2026, 66(10): 5107-5121
CSTR: 32112.14.j.AMS.20260510
DOI: 10.13343/j.cnki.wsxb.20260510

微生物学报
Acta Microbiologica Sinica
http://journals.im.ac.cn/actamicrocn

Research Article 研究报告

贝莱斯芽孢杆菌 L2 的分离鉴定及其溶藻特性

刘坤[1,2]，杜韶光[3]，杜邦昊[1,2*]，程超[1,2]，徐丽梅[1,2]，关福祥[1,2]，李晓晨[1,2]

1 山东农业大学 水利土木工程学院，山东 泰安
2 山东省农业节水技术与装备重点实验室，山东 泰安
3 邯郸市生态环境局，河北 邯郸

刘坤, 杜韶光, 杜邦昊, 程超, 徐丽梅, 关福祥, 李晓晨. 贝莱斯芽孢杆菌 L2 的分离鉴定及其溶藻特性[J]. 微生物学报, 2026, 66(10): 5107-5121.
LIU Kun, DU Shaoguang, DU Banghao, CHENG Chao, XU Limei, GUAN Fuxiang, LI Xiaochen. Isolation, identification, and algicidal characterization of *Bacillus velezensis* L2[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2026, 66(10): 5107-5121.

摘　要：【目的】从富营养化水体中分离筛选高效溶藻菌株，研究其对铜绿微囊藻的溶藻特性，探究其作用方式，为蓝藻水华的生物防治提供理论依据。【方法】通过形态学观察、生理生化实验、16S rRNA 基因测序分析、全基因组测序及平均核苷酸一致性(average nucleotide identity, ANI)分析进行菌株鉴定；考察不同接菌量、菌株生长时期及初始藻密度下的抑藻效果；通过无细胞滤液与菌体重悬液抑藻实验阐明溶藻作用方式；利用扫描电子显微镜和三维荧光光谱分析等手段探究藻细胞形态与生理特性变化；经正己烷萃取后采用气相色谱-质谱(gas chromatography-mass spectrometry, GC-MS)鉴定主要溶藻活性物质。【结果】筛选获得一株高效溶藻菌株 L2，鉴定为贝莱斯芽孢杆菌(*Bacillus velezensis*)，保藏编号为 CGMCC No. 38496，GenBank 登录号为 PP693440。10% 接菌量下，7 d 抑藻率超 89.35%。无细胞滤液与菌液 7 d 抑藻率分别达 90.51% 和 91.75%，而菌体重悬液抑藻率仅为 15.10%，表明菌株 L2 主要通过分泌胞外活性物质间接溶藻，经鉴定主要溶藻活性物质为脂肪酰胺类和环二肽类化合物。溶藻过程中藻细胞形态皱缩、表面粗糙化，藻胆蛋白含量显著下降，胞外有机物的组成由类蛋白物质向类腐殖质转化。【结论】研究表明，贝莱斯芽孢杆菌 L2 对铜绿微囊藻具有高效溶藻活性，主要通过分泌胞外物质的间接作用方式溶藻，破坏藻细胞形态并抑制光合系统活性，具备良好的蓝藻水华生物防治潜力。

关键词：铜绿微囊藻；分离鉴定；贝莱斯芽孢杆菌；溶藻方式；溶藻特性

资助项目：国家自然科学基金(42507114, 42577097)；山东省自然科学基金(ZR2025QC383)
This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (42507114, 42577097) and the Natural Science Foundation of Shandong Province (ZR2025QC383).
*Corresponding author. E-mail: du_banghaopont@163.com
Received: 2026-06-23; Accepted: 2026-07-01; Published online: 2026-07-16

Isolation, identification, and algicidal characterization of *Bacillus velezensis* L2

LIU Kun[1,2], DU Shaoguang[3], DU Banghao[1,2*], CHENG Chao[1,2], XU Limei[1,2], GUAN Fuxiang[1,2], LI Xiaochen[1,2]

1 College of Water Conservancy and Civil Engineering, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong, China
2 Shandong Key Laboratory of Agricultural Water-saving Technology and Equipment, Tai'an, Shandong, China
3 Handan Ecological Environment Bureau, Handan, Hebei, China

Abstract: [Objective] To isolate and screen the algicidal strains from samples of a eutrophic water body and study their algicidal characteristics and mode against *Microcystis aeruginosa*, thus providing a theoretical basis for the biological control of cyanobacterial bloom. **[Methods]** Strain identification was performed through morphological observation, physiological and biochemical tests, 16S rRNA gene sequence analysis, whole-genome sequencing, and average nucleotide identity (ANI) analysis. The algicidal effects under different inoculation amounts, bacterial growth phases, and initial algal densities were investigated. The algicidal mode was clarified by comparing the algicidal efficiency of cell-free filtrate and cell resuspension of the strain. The morphology of algal cells was explored by means of scanning electron microscopy (SEM). In addition, changes in physiological characteristics of algal cells were investigated through three-dimensional excitation-emission matrix (3D-EEM) fluorescence spectroscopy. GC-MS was employed to identify the major algicidal substances after n-hexane extraction. **[Results]** A highly efficient algicidal strain L2 was obtained and identified as *Bacillus velezensis* (CGMCC No. 38496, GenBank accession No. PP693440). At an inoculation amount of 10%, the strain achieved the algal inhibition rate of 89.35% against *M. aeruginosa* after seven days. The algal inhibition rates of the cell-free filtrate and fermentation broth of L2 were 90.51% and 91.75% after seven days, respectively. While the algal inhibition rate of the cell suspension was only 15.10%. This phenomenon indicated that L2 indirectly inactivated *M. aeruginosa* by secreting extracellular active substances. The major algicidal substances secreted by strain L2 were identified as fatty amides and cyclic dipeptides. Algal cells exhibited shrinkage and surface roughening, with significantly decreased phycobiliprotein content during the algicidal process. In addition, the composition of extracellular organic matter shifted from protein-like substances to humic-like substances. **[Conclusion]** *B. velezensis* L2 exhibits high algicidal activity against *M. aeruginosa*. Algal cells are inactivated primarily through the indirect mode of extracellular substance secretion, which cause damage to the morphology of algae cells and inhibit the activity of the photosynthetic system. The strain L2 exhibits good potential for the biological control of cyanobacterial bloom.

Keywords: *Microcystis aeruginosa*; isolation and identification; *Bacillus velezensis*; algicidal mode; algicidal characterization

近年来，随着现代经济与工农业的快速发展，水体富营养化问题不断加剧，世界范围内蓝藻水华暴发频率和强度越来越高，我国河湖、水库的富营养化问题不容乐观[1-2]。藻华暴发会

✉ actamicro@im.ac.cn, ☏ 010-64807516

消耗水体溶解氧、造成种群单一化和微囊藻毒素积累，严重危害水生态环境和人类健康[3-5]。当前，传统蓝藻藻华防治包括物理(人工或机械打捞、超声波技术)、化学(杀藻剂、絮凝剂)以及生物(水生动植物)等方法[6-8]，但这些方法在实际推广应用中仍存在成本高、二次污染以及可持续性低等缺点。

微生物在藻华生消过程中起着重要作用，细菌与藻类之间存在着复杂动态关系[9-10]，其中能够抑制或杀灭藻类的溶藻细菌作为潜在的微生物控藻剂，因其生态安全性高、作用特异性强和易于原位应用等优点而备受关注。溶藻细菌主要来源于芽孢杆菌属(*Bacillus*)[11]、链霉菌属(*Streptomyces*)[12-13]、假单胞菌属(*Pseudomonas*)等[14]。其中，在已报道的溶藻细菌中芽孢杆菌属最常见，其能够形成抗逆性极强的芽孢，对环境胁迫具有较强的适应性，对多种有害藻华均表现出较强的抑藻能力[15-16]。程捷[17]分离出的纺锤状赖氨酸芽孢杆菌(*Lysinibacillus fusiformis*) DMC-2 对铜绿微囊藻的抑制率在 6 d 内能够达到 86.4%；胡晓娟等[18]研究的蜡样芽孢杆菌(*Bacillus cereus*) CZBC1 能够适应硫酸盐型盐碱水，在初始藻密度为 10^5 cells/mL 时，6 d 溶藻率高达 99%。然而，目前针对溶藻细菌的作用方式及其对藻细胞生理形态影响的研究仍相对有限，其溶藻特性与环境适应性尚需进一步探讨。

本研究以典型蓝藻铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)为研究对象，分离、驯化了一株高抑藻活性的溶藻菌 L2，并对其进行生理生化、16S rRNA 基因测序、全基因组测序及平均核苷酸一致性(average nucleotide identity, ANI)分析。探究了接菌量、菌株生长时期以及初始藻密度对溶藻效果的影响，深入研究菌株 L2 的溶藻特性与作用方式，以及对藻细胞形态和生理特性的影响，鉴定了菌株 L2 分泌的溶藻活性物质成分，以期为开发绿色、高效的蓝藻水华防治措施提供良好的菌种资源与研究基础。

