the relationship with mode of action[J]. Environ Toxicol Chem, 2016, 35(2): 368-375.
- [6] ANDERSON D M. Approaches to monitoring, control and management of harmful algal blooms (HABs)[J]. Ocean Coastal Manag, 2009, 52(7): 342.
- [7] AMIN S A, PARKER M S, ARMBRUST E V. Interactions between diatoms and bacteria[J]. Microbiol Mol Biol, 2012, 76(3): 667.
- [8] LI Y, BAI S J, YANG C Y, et al. *Mangrovimonas yunxiaonensis* gen.nov., sp.nov., isolated from mangrove sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2013, 63(6): 2043-2048.
- [9] 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.
- [10] LI Y, LEI X Q, ZHU H, et al. Chitinase producing bacteria with direct algicidal activity on marine diatoms[J]. Sci Rep, 2016, 6: 21984.
- [11] BLOH A H, ABDSTARAD 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]. Sci Revs Chem Commun, 2016, 6(4): 84-90.
- [12] WANG H, BUTT L, ROOKS P, et al. Characterisation of algicidal bacterial exometabolites against the lipid-accumulating diatom *Skeletonema* sp.[J]. Algal Res, 2016, 13: 1-6.
- [13] 郑天凌, 田蕴, 苏建强, 等. 海洋赤潮生物与厦门海域几种细菌的生态关系研究[J]. 生态学报, 2002, 22(12): 2063-2070.
- [14] 朱晓漫, 罗玉双, 李娜, 等. 一株溶藻细菌的分离、筛选与分子鉴定[J]. 湖南文理学院学报(自然科学版), 2017, 29(1): 28-34.
- [15] 黄现恩, 谷青, 史全良. 一株具有藻毒素降解和溶藻功能细菌的分离鉴定[J]. 环境工程学报, 2016, 10(7): 3919-3924.
- [16] 张洪铭, 普连仙, 张胜花. 一株溶藻菌的筛选及鉴定[J]. 环境科学导刊, 2018, 37(2): 42-45.
- [17] 郝建云, 曹煜成, 徐武杰, 等. 溶藻细菌 A3 的溶藻特性[J]. 渔业科学进展, 2016, 37(6): 151-159.
- [18] HOU S L, SHU W J, TAN S, et al. Exploration of the antioxidant system and photosynthetic system of a marine algicidal *Bacillus* and its effect on four harmful algal bloom species[J]. Can J Microbiol, 2016, 62(1): 49-59.
- [19] ZHANG F X, YE Q, CHEN Q L, et al. The algicidal activity and characteristics of the novel marine algicidal bacterium *Paracoccus* sp.Y42 against a harmful algal bloom causing dinoflagellate, *Prorocentrum donghaiense*[J]. Appl Environ Microbiol, 2018, 84: 1015-1018.
- [20] SUN H Y, ZHANG Y, CHEN H R, et al. Isolation and characterization of the marine algicidal bacterium *Pseudoalteromonas* S1 against the harmful alga *Akashiwo sanguinea*[J]. Mar Biol, 2016, 163(3): 66-74.
- [21] SHI X L, LIU L M, LI Y, et al. Isolation of an algicidal bacterium and its effects against the harmful-algal-bloom dinoflagellate *Prorocentrum donghaiense* (Dinophyceae)[J]. Harmful Algae, 2018, 80: 72-79.
- [22] 蒋君君. 深圳大梅沙赤潮衰退期细菌群落动态及溶藻菌 D84-1 溶藻特性研究[D]. 深圳: 深圳大学, 2016: 35-45.
- [23] 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.
- [24] LI D, ZHANG H J, FU L J, et al. A novel algicide: evidence of the effect of a fatty acid compound from the marine bacterium, *Vi-*

- brío* sp. BS02 on the harmful dinoflagellate, *Alexandrium tamar-ense*[J]. PLoS One, 2014, 9(3): e91201.
- [25] 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.
- [26] ZHANG H J, WANG H, ZHENG W, et al. Toxic effects of prodigiosin secreted by *Hahella* sp KA22 on harmful alga *Phaeocystis globosa*[J]. Front Microbiol, 2017: 999.
- [27] 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.
- [28] FURUSAWA G, YOSHIKAWA T, YASUDA A, et al. Algicidal activity and girdling motility of *Saprospira* sp SS98-5[J]. Can J Microbiol, 2003, 49(2): 92-100.
- [29] 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]. Afr J Mar Sci, 2006, 28(2): 319-323.
- [30] HU X L, YIN P H, ZHAO L, et al. Characterization of cell viability in *Phaeocystis globosa* cultures exposed to marine algicidal bacteria[J]. Biotechnol Bioproc E, 2015, 20(1): 58-66.
- [31] 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: 33-59.
- [32] TAN S, HU X L, YIN P H, et al. Photosynthetic inhibition and oxidative stress to the toxic *Phaeocystis globosa* caused by a diketopiperazine isolated from products of algicidal bacterium metabolism[J]. J Microbiol, 2016, 54(5): 364-375.
- [33] 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.
- [34] YOSHIKAWA T, NAKAHARA M, TABATA A, et al. Characterization and expression of *Saprospira* cytoplasmic fibril protein (SCFP) gene from algicidal *Saprospira* spp.strains[J]. Fish Sci, 2008, 74(5): 1109-1117.