1 材料与方法

1.1 藻种来源与培养

本研究所用的铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)购自中国科学院水生生物研究所(武汉)国家淡水藻种库，编号为 FACHB-315。采用无菌 BG-11 培养基培养[17]，恒温光照培养箱参数设定为光照强度 2 500 lx，光暗周期 12 h 光照/12 h 黑暗，温度设定为(25±1) ℃，每日定时摇动锥形瓶 2−3 次，以促进气体交换并防止细胞沉降，减少光照不均的影响。藻液培养至对数生长期(4×10^6 cells/mL 或 OD_{680}=0.5)用于后续实验。

1.2 溶藻菌富集、筛选与纯化

从山东省泰安市富营养化池塘(36.22°N, 117.12°E)取水样，分别采用 0.7 μm 混合纤维滤膜、0.22 μm 醋酸纤维滤膜过滤，滤膜剪成小份后置于 100 mL LB 培养基中，30 ℃、150 r/min 恒温条件下培养 24 h 进行菌株富集。

初筛菌株以体积分数为 10% 接菌量与藻液共培养(即 10 mL 菌液与 90 mL 藻液)，培养条件与藻液培养条件一致，肉眼观察藻液黄化情况。黄化藻液经 PBS (0.1 mol/L，pH 7.0)梯度稀释 10^2、10^4、10^5、10^6 倍后，分别取 100 μL 涂布于 LB 营养琼脂平板上，于 30 ℃培养 36 h，记录菌落形态特征并编号。

将单菌落接种于 100 mL LB 培养基中进行复筛、纯化，30 ℃、150 r/min 培养 24 h，以体积分数为 10% 接菌量与藻液共培养，对照组添加等体积分数的 10% LB 培养基与藻液共培养。叶绿素 a 浓度的测定采用丙酮浸提法，通过叶绿素 a 浓度变化计算抑藻率，计算如公式(1)所示。

$$抑藻率=(C_{对照组}-C_{实验组})/C_{对照组}\times100\% \quad (1)$$

式中：$C_{对照组}$和 $C_{实验组}$分别为对照组和菌液处理组的叶绿素 a 浓度，单位为 mg/L。

1.3 溶藻菌的鉴定

对筛选、纯化所得菌株进行形态学观察、

生理生化测定、16S rRNA 基因测序、全基因组测序及平均核苷酸一致性(average nucleotide identity, ANI)分析。采用扫描电子显微镜[卡尔蔡司光学(中国)有限公司]观察菌体形态特征。生理生化鉴定包括革兰氏染色鉴定、甲基红实验、乙酰甲基醇(V-P)实验以及过氧化氢酶实验。16S rRNA 基因测序鉴定流程为：挑取平板菌落提取菌株 DNA，利用微生物通用引物 27F (5′-AGAGTTTGATCCTGGCTCAG-3′)和 1492R (5′-GGTTACCTTGTTACGACTT-3′)进行 PCR 扩增。PCR 扩增由生工生物工程(上海)股份有限公司完成，PCR 反应体系(20 μL)：10×*Ex Taq* Buffer 2.0 μL，*Ex Taq* (5 U/μL) 0.2 μL， dNTP Mixture (2.5 mmol/L) 1.6 μL，上、下游引物(10 μmol/L)各 1 μL，DNA 0.5 μL，ddH_2O 13.7 μL。PCR 反应条件：95 ℃预变性 5 min；95 ℃变性 30 s，56 ℃退火 30 s，72 ℃延伸 90 s，共 25 个循环；72 ℃终延伸 10 min。测序结果上传至 Nucleotide BLAST 数据库(https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi)进行序列同源性比对，采用 Illumina NovaSeq 6000 平台完成全基因组测序。进一步，采用 FastANI v1.33 计算菌株 L2 与模式菌株的 ANI 值，以 ANI 值≥95% 作为物种界定阈值。利用 MEGA 11 软件构建目标菌株系统发育树，分析其进化趋势，确定同源性最高的菌属，并同步测定菌株生长曲线。

1.4 溶藻菌溶藻过程影响因素设置

设置 3 组单因素实验开展溶藻影响因子探究：(1)将菌株 L2 接种至 100 mL LB 培养基中，30 ℃、150 r/min 培养 12 h 至对数生长期，分别以体积分数 0.1%、1% 和 10% 的接菌量与藻液(OD_{680}=0.5)共培养，设置对照组；(2)分别取培养 4 h (适应期)、12 h (对数生长期)以及 20 h (稳定期)的菌液，以体积分数 10% 接菌量与藻液(OD_{680}=0.5)共培养，设置对照组；(3)取对数生长期菌液，以体积分数 10% 接菌量与初始藻密度分别为 5.4×10^6 cells/mL (OD_{680}=0.5)、8.4×10^6 cells/mL (OD_{680}=0.8)、1.0×10^7 cells/mL (OD_{680}=1.0)的藻液共培养，分别设置对应藻密度的空白对照组，通过测定叶绿素 a 浓度计算各组抑藻率。

1.5 溶藻菌溶藻特性分析

1.5.1 溶藻菌作用方式验证

挑取菌株 L2 单个菌落接种至 100 mL LB 培养基中，30 ℃、150 r/min 培养 20 h 至稳定期，取 10 mL 菌液于 4 °C、5 000 r/min 离心 10 min，分别收集上清液和菌体沉淀物。上清液经 0.22 μm 聚醚砜(polyethersulfone, PES)滤膜过滤获得无细胞滤液。菌体沉淀物经 PBS (0.1 mol/L，pH 7.0)冲洗 3 次后，重悬于 10 mL PBS 中得到菌体重悬液。将未处理菌液、无细胞滤液和菌体重悬液分别以体积分数 10% 的接种量与藻液(OD_{680}=0.5)共培养。

为探究不同生长时期菌株分泌胞外活性物质的抑藻效果，将菌株 L2 分别培养至适应期(4 h)、对数生长期(12 h)和稳定期(20 h)，取各生长时期菌液于 4 °C、5 000 r/min 离心 10 min，经 0.22 μm PES 滤膜过滤，所得无细胞滤液以体积分数 10% 与藻液共培养，分别于培养 1、3、5、7 d 取样测定叶绿素 a 浓度并计算抑藻率。

1.5.2 溶藻过程中藻细胞形态观察

为观察菌藻共培养过程中藻细胞的形态变化，分别采集对照组和添加 L2 全菌液(含菌体及胞外代谢物)的实验组培养 0、3、7 d 的共培养液，加入终体积分数为 2.5% 的戊二醛溶液中，4 ℃固定 2 h。随后用 PBS (0.1 mol/L，pH 7.0)洗涤 3 次去除残留戊二醛，依次使用体积分数为 50%、70%、80%、90%、95% 的乙醇进行梯度脱水，最后用无水乙醇浸没样本并于 4 ℃降温 10 min，涡旋混匀后滴于 0.5 cm×0.5 cm 单晶硅片上，室温干燥过夜，喷金处理后采用扫描电子显微镜观察藻类细胞形态。

1.5.3 藻细胞藻胆蛋白测定

藻胆蛋白(phycobiliprotein, PB)由藻蓝蛋白(phycocyanin, PC)、别藻蓝蛋白(allophycocyanin,

APC)及藻红蛋白(phycoerythrin, PE) 3 类组分组成。将培养至对数生长期的菌株 L2 菌液以体积分数 10% 的接菌量接种至预培养的铜绿微囊藻藻液(OD_{680}=0.5)中共培养。定时取 5 mL 藻液，在 4 ℃、5 000 r/min 离心 10 min，弃去上清液，加入 5 mL PBS 缓冲溶液(0.1 mol/L，pH 7.0)重悬，在−20 ℃/25 ℃下冻融循环 3 次，冰浴状态下超声破碎(功率 300 W，工作 5 s/间隔 10 s) 10 min 后 4 ℃、5 000 r/min 离心 15 min，取上清液分别在 565、620 和 650 nm 波长下测定吸光度，通过公式(2)−(5)计算 PC、APC、PE 和 PB 的浓度。

$$\text{PC (mg/L)}=\frac{OD_{620}-0.7\times OD_{650}}{7.38} \quad (2)$$

$$\text{APC (mg/L)}=\frac{OD_{650}-0.19\times OD_{620}}{5.65} \quad (3)$$

$$\text{PE (mg/L)}=\frac{OD_{565}-2.8\times PC-1.34\times APC}{1.27} \quad (4)$$

$$\text{PB (mg/L)}=\text{PE}+\text{PC}+\text{APC} \quad (5)$$

1.5.4 溶藻产物特性

通过藻细胞胞外有机物(extracellular organic matter, EOM)含量与组分变化反映菌株 L2 溶藻过程中的产物特性，定时取 5 mL 藻液，4 ℃、4 500 r/min 离心 10 min，收集上清液经 0.22 μm PES 滤膜过滤得到 EOM 待测液。三维荧光光谱仪(杭州天美控股集团有限公司)参数设定为：激发波长(excitation wavelength, Ex) 210−460 nm，发射波长(emission wavelength, Em) 250−550 nm，狭缝宽度 3.5 nm，步距 5 nm。

1.6 溶藻活性物质成分鉴定

取 600 mL 无细胞滤液，经 45 ℃减压旋转蒸发浓缩至 100 mL，随后加入等体积正己烷振荡萃取 12 h，混合液完成液液萃取后收集上层有机相，重复萃取 3 次后合并所有有机相，置于 40 ℃下减压旋转蒸发浓缩，经真空冷冻干燥获得粉末状待测物质。应用气相色谱-质谱(gas chromatography-mass spectrometry, GC-MS)联用仪[安捷伦科技(中国)有限公司]分析溶藻活性物质成分，色谱柱 HP-5MS 规格为 30 m×250 μm×0.25 μm，升温程序设定为：50 ℃保持 2 min，以 5 ℃/min 速率升至 300 ℃，恒温保持 8 min；进样口温度 300 ℃，进样量 1 μL；采用电子电离(electron ionization, EI)离子源 70 eV，MS 离子源 230 ℃，扫描范围 *m*/*z* 35−550。

1.7 统计分析

所有实验设置 3 次生物学重复，数据结果以平均值±标准差表示。采用 SPSS 26.0 软件进行统计学分析，通过单因素方差分析中的 Tukey 多重比较检验分析组间差异，处理组间不同字母标记表示组间差异达到显著(P<0.05)。采用 Origin 2021 软件完成所有实验数据绘图。

2 结果与分析

2.1 菌株 L2 的分离与鉴定结果

从富营养化水体采集水样，经过富集、初筛共获得 13 株形态各异的菌株，其菌落形态特征总结见表 1。挑取单菌落于 LB 培养基中培养，接种至预培养的铜绿微囊藻藻液中，肉眼观察发现，L1、L2、K6、K7 4 株菌株处理组的藻液出现明显黄化现象。

初筛菌株与铜绿微囊藻共培养进行复筛，结果如图 1 所示，在具有明显抑藻效果的 L1、L2、K6、K7 菌株中获得 1 株溶藻效果最佳的菌株 L2，7 d 抑藻率可达(89.35±3.22)%。

菌株 L2 菌落呈淡黄色、不透明，边缘不规则，表面光滑湿润、略有凸起。扫描电镜观察显示菌体呈杆状，两端钝圆，无鞭毛，长×宽约为 0.5 μm×1.5 μm (图 2A)。经生理生化鉴定，菌株 L2 的革兰氏染色实验与过氧化氢酶实验结果为阳性，甲基红实验与乙酰甲基醇(V-P)实验结果为阴性。经 16S rRNA 基因序列及全基因组测序分析，该菌与芽孢杆菌属的贝莱斯芽孢杆菌(*Bacillus velezensis*)相似性达 99.55%，将菌株 L2 的 16S rRNA 基因序列与 NCBI 数据库中 21 株近缘菌株序列采用邻接法构建系统发育树，结果如图 2C 所示。ANI 分析结果表明，菌株 L2

表1　初筛菌落形态特征

Table 1　Morphological characteristics of initially screened bacterial colony

Colony name	Color	Size	Shape	Transparency	Moisture	Margin	Other characteristics
L1	Black	Large	Irregular	Opaque	Dry	Irregular	Few spores
L2	Light yellow	Small	Circular	Opaque	Moist	Irregular	–
L3	Light yellow	Small	Circular	Opaque	Moist	Irregular	–
L4	Milky white	Large	Irregular	Opaque	Dry	Irregular	Folded in the center
L5	White	Large	Irregular	Opaque	Dry	Irregular	–
L6	Brown	Large	Irregular	Opaque	Dry	Irregular	Abundant spores
K1	Light red	Small	Circular	Opaque	Moist	Regular	–
K2	Brown	Large	Irregular	Opaque	Dry	Irregular	–
K3	Light yellow	Large	Circular	Transparent	Moist	Regular	–
K4	Light yellow	Small	Circular	Opaque	Moist	Regular	–
K5	Light yellow	Large	Irregular	Opaque	Moist	Irregular	–
K6	White	Large	Circular	Opaque	Dry	Regular	Few spores
K7	White	Small	Circular	Opaque	Dry	Regular	Depressed in the center

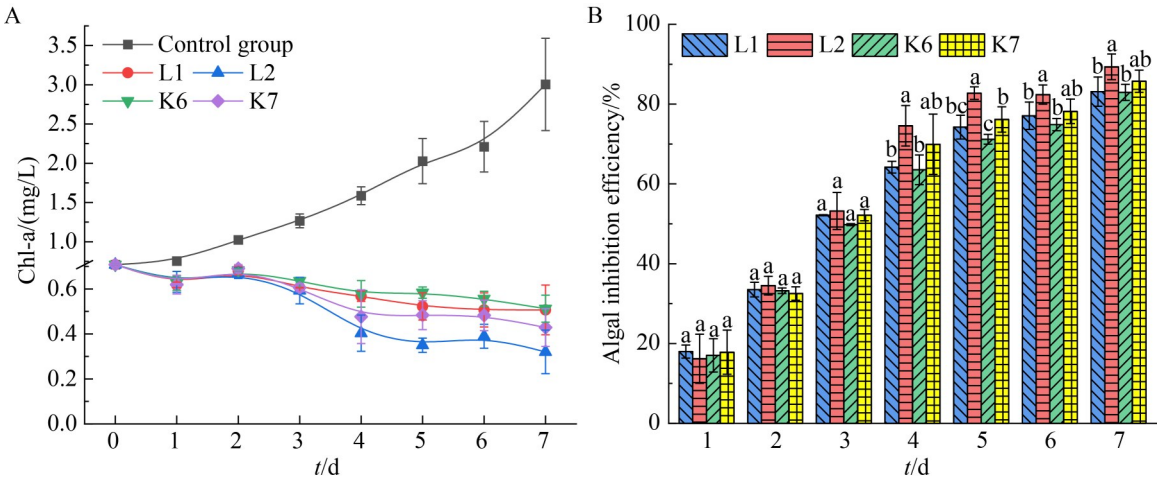


图1　复筛菌株溶藻过程叶绿素a浓度(A)及抑藻率(B)变化

Figure 1　Changes of chlorophyll-a concentration (A) and algicidal efficiency (B) during the algicidal process of re-screened strains.

与 *Bacillus velezensis* NRRL B-41580 标准菌株的 ANI 值为 99.16%。综合上述结果，菌株 L2 鉴定为贝莱斯芽孢杆菌(*Bacillus velezensis*)，其保藏编号为 CGMCC No. 38496，GenBank 登录号为 PP693440。贝莱斯芽孢杆菌 L2 (以下简称“菌株 L2”)生长曲线如图 2B 所示，0–5 h 处于适应期，5–16 h 处于对数生长期，16–20 h 进入稳定期。由于对数生长期菌体活性最高，后续实验统一将菌株 L2 培养 12 h (OD_{600}=0.8, 3.5×10^9 CFU/mL)收集菌液开展溶藻实验。