- [35] CAIOLA M G, PELLEGRINI S. Lysis of *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) by *Bdellovibrio*-like bacteria[J]. J Phycol, 1984, 20(4): 471-475.
- [36] ZHOU S, YIN H, TANG S Y, et al. Physiological responses of *Microcystis aeruginosa* against the algicidal bacterium *Pseudomonas aeruginosa*[J]. Ecotox Environ Safe, 2016, 127: 214-221.
- [37] 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]. Sci Total Environ, 2018, 631-632: 1415-1420.
- [38] 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: 15-25.
- [39] 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]. J Appl Phycol, 2017, 29(3): 1307-1315.
- [40] HARVEY E L, DEERING R W, ROWLEY D C, et al. A bacterial quorum-sensing precursor induces mortality in the marine coccolithophore, *Emiliania huxleyi*[J]. Front Microbiol, 2016, 7: 59.
- [41] NAKASHIMA T, MIYAZAKI Y, MATSUYAMA Y A, et al. Producing mechanism of an algicidal compound against red tide phytoplankton in a marine bacterium γ -*proteobacterium*[J]. Appl Microbiol Biot, 2006, 73(3): 684-690.
- [42] GUO X L, LIU X L, WU L S, et al. The algicidal activity of *Aeromonas* sp. strain GLY-2107 against bloom-forming *Microcystis aeruginosa* is regulated by N-acyl homoserine lactone-mediated quorum sensing[J]. Environ Microbiol, 2016, 18(11): 3867-3883.
- [43] PAUL C, POHNERT G. Interactions of the algicidal bacterium *Kordia algicida* with diatoms: regulated protease excretion for specific algal lysis[J]. PLoS One, 2011, 6(6): e21032.
- [44] 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.
- [45] 钟鸿干, 李培, 孙杨. 一株溶藻细菌的分离、鉴定及溶藻特性研究 [J]. 河北渔业, 2014, 2: 1-4.
- [46] 洪桂云, 马少雄, 王佳, 等. 高效铜绿微囊藻溶藻菌 WJ6 的分离鉴定及溶藻特性 [J]. 中国环境科学, 2018, 38(11): 4269-4275.
- [47] LU X H, ZHOU B, XU L L, et al. A marine algicidal *Thalassospira* and its active substance against the harmful algal bloom species *Karenia mikimotoi*[J]. Appl Microbiol Biotechnol, 2016, 100(11): 5131-5139.
- [48] 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, 2015: 35-43.
- [49] 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, 2017: 50-51.
- [50] GILL S S, TUTEJA N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants[J]. Plant Physiol Biochem, 2010, 48(12): 909-930.
- [51] LIU W, MING Y, HUANG Z, et al. Impacts of florfenicol on marine diatom *Skeletonema costatum* through photosynthesis inhibition and oxidative damages[J]. Plant Physiol Biochem, 2012, 60(3): 165-170.
- [52] 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.
- [53] POKRZYWINSKI K L, TILNEY C L, WARNER M E. Cell cycle arrest and biochemical changes accompanying cell death in harmful dinoflagellates following exposure to bacterial algicide IRI-160AA[J]. Sci Rep, 2017, 7(1): 45102.
- [54] 谭烁. 海洋溶藻菌诱导球形棕囊藻程序性死亡研究 [D]. 广州: 暨南大学, 2016: 46-58.
- [55] LI Y, ZHU H, ZHANG H, et al. Toxicity of algicidal extracts from *Mangrovimonas yunxiaonensis* strain LY01 on a HAB causing *Alexandrium tamarense*[J]. J Hazard Mater, 2014, 278: 372-381.
- [56] 原雅纬, 郑伟, 李少菁, 等. 塔玛亚历山大藻双向电泳蛋白的三种提取方法比较 [J]. 微生物学报, 2011, 51(8): 1113-1118.
- [57] YANG K, CHEN Q L, ZHANG D Y, et al. The algicidal mechan-

- ism of prodigiosin from *Hahella* sp. KA22 against *Microcystis aeruginosa*[J]. *Sci Rep*, 2017, 7(1): 7750.
- [58] 孔赞. 溶藻菌分离鉴定、溶藻特性及作用机理研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2013: 94-100.
- [59] 吕乐, 尹春华, 许倩倩, 等. 环境有效微生物菌剂治理蓝藻水华研究 [J]. *环境科学与技术*, 2010, 33(8): 1-5.
- [60] 何延青, 刘俊良, 杨平, 等. 微生物固定化技术与载体结构的研究 [J]. *环境科学*, 2004, 25(S1): 101-104.
- [61] 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.
- [62] 朱杰, 周呈祥, 吴文坤. 芽孢杆菌属溶藻菌的固体发酵与应用: 中国, CN102839139A[P]. 2012-12-26.
- [63] 曹煜成, 文国樑, 李卓佳, 等. 一种溶解养殖池塘颤藻的蜡样芽孢杆菌制剂的工业化液体-固体复合发酵方法: 中国, CN105087426A[P]. 2015-06-25.
- [64] 邓建明, 陶勇, 李大平, 等. 溶藻细菌及其分子生物学研究进展 [J]. *应用与环境生物学报*, 2009, 15(6): 895-900.
- [65] 宁华, 王琼瑶, 程祖强. 溶藻细菌应用于生物杀藻剂的研究进展 [J]. *净水技术*, 2017, 36(9): 27-33.