2.2　贝莱斯芽孢杆菌 L2 溶藻效果的影响因素分析

2.2.1　接菌量对贝莱斯芽孢杆菌 L2 溶藻效果的影响

将菌株 L2 培养至对数生长期后与铜绿微囊

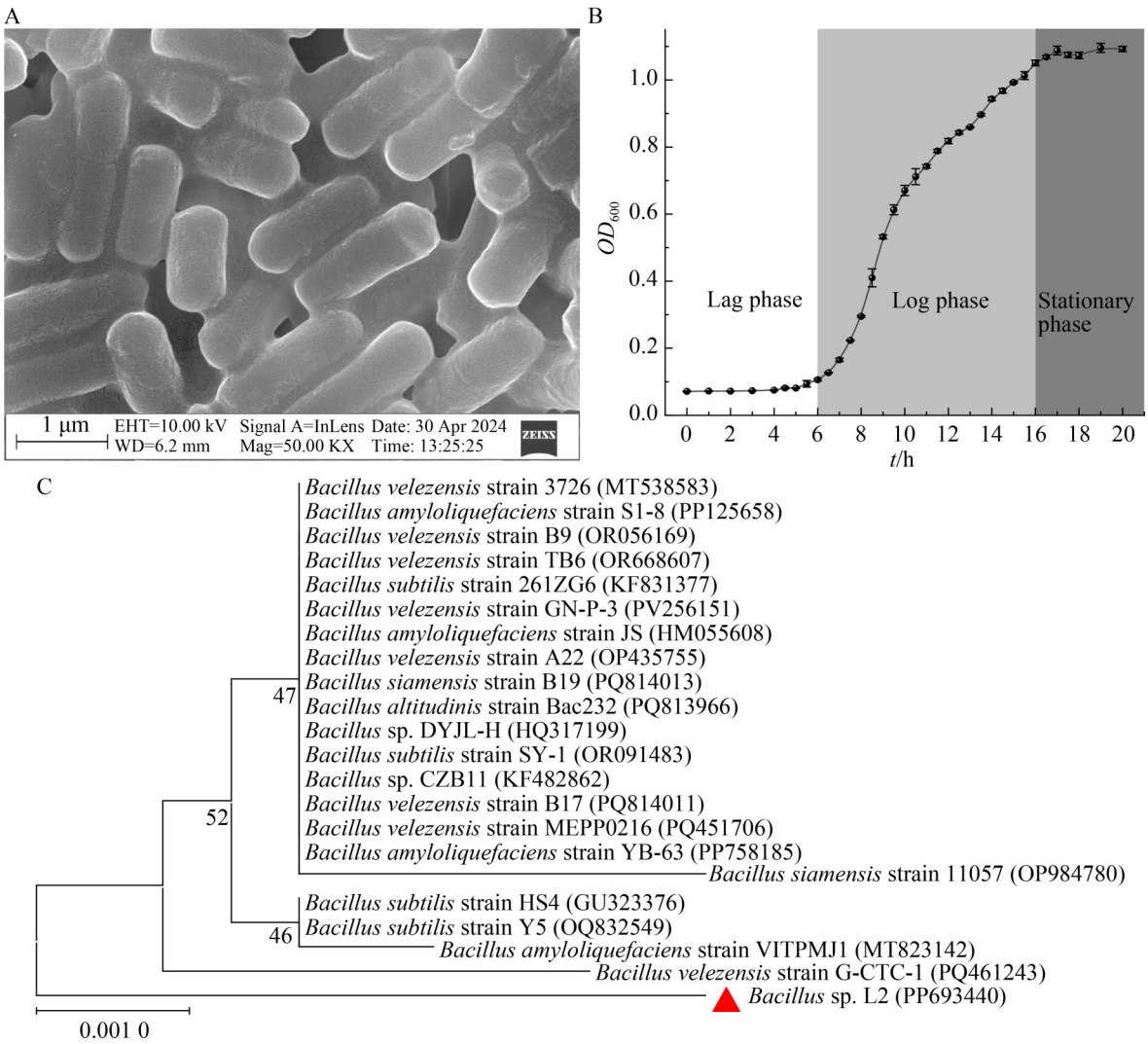


图2 菌株L2的扫描电镜形态(A)、生长曲线(B)和系统发育树(C)

Figure 2 The morphology by scanning electron microscope (SEM) (A), growth curve (B), and phylogenetic tree (C) of strain L2. 47, 52, and 46 represent bootstrap values; 0.001 0 represents genetic distance scale bar; Red triangle represents target strain L2 (PP693440).

藻共培养，结果如图 3A 所示，抑藻率随接菌量增加呈上升趋势，二者呈正相关关系。培养 7 d 后，1% 和 10% 处理组的抑藻率较高，分别为(78.11±2.50)%和(86.81±1.06)%，显著高于 0.1% 处理组(−5.10±9.77)%。为保证菌株 L2 的稳定抑藻效果，后续实验选用体积分数为 10% 的接菌量。上述结果表明，在一定范围内接菌量直接影响菌株 L2 的溶藻效果。

2.2.2 不同生长时期对贝莱斯芽孢杆菌 L2 溶藻效果的影响

将菌株 L2 分别培养至适应期、对数生长期和稳定期后与铜绿微囊藻共培养，结果如图 3B 所示，对数生长期的菌株 L2 作用响应迅速，接种 1 d 后即表现出(21.3±4.73)%的抑藻率，7 d 抑藻率可达(89.69±0.37)%；适应期及稳定期的菌液作用速率相对平缓，但 7 d 抑藻率仍维持较高

水平，分别为(86.28±0.29)%和(87.32±0.79)%。菌株 L2 在不同生长时期均表现出较高的抑藻效率，其中处于对数生长期的菌株抑藻响应速率最优。

2.2.3 初始藻密度对贝莱斯芽孢杆菌 L2 溶藻效果的影响

将菌株 L2 培养至对数生长期，与不同初始藻密度的铜绿微囊藻共培养(图 3C)，各处理组抑藻率均随培养时间延长呈上升趋势，7 d 抑藻率分别为(89.69±0.37)%、(87.65±0.31)%和(86.69±0.39)%。结果表明，初始藻密度并非影响菌株 L2 溶藻效率的关键限制性因素，其溶藻活性可在较宽的藻密度范围内有效发挥，显示出该菌株具备稳定的抑藻应用潜力。

2.3 贝莱斯芽孢杆菌 L2 的溶藻作用方式

为探究菌株 L2 的溶藻作用方式，分别将未处理菌液、无细胞滤液以及菌体重悬液与铜绿微囊藻共培养，结果如图 4A 所示。作用 7 d 后未处理菌液、无细胞滤液处理组的抑藻率分别达(91.75±1.68)%和(90.51±1.51)%，而菌体重悬

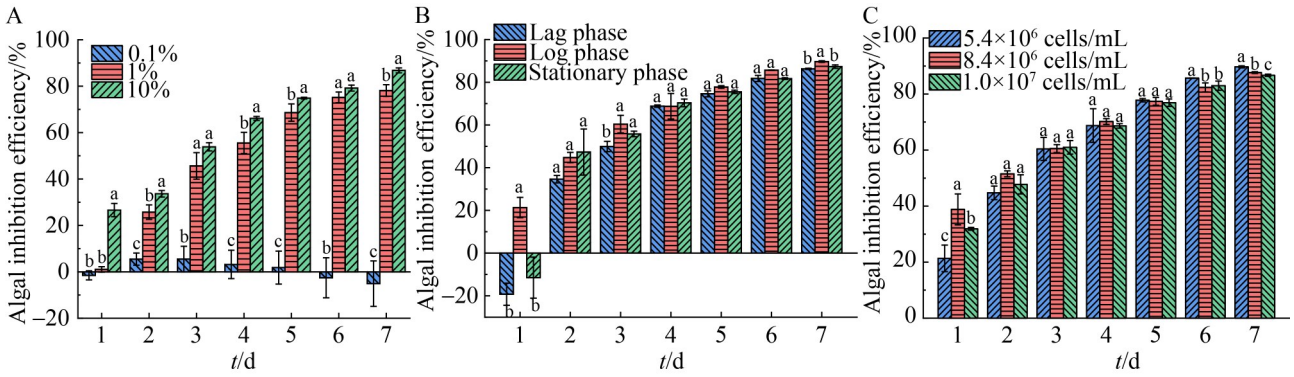


图3 接菌量(A)、菌株L2不同生长时期(B)和初始藻密度(C)对抑藻效果的影响

Figure 3 Effect of inoculation amount (A), different growth phases of strain L2 (B), and initial algal density (C) on the algicidal activity.

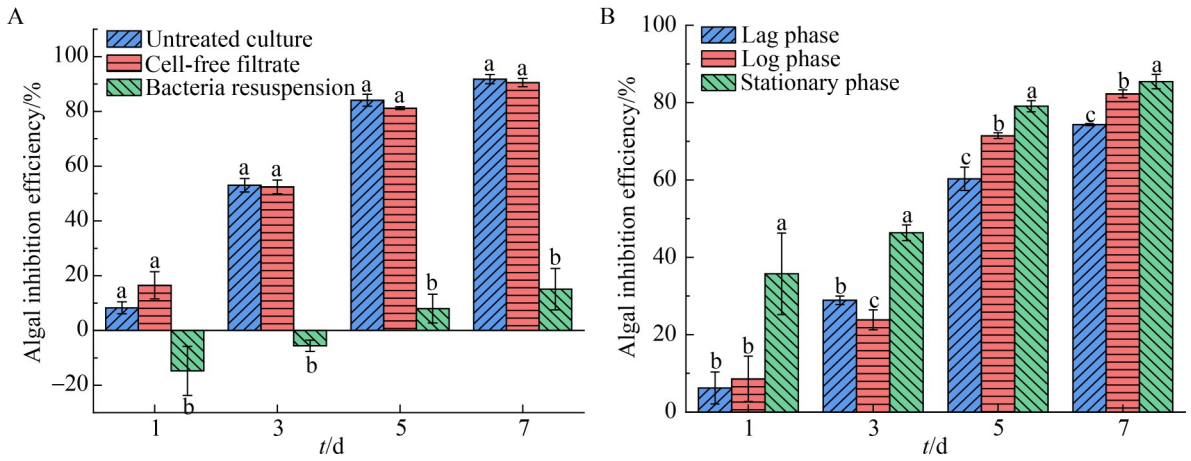


图4 贝莱斯芽孢杆菌L2菌液不同组分(A)和不同生长时期无细胞滤液(B)溶藻过程抑藻率变化情况

Figure 4 Changes in algicidal efficiency by different components of *Bacillus velezensis* L2 culture (A) and cell-free filtrates at different growth phases (B) during the algicidal process.

液处理组抑藻率仅为(15.10±7.57)%。实验结果表明，菌株 L2 主要通过分泌胞外溶藻活性物质的间接作用方式灭活藻细胞，实现高效抑藻效果。进一步分别采用适应期(4 h)、对数生长期(12 h)和稳定期(20 h)菌液制备无细胞滤液开展抑藻实验，结果如图 4B 所示，3 个生长时期的无细胞滤液均表现出良好的溶藻效果，7 d 抑藻率分别达(74.33±0.26)%、(82.27±1.01)%和(85.44±1.87)%，表明菌株 L2 在不同生长时期分泌的溶藻物质均具有较强的抑藻能力。

2.4 贝莱斯芽孢杆菌 L2 溶藻过程铜绿微囊藻形态变化

通过扫描电子显微镜观察铜绿微囊藻形态变化(图 5)，对照组藻细胞呈球形，形态饱满，表面光滑，细胞壁完整，部分细胞带有微小突起或波纹，部分细胞处于分裂增殖状态(箭头标记处)，藻细胞数量随培养时间逐步增多。实验组第 0 天即可观察到大量细菌附着包围藻细胞(图 5D)，培养 3 d 后，藻细胞周围附着的细菌数量明显增多；培养 7 d 后藻细胞形态发生改变(图 5F)，细胞整体皱缩、表面凹凸不平，藻细胞周围胞外分泌物大量积累。

2.5 贝莱斯芽孢杆菌 L2 溶藻过程藻胆蛋白含量变化

藻胆蛋白是蓝藻光合作用的关键色素蛋白复合物，具备捕获光能、能量传递及维持光系统结构稳定的功能，其含量变化可直接反映藻细胞光合系统的活性[19]。本研究通过分析藻胆蛋白(PC、APC 和 PE)的含量变化，从生理水平探究菌株 L2 的溶藻作用机制。如图 6 所示，与对照组相比，培养周期内实验组的 PC、APC 和 PE 的抑制率呈稳定增长趋势，7 d 后三者抑制率分别为(75.10±5.64)%、(64.49±4.85)%和(53.43±4.94)%。总体上，藻胆蛋白 7 d 抑制率达到(57.46±4.86)%。实验结果表明，菌株 L2 的溶藻作用能够显著抑制藻细胞藻胆蛋白的合成，藻胆蛋白含量大幅下降，说明菌株 L2 的溶藻作用严重干扰了藻细胞光合系统的正常功能，甚至

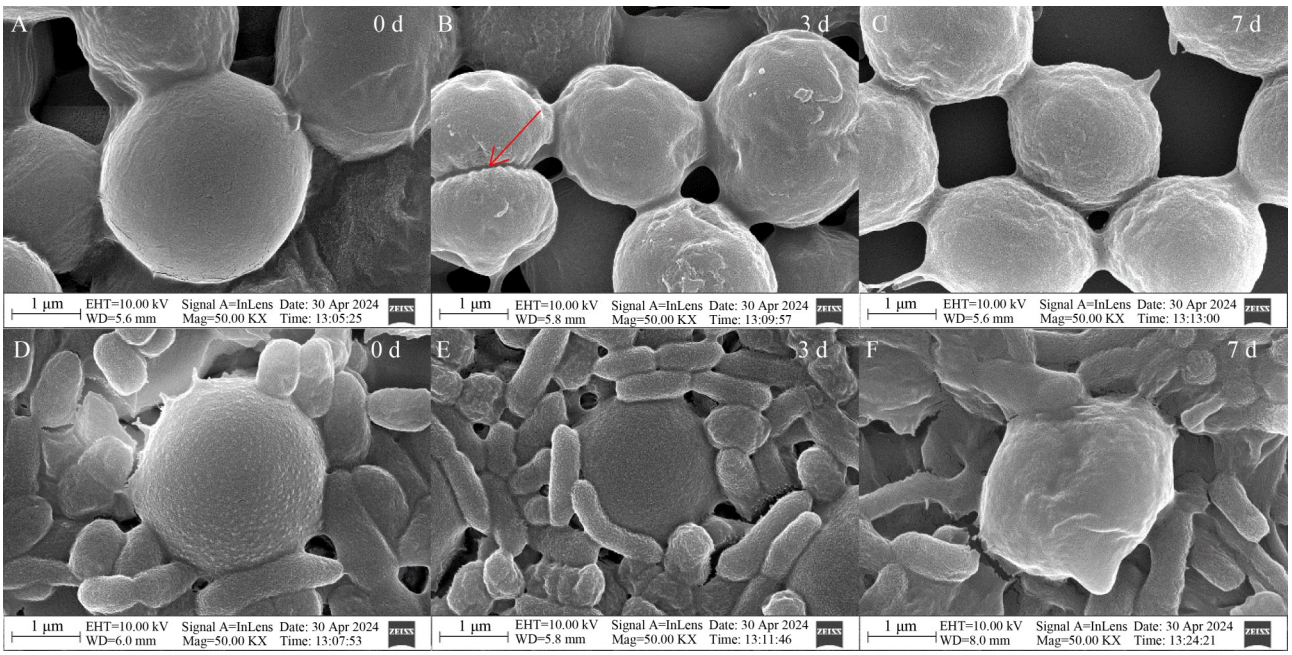


图5 溶藻过程中扫描电子显微镜下对照组(A–C)和实验组(D–F)铜绿微囊藻藻细胞形态变化

Figure 5 *Microcystis aeruginosa* morphology in control group (A – C) and treatment group (D – F) under scanning electron microscope during the algicidal process.

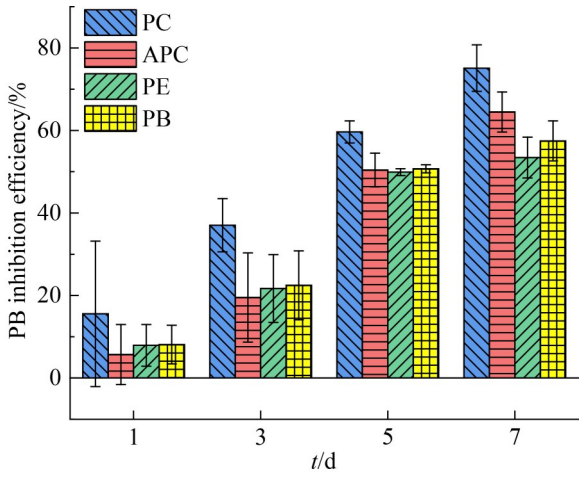


图6　溶藻过程中藻胆蛋白抑制率变化情况

Figure 6　The inhibition efficiency of phycobiliprotein (PB) during the algicidal process.

造成光合系统不可逆损伤。

2.6　溶藻产物特性分析

藻细胞胞外有机物(EOM)含量随藻类生长、代谢和死亡过程动态变化，可在一定程度上直观反映藻细胞的生长状态。本研究通过三维荧光光谱考察菌株 L2 溶藻过程中的产物特性变化，结果如图 7 所示。EOM 的三维荧光光谱根据激发和发射波长可划分为 5 个区域，分别对应芳香蛋白与酪氨酸、色氨酸类物质(区域Ⅰ和Ⅱ)，类富里酸和疏水性酸类物质(区域Ⅲ)，类酪氨酸/色氨酸以及可溶性微生物副产物类物质(区域Ⅳ)，类腐殖质有机物和疏水性酸类相关物质(区域Ⅴ)[20-21]。实验过程中，对照组与实验组的区域Ⅰ、Ⅱ和Ⅲ的荧光强度相对较弱，且溶藻过程中未见明显波动。对照组培养过程中，Ⅳ区荧光强度略有增强，该区域物质与微生物正常代谢活动相关，表明藻细胞在连续培养过程中生长状态良好、代谢旺盛。与之相反，实验组Ⅳ区的荧光强度随培养时间延长逐渐减弱，而代表类腐殖质类有机物和疏水性酸类相关物质的Ⅴ区荧光强度持续增强，呈现出明显的从Ⅳ区向Ⅴ区过渡的趋势，表明藻类在菌株 L2 作用下细胞数量大幅减少，正常代谢通路被破坏，藻细胞胞内有机物大量释放，该过程的主要溶藻产物为类腐殖质和类富里酸类物质。

2.7　溶藻活性物质鉴定

菌株 L2 无细胞滤液经正己烷萃取后开展 GC-MS 分析，结果如表 2 所示，鉴定得到的主要活性物质包括脂肪酰胺类和环二肽类，二者相对占比分别为 26.28% 和 23.84%，其中占比最高的化合物为 9-十八碳烯酰胺，占比为(20.80±

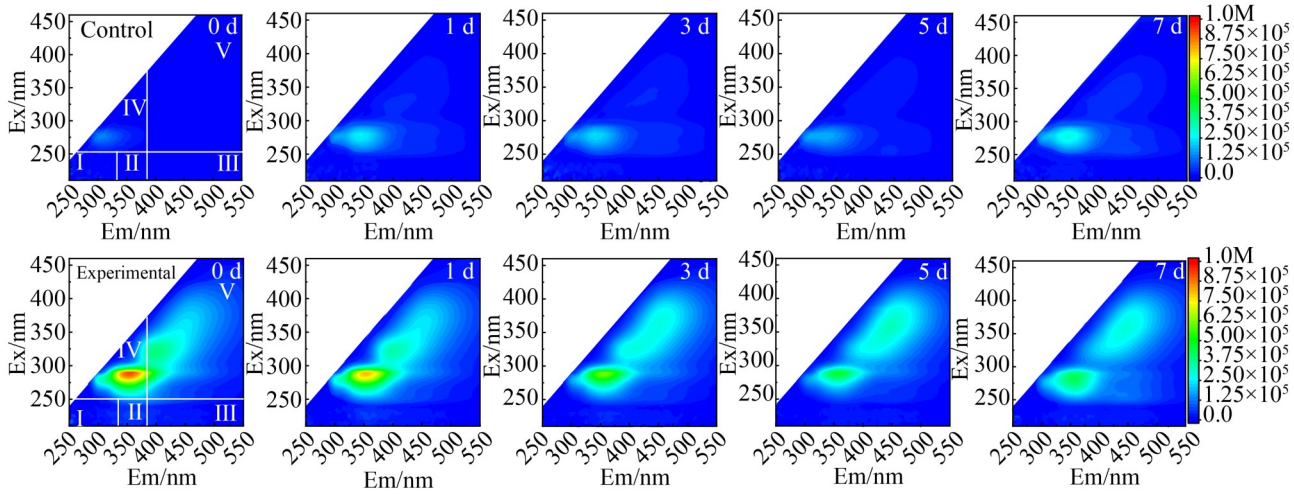
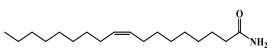
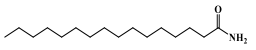
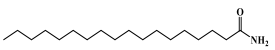
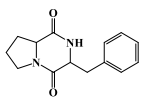
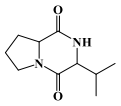
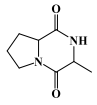
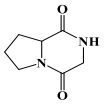


图7　溶藻过程中藻细胞胞外有机物含量变化

Figure 7　Changes in EOM content of algal cells during the algicidal process.

表2 GC-MS分析结果

Table 2 Gas chromatography-mass spectrometry (GC-MS) analysis results

Name	CAS number	Molecular formula	Molecular weight	Structural formula	Proportion/%
Fatty acid amides					
9-octadecenamide, (Z)-	301-02-0	$C_{18}H_{35}NO$	281.272		20.80±0.19
Hexadecanamide	629-54-9	$C_{16}H_{33}NO$	255.256		3.21±0.11
Octadecanamide	124-26-5	$C_{18}H_{37}NO$	283.288		2.27±0.14
Cyclic dipeptides					
Pyrrolo[1,2-a]pyrazine-1,4-dione, hexahydro-3-(phenylmethyl)-	14705-60-3	$C_{14}H_{16}N_2O_2$	244.121		8.55±0.52
(3*S*,8a*S*)-3-propan-2-yl-2,3,6,7,8,8a-hexahydropyrrolo[1,2-a]pyrazine-1,4-dione	2854-40-2	$C_{10}H_{16}N_2O_2$	196.121		6.27±0.28
1,4-diazabicyclo[4.3.0]nonan-2,5-dione, 3-methyl	36357-32-1	$C_8H_{12}N_2O_2$	168.090		4.66±0.16
Pyrrolo[1,2-a]pyrazine-1,4-dione, hexahydro-	19179-12-5	$C_7H_{10}N_2O_2$	154.074		4.36±0.29

0.19)%，六氢-3-(苯甲基)-吡咯并[1,2-a]吡嗪-1,4-二酮占比次之，为(8.55±0.52)%。9-十八碳烯酰胺、十六烷酰胺和硬脂酰胺均带有伯酰胺基团(−$CONH_2$)，属于脂肪族伯酰胺类化合物。六氢-3-(苯甲基)-吡咯并[1,2-a]吡嗪-1,4-二酮、(3*S*,8a*S*)-3-异丙基六氢吡咯并[1,2-a]吡嗪-1,4-二酮、3-甲基-1,4-二氮杂双环[4.3.0]壬烷-2,5-二酮和六氢吡咯并[1,2-a]吡嗪-1,4-二酮均属于脯氨酸型环二肽(二酮哌嗪类化合物)。

3 讨论

随着全球水体富营养化问题日益严重，蓝藻水华频发已成为威胁水生态系统安全与公共健康的重大环境问题，其绿色防控已成为环境领域的热门研究方向。在众多控藻手段中，溶藻细菌因其生态安全性高、适应性强且易于原位应用而备受关注[22-23]。芽孢杆菌属(*Bacillus* sp.)因其抗逆性强(可形成芽孢)以及具有较广的溶藻谱等综合优势备受关注[24]。然而，芽孢杆菌属内不同菌种的溶藻效率、作用方式以及环境适应性仍存在显著差异，其溶藻特性与适用条件有待进一步探究。

贝莱斯芽孢杆菌(*Bacillus velezensis*)作为芽孢杆菌属中的重要成员，已有研究报道其对铜绿微囊藻具有一定的抑藻效果。本研究从富营养化池塘中筛选出一株高效溶藻菌株 L2，其对典型蓝藻铜绿微囊藻具有显著溶藻效应，经鉴定其为芽孢杆菌属的贝莱斯芽孢杆菌。Rybalchenko 等[24]分离出一株贝莱斯芽孢杆菌 IMV B-7571，作用 48 h 后破坏了铜绿微囊藻和尘埃微囊藻(*Microcystis pulverea*)的光合系统，其抑藻率达 74%。本研究中菌株 L2 在接菌量体积分数为 10% 条件下 7 d 抑藻率超过 89%，表

明贝莱斯芽孢杆菌在蓝藻防控中展现出良好的应用潜力。此外，10% 的接菌量若直接应用于富营养化水体所需菌液体积过大，经济成本过高，未来可通过固定化技术或构建工程菌株等途径提升技术的经济可行性，并开展菌株 L2 的生态风险评估，考察菌株 L2 胞外代谢产物对不同营养级非靶标水生生物的毒理效应，评估菌体在水环境中的空间扩散潜能与环境定植风险，进一步提升其环境应用安全性。

为进一步明确菌株 L2 的溶藻特性，本研究考察了接菌量、菌株生长时期及初始藻密度对其抑藻效果的影响。结果显示，菌株 L2 的溶藻效果随接菌量增加有所提升，且在对数生长期表现出更快的响应速率，这与王佳[25]筛选的溶藻菌沙雷氏菌(*Serratia* sp.) WJ6 在对数生长期溶藻效率最佳的研究结果一致。此外，菌株 L2 在较宽初始藻密度范围内(5.4×10^6–1.0×10^7 cells/mL)均能保持较高的抑藻率(86.69%–89.69%)，表明其对藻华不同发展阶段均具有一定控制潜力。朱原[26]分离鉴定的 2 株高效溶藻菌在初始藻密度低于 10^6 cells/mL 时，7 d 后抑藻率最高分别能达到 83.82% 和 84.82%，初始藻密度较低时抑藻率更高，也表现出较宽的作用范围，显示出应对藻华密度波动的应用潜力。

溶藻细菌的溶藻方式可分为直接与藻细胞接触或侵入使其死亡的直接作用方式[27-28]，以及分泌胞外活性物质、竞争有限营养物质或者产生絮凝剂的间接作用方式[29]。本研究中贝莱斯芽孢杆菌 L2 的无细胞滤液与未处理菌液的溶藻效果相近，7 d 抑藻率超过 90%，而菌体本身的抑藻作用相对较弱，7 d 抑藻率仅为(15.1±7.57)% (图 4A)，表明菌株 L2 主要通过分泌溶藻活性物质的间接方式抑制藻细胞生理活动。这一结果与 Zhang 等[30-31]分离的肠球菌(*Enterococcus* sp.) JL7、莓实假单胞菌(*Pseudomonas fragi*) YB2 报道的作用方式相同。此外，与对数生长期菌株 L2 抑藻响应速率最佳的特征(图 3B)相比，菌株 L2 稳定期的无细胞滤液溶藻效果优于对数生长期与适应期(图 4B)，主要由于稳定期菌株累积分泌了更多的胞外代谢产物[32]。不同生长时期无细胞滤液均展现出较好的溶藻效果，可为进一步规模化生产提供较宽的时间窗口。

在藻细胞生理响应方面，在菌株 L2 的作用下藻细胞的形态结构发生改变，呈现出细胞皱缩、表面粗糙化等特点，这与多种溶藻细菌的作用现象一致[31,33]。Xie 等[12]分离得到的链霉菌(*Streptomyces* sp.) HY 能够在 24 h 内致使拉氏藻细胞变得粗糙、收缩，甚至裂解成碎片。此外，作为蓝藻光合系统的关键组分，藻胆蛋白的合成受到抑制，直接影响了藻细胞的光合效率与能量代谢，进而引发光系统 Ⅱ 的氧化损伤，这是引发藻细胞死亡的重要生理途径之一[34]。Sang 等[35]在研究青蒿素联合硝化与反硝化细菌抑制蓝藻生长时发现藻胆蛋白含量的减少直接导致藻细胞光合活性的降低。Jia 等[36]发现一株交替单胞菌(*Alteromonas abrolhosensis*) JY-JZ1 的上清液可显著下调藻细胞光合作用相关蛋白合成的基因表达，从而抑制藻细胞的光合活性。本研究中，菌株 L2 溶藻过程中第 1 天藻胆蛋白抑制率和抑藻率分别为 8.11% 和 16.20%，反应进行至第 7 天分别达到 57.46% 和 89.35% (图 6)，二者变化呈现出相似趋势，表明菌株 L2 可通过抑制藻胆蛋白的合成进而引起藻细胞损伤。此外，EOM 荧光光谱显示，对照组藻细胞生长状态良好，而实验组中表征类腐殖质物质的荧光信号增强，表明溶藻过程中藻细胞死亡后伴随类蛋白与类腐殖质物质的产生，可能因蛋白酶对类酪氨酸/色氨酸的降解所致[37]。在菌株 L2 的作用下，铜绿微囊藻的正常生理活动受到干扰，细胞趋于衰亡，其胞内物质在溶藻过程中向分子量更大、结构更复杂的类腐殖质物质转化[34]。刘丽等[37]探究了丛毛单胞菌(*Comamonas* sp.) GH-3 溶藻菌剂对铜绿微囊藻的抑藻效果，三维荧光光谱分析结果表明，反应后由于蛋白酶对酪氨酸类和色氨酸类蛋白质的降解，铜绿微囊藻藻液中类蛋白和腐殖酸积累增加。邓信

爽[38]在研究肠杆菌属(*Enterobacter* sp.)与不动杆菌属(*Acinetobacter* sp.)联合黏土矿物去除铜绿微囊藻过程时进行了溶藻产物的分析，EOM 含量变化表现出相似趋势，这反映了铜绿微囊藻细胞被破坏并释放出胞内有机物。

孙颖颖等[39]探究了 14 种环二肽化合物对赤潮微藻的抑制作用，其中包含丙氨酸和苯丙氨酸的环二肽化合物抑藻范围较宽，主要通过透过细胞膜的方式进入藻细胞发挥抑藻作用。Xu 等[40]从假交替单胞菌(*Pseudoalteromonas* sp.) FDHY-MZ2 胞外代谢物中鉴定出 9-十八碳烯酸为主要活性物质组分，通过破坏光合系统抑制米氏凯伦藻(*Karenia mikimotoi*)的生长，100 mg/L 条件下反应 6 h 后抑藻率达 98.49%。菌株 L2 的主要溶藻活性物质为脂肪酰胺类和环二肽类(表 2)，后续可进一步探究 2 类化合物对铜绿微囊藻细胞膜的穿透性和光合系统破坏的协同抑藻作用机制。

4 结论

(1)本研究从富营养化池塘中成功分离并鉴定出一株溶藻菌株 L2，经形态学观察、生理生化实验、16S rRNA 基因序列和全基因组测序分析以及 ANI 分析，鉴定为贝莱斯芽孢杆菌(*Bacillus velezensis*)，其对铜绿微囊藻具有高效溶藻活性，7 d 抑藻率超过 89%。

(2)菌株 L2 在不同生长时期和藻密度条件下均表现出稳定的溶藻能力，体积分数为 10% 的接菌量条件下抑藻效果最佳，具备良好的环境适应性。菌株 L2 主要通过分泌胞外活性物质发挥溶藻作用，主要活性物质为脂肪酰胺类和环二肽类，无细胞滤液 7 d 抑藻率达 90.51%。

(3)菌株 L2 可破坏藻细胞形态结构，抑制藻胆蛋白合成进而损伤光合系统，同时促使藻细胞 EOM 从类蛋白物质向类腐殖质转化，该菌株具备良好的蓝藻水华生物防治应用潜力。

作者贡献声明

刘坤：实验设计、实验操作、数据分析和论文撰写；杜韶光：实验指导和技术支持；杜邦昊：资源支持、研究构思、实验设计、实验指导和论文审阅修改；程超：实验指导；徐丽梅：实验指导；关福祥：协助实验操作；李晓晨：资源支持、实验指导和论文审阅。

作者利益冲突公开声明

作者声明不存在任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

参考文献

[1] Lakshmikandan M, Li M, Pan BZ. Cyanobacterial blooms in environmental water: causes and solutions[J]. Current Pollution Reports, 2024, 10(4): 606-627.

[2] De Raús Maúre E, Terauchi G, Ishizaka J, Clinton N, DeWitt M. Globally consistent assessment of coastal eutrophication[J]. Nature Communications, 2021, 12: 6142.

[3] Pal M, Yesankar PJ, Dwivedi A, Qureshi A. Biotic control of harmful algal blooms (HABs): a brief review[J]. Journal of Environmental Management, 2020, 268: 110687.

[4] Wei N, Hu CL, Dittmann E, Song LR, Gan NQ. The biological functions of microcystins[J]. Water Research, 2024, 262: 122119.

[5] 张紫馨, 王寅初, 刘钦弘, 焦绪栋, 王璐. 微囊藻毒素生物学功能的研究进展[J]. 生态毒理学报, 2023(2): 128-140.
Zhang ZX, Wang YC, Liu QH, Jiao XD, Wang L. Research progress on biological function of microcystins[J]. Asian Journal of Ecotoxicology, 2023(2): 128-140 (in Chinese).

[6] Balaji-Prasath B, Wang Y, Su YP, Hamilton DP, Lin H, Zheng LW, Zhang Y. Methods to control harmful algal blooms: a review[J]. Environmental Chemistry Letters, 2022, 20(5): 3133-3152.

[7] Feng HR, Wang JA, Wang L, Jin JM, Wu SW, Zhou CC. Study on a novel omnidirectional ultrasonic cavitation removal system for *Microcystis aeruginosa*[J]. Ultrasonics Sonochemistry, 2022, 86: 106008.

[8] Chen ZH, Yang Y, Wu JY, Balasubramanian R, Chen JP. Effective removal of algae and phosphate by CaO_2-modified carbon nanotube-polyvinylidene fluoride pellets: Performance investigation and mechanistic insights[J]. Chemical Engineering Journal, 2023, 476: 146633.

[9] Deng Y, Yu RY, Grabe V, Sommermann T, Werner M, Vallet M, Zerfaß C, Werz O, Pohnert G. Bacteria modulate microalgal aging physiology through the induction of extracellular vesicle production to remove

harmful metabolites[J]. Nature Microbiology, 2024, 9(9): 2356-2368.
[10] Abate R, Oon YL, Oon YS, Bi YH, Mi WJ, Song GF, Gao YH. Diverse interactions between bacteria and microalgae: a review for enhancing harmful algal bloom mitigation and biomass processing efficiency[J]. Heliyon, 2024, 10(17): e36503.
[11] Boonbangkeng D, Treesubsuntorn C, Krobthong S, Yingchutrakul Y, Pekkoh J, Thiravetyan P. Using cell-free supernatant of *Bacillus* sp. AK3 in combination with *Chlorella* to remove harmful algal bloom species, TP, TN, and COD from water[J]. Journal of Environmental Chemical Engineering, 2022, 10(6): 108645.
[12] Xie Y, Zhang H, Cui BY, Geng RZ, Grossart HP, Xiao P, Zuo J, Zhang H, Wang ZS, Wang G, Wang XD, Ma ZL, Li RH. Enhanced inhibitory efficiency against toxic bloom forming *Raphidiopsis raciborskii* by *Streptomyces* sp. HY through triple algicidal modes: Direct and indirect attacks combined with bioflocculation[J]. Journal of Hazardous Materials, 2024, 477: 135152.
[13] 曾予昳. 直接溶藻链霉菌 *Streptomyces* sp. G9的溶藻特性与作用机制的探索[D]. 重庆: 西南大学, 2020.
Zeng YY. Exploring the algicidal characteristics and mechanism of action of *Streptomyces* sp. G9[D]. Chongqing: Southwest University, 2020 (in Chinese).
[14] 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[J]. 微生物学报, 2022, 62(4): 1171-1189.
Ye YH, Yang XN, Hu WZ, Xu MY, Cheng LT. Functional diversity of algicidal bacteria and their application in bacterial agents[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2022, 62(4): 1171-1189 (in Chinese).
[15] 焦鹤云, 孔凡超, 何培民, 邵留. 溶藻芽孢杆菌的特性、作用机理及应用[J]. 环境污染与防治, 2024, 46(9): 1372-1377.
Jiao HY, Kong FC, He PM, Shao L. Characteristics, mechanism and application of algicidal *Bacillales*[J]. Environmental Pollution and Control, 2024, 46(9): 1372-1377 (in Chinese).
[16] Zhang W, Zeng X, Dong JY, Su YB, Jeppesen E, Wang LQ, Yin SC. The potential of metabolites released by *Bacillus subtilis* CH21 for the effective control of the harmful cyanobacterium *Raphidiopsis raciborskii*[J]. Journal of Environmental Sciences, 2026, 164: 572-580.
[17] 程捷. 赖氨酸芽孢杆菌 *Lysinibacillus fusiformis* DMC-2的溶藻特性及机理的探究[D]. 重庆: 西南大学, 2021.
Cheng J. Investigation on algicidal characteristics and mechanism of *Lysinibacillus fusiformis* DMC-2[D]. Chongqing: Southwest University, 2021 (in Chinese).
[18] 胡晓娟, 文国樑, 来琦芳, 杨铿, 刘锦帆, 苏浩昌, 许云娜, 曹煜成. 蜡样芽胞杆菌CZBC1对硫酸盐型盐碱水体中铜绿微囊藻的溶藻效果[J]. 海洋渔业, 2025, 47(5): 629-637.
Hu XJ, Wen GL, Lai QF, Yang K, Liu JF, Su HC, Xu YN, Cao YC. Algicidal effect of *Bacillus cereus* CZBC1 on *Microcystis aeruginosa* in sulfate-type saline-alkali water[J]. Marine Fisheries, 2025, 47(5): 629-637 (in Chinese).
[19] Tong XY, Prasanna G, Zhang N, Jing P. Spectroscopic and molecular docking studies on the interaction of phycocyanobilin with peptide moieties of C-phycocyanin[J]. Spectrochimica Acta Part A: Molecular and Biomolecular Spectroscopy, 2020, 236: 118316.
[20] Chen W, Yu HQ. Advances in the characterization and monitoring of natural organic matter using spectroscopic approaches[J]. Water Research, 2021, 190: 116759.
[21] Zhang WJ, Song RN, Cao BD, Yang XF, Wang DS, Fu XM, Song Y. Variations of floc morphology and extracellular organic matters (EOM) in relation to floc filterability under algae flocculation harvesting using polymeric titanium coagulants (PTCs)[J]. Bioresource Technology, 2018, 256: 350-357.
[22] 杨燕, 孙锟焜, 谢艳萍, 马燕天, 张赫. 溶藻菌治理藻华的研究进展[J]. 渔业研究, 2024, 46(4): 413-424.
Yang Y, Sun KK, Xie YP, Ma YT, Zhang H. Research progress on algicidal bacteria for controlling algal blooms[J]. Journal of Fisheries Research, 2024, 46(4): 413-424 (in Chinese).
[23] 任晓清, 韩丹妮. 水生态系统中溶藻细菌的研究进展[J]. 工业微生物, 2024, 54(6): 25-27.
Ren XQ, Han DN. Research progress on algicidal bacteria in the aquatic ecosystem[J]. Industrial Microbiology, 2024, 54(6): 25-27 (in Chinese).
[24] Rybalchenko N, Kharkhota M, Avdeeva L, Kharchuk M, Rybalchenko T, Matviienko N. Algicidal strain of *Bacillus velezensis* IMV B-7571 for controlling harmful algal blooms[J]. Sustainable Chemistry and Pharmacy, 2025, 45: 101990.
[25] 王佳. 高效铜绿微囊藻溶藻菌WJ6的筛选及溶藻机理[D]. 合肥: 安徽建筑大学, 2017.
Wang J. Isolation and algicidal mechanism of an algae-lysing bacterium on *Microcystis aeruginosa*[D]. Hefei: Anhui Jianzhu University, 2017 (in Chinese).
[26] 朱原. 溶藻菌的分离鉴定及溶藻特性的研究[D]. 长春: 吉林农业大学, 2023.
Zhu Y. Isolation and identification of algicidal bacteria and study on algicidal characteristics[D]. Changchun: Jilin Agricultural University, 2023 (in Chinese).
[27] Hu YY, Huang XJ, Cheng XW, Li SC, Zou YL, Pan WB. *Bacillus cereus* strain L7 lyses *Cylindrospermopsis raciborskii* through intercellular contact[J]. Algal Research, 2023, 71: 103097.
[28] 胡媛媛. 蜡状芽孢杆菌L7对拟柱孢藻的溶藻特性与机制研究[D]. 广州: 华南理工大学, 2023.
Hu YY. A study of algicidal characteristics and mechanism of *Bacillus cereus* strain L7 on *Cylindrospermopsis raciborskii*[D]. Guangzhou: South China University of Technology, 2023 (in Chinese).
[29] Jia LP, Cheng XL, Fang LC, Huang XG. Flocculation and lysis of *Microcystis aeruginosa* by *Paebubacillus* sp. A9 and inhibition of microcystin release[J]. Environmental Technology & Innovation, 2023, 31: 103152.
[30] Zhang YN, Wang XY, Han YX. Unveiling the algicidal effects and compounds of a newly isolated algicidal *Enterococcus* sp. JL7[J]. Environmental Research, 2025, 286: 122921.
[31] Zhang YN, Wang XY, Sun Y. A newly identified algicidal bacterium of *Pseudomonas fragi* YB2: Algicidal

compounds and effects[J]. Journal of Hazardous Materials, 2024, 478: 135490.
[32] Cruz-Balladares V, Avalos V, Vera-Villalobos H, Cameron H, Gonzalez L, Leyton Y, Riquelme C. Identification of a *Shewanella halifaxensis* strain with algicidal effects on red tide dinoflagellate *Prorocentrum triestinum* in culture[J]. Marine Drugs, 2023, 21(9): 501.
[33] Ko SR, Van Le V, Lee SA, Baek SH, Ahn CY. Algicidal effects of *Fictibacillus* sp. 5A8M on *Margalefidinium polykrikoides* through attachment and secretion of extracellular metabolites[J]. Harmful Algae, 2025, 142: 102794.
[34] Pan SX, Zhang XL, Ma B, Liu X, Liu H, Li AY, Liu XY, Chen SN, Zhang HH. Bifunctional fungi trade off denitrification and algicidal performance to inhibit algal growth and control algal bloom: denitrification-algicidal interactions, organic matter dynamics, and raw water treatment[J]. Water Research, 2026, 288: 124590.
[35] Sang WL, Du CH, Ni LX, Li SY, Ma YS, Ali Adam Hamad A, Shi JH, Li YP. Activation of algicidal bacteria and nitrogen-phosphorus removal bacteria during controlling cyanobacteria bloom in Taihu Lake by artemisinin algaecide[J]. Journal of Hazardous Materials, 2024, 480: 136461.
[36] Jia Y, Lu JZ, Zhang JX, Jin YY, Ren L, Xu HQ, Zhao M, Ma ZL. Algicidal mechanism and algicidal active metabolites of *Alteromonas abrolhosensis* against harmful dinoflagellates *Karenia mikimotoi*[J]. Journal of Hazardous Materials, 2025, 490: 137815.
[37] 刘丽, 芮国芬, 彭明国, 韩宇璇, 卢志娟, 张文艺. 溶藻菌剂微胶囊制备、表征及溶藻抑藻机制[J]. 环境化学, 2026, 45(9): 1-14.
Liu L, Rui GF, Peng MG, Han YX, Lu ZJ, Zhang WY. Preparation, characterization and algicidal and growth inhibition mechanism of algicidal bacterial agent microcapsules[J]. Environmental Chemistry, 2026, 45(9): 1-14 (in Chinese).
[38] 邓信爽. 溶藻菌-粘土矿物体系对铜绿微囊藻的联合抑制作用研究[D]. 绵阳: 西南科技大学, 2023.
Deng XS. Combined inhibition of *Microcystis aeruginosa* by an algae-lysing bacteria-clay mineral system[D]. Mianyang: Southwest University of Science and Technology, 2023 (in Chinese).
[39] 孙颖颖, 庄丽雯, 毛奕淋, 胡晓琪, 黄鑫琰, 易俪慧. 环二肽化合物对赤潮微藻抑制作用的构效分析[J]. 江苏海洋大学学报(自然科学版), 2022, 31(3): 1-10.
Sun YY, Zhuang LW, Mao YL, Hu XQ, Huang XY, Yi LH. Structure-activity analysis of cyclic dipeptide against the inhibition growth of red tide microalgae[J]. Journal of Jiangsu Ocean University (Natural Sciences Edition), 2022, 31(3): 1-10 (in Chinese).
[40] Xu WH, Liu XY, Chen ZY, Guo YS, Shi XG. Coordinated algicidal mechanism of rosenonolactone and fatty acids from *Pseudoalteromonas* sp. against *Karenia mikimotoi*[J]. Marine Environmental Research, 2026, 219: 108062.