

王敏, 刘浩, 王江南, 等. 生物法治理蓝藻水华研究进展 [J]. 环境工程技术学报, 2022, 12(1): 92-99.

WANG M, LIU H, WANG J N, et al. Research progress on the biological control of cyanobacterial blooms [J]. Journal of Environmental Engineering Technology, 2022, 12(1): 92-99.

生物法治理蓝藻水华研究进展

王敏^{1,2}, 刘浩¹, 王江南¹, 邱雨¹, 马增岭^{1,2*}

1. 温州大学生命与环境科学学院

2. 温州大学城镇水污染生态治理技术国家地方联合工程研究中心

摘要 水体富营养化会引起蓝藻水华暴发, 严重影响水生生态系统健康, 威胁饮用水安全, 水体富营养化和蓝藻水华治理是当前我国湖库治理的难点。蓝藻水华治理技术主要聚焦于物理法、化学法和生物法 3 个方面。近年来, 生物法因其兼具经济友好和环境友好的双重特点, 逐渐受到国内外学者的关注。综述了目前生物控藻的 3 种主要方法(微生物法、植物法和动物法), 总结了各种方法的作用机制、应用优势及其当前在应用过程中存在的问题, 并对未来的研究方向进行了展望。

关键词 蓝藻水华; 生物控藻; 溶藻作用; 化感作用; 摄食

中图分类号: X52 文章编号: 1674-991X(2022)01-0092-08 doi: 10.12153/j.issn.1674-991X.20210094

Research progress on the biological control of cyanobacterial blooms

WANG Min^{1,2}, LIU Hao¹, WANG Jiangnan¹, QIU Yu¹, MA Zengling^{1,2*}

1. College of Life and Environmental Science, Wenzhou University

2. National and Local Joint Engineering Research Center of Ecological Treatment Technology for Urban Water Pollution, Wenzhou University

Abstract Water eutrophication can cause cyanobacteria blooms, which seriously affects the health of water ecosystem and threatens the safety of drinking water. Eutrophication and cyanobacteria blooms are one of the difficult problems in lake water pollution control in China. Generally, there are physical method, chemical method and biological method in control cyanobacterial blooms. In recent years, biological method has gradually attracted the attention of scholars at home and abroad due to their economically-feasible and environment-friendly characteristics. In this study, the biological control of cyanobacterial blooms using microbial method, plant method, and animal method were reviewed. The action mechanisms, application advantages and existing problems of every method were reviewed. At last, several aspects that need to be further studied were proposed.

Key words cyanobacterial bloom; biological control of algae; algicidal effect; allelopathy; ingestion

随着气候变化和富营养化的不断加剧, 蓝藻水华已成为全球性的水环境问题之一^[1-2]。近年来, 我国众多淡水湖库均有不同程度的蓝藻水华发生, 长江中下游地区尤为严重^[3]。水华蓝藻主要有微囊藻(*Microcystis*)、束丝藻(*Aphanizomenon*)、长孢藻(*Dolichospermum*)、颤藻(*Oscillatoria*)、拟柱孢藻(*Cylindrospermopsis raciborskii*)等^[4]。在营养盐充足的水体中, 当温度适宜、光照充足时, 蓝藻可在短时间内繁殖达到足够多的生物量, 并在生物(浮游动物摄食、微囊藻毒素等)或非生物(温度、营养盐、金属离子等)因素的影响下聚集形成群体细胞, 大量上浮

堆积于水体表面, 形成水华^[5]。蓝藻水华具有显著的生态效应: 一方面, 蓝藻的单一优势生长降低了水体中藻类多样性; 另一方面, 水华引发的溶解氧浓度及水体透明度下降, 严重破坏了底层水体中生物的生存环境, 导致鱼、虾的大量死亡^[6]。更为严重的是, 产毒蓝藻产生的藻毒素能对鸟类和哺乳类动物造成肝脏、消化道和神经系统的损伤, 并通过食物链富集到人体, 间接对人体健康产生威胁^[7]。

当前, 防治蓝藻水华的治理技术分为物理法、化学法和生物法 3 类。物理法主要通过机械设备或者工程方法处理水华, 如清淤、换水、超声波法和紫外

收稿日期: 2021-03-27

基金项目: 国家自然科学基金项目(41876124, 42007372); 浙江省自然科学基金项目(LQ20C030008)

作者简介: 王敏(1991—), 女, 讲师, 博士, 主要从事蓝藻水华及其次生灾害研究, Minw@wzu.edu.cn

* 责任作者: 马增岭(1976—), 男, 教授, 博士, 主要从事水华发生机理与控制技术研究, Mazengling@wzu.edu.cn

照射法等。物理法消除蓝藻水华不引起二次污染且不会引起外来生物入侵, 但该方法对处理设备要求严格, 耗时耗力, 经济成本较高^[8]。化学法主要通过投加筛选或合成的化学药剂来达到除藻目的, 主要包括除藻剂和絮凝剂 2 类, 除藻剂是利用化学试剂对蓝藻生理代谢活动的影响来抑制其生长或者直接将其杀死, 絮凝剂则通过某些材料的絮凝作用将蓝藻凝聚在一起后打捞去除。化学法除藻省时高效、立竿见影, 但易引起二次污染, 且化学试剂往往会对水域的其他生物产生一定的毒性^[9-10]。生物法治理蓝藻水华主要基于水生生物间的营养竞争和牧食关系, 通过调节水生生物群落结构, 建立健全的生态食物链, 维持整个水生态系统的平衡及良性循环^[11]。与物理和化学方法相比, 生物法治理水华因其环境友好性、高效性、专一性、低成本, 以及对细胞粒径微小的蓝藻去除率高的特点, 受到水环境领

域学者的高度关注, 具有广阔的应用前景。笔者综述了目前生物控藻的 3 种主要方法: 微生物法、植物法和水生动物法, 阐述了各种方法的控藻机理, 并分析其优缺点, 以期为湖库蓝藻水华管控提供参考。

1 微生物法

微生物控藻的机理可分为 3 类: 1) 微生物直接作用于蓝藻, 攻击蓝藻细胞或分泌胞外物质破坏蓝藻细胞, 部分微生物还能抑制蓝藻细胞的光合作用, 最终影响蓝藻生物量^[12]; 2) 利用微生物吸收降解水体中过量的营养物质, 实现对水体的净化从而达到降低蓝藻水华生物量的目的^[13]; 3) 通过生物絮凝技术降低水体中的藻细胞生物量^[14]。目前研究发现的可用于控藻的微生物主要包括噬藻体、原生动物、细菌、真菌以及放线菌(图 1)。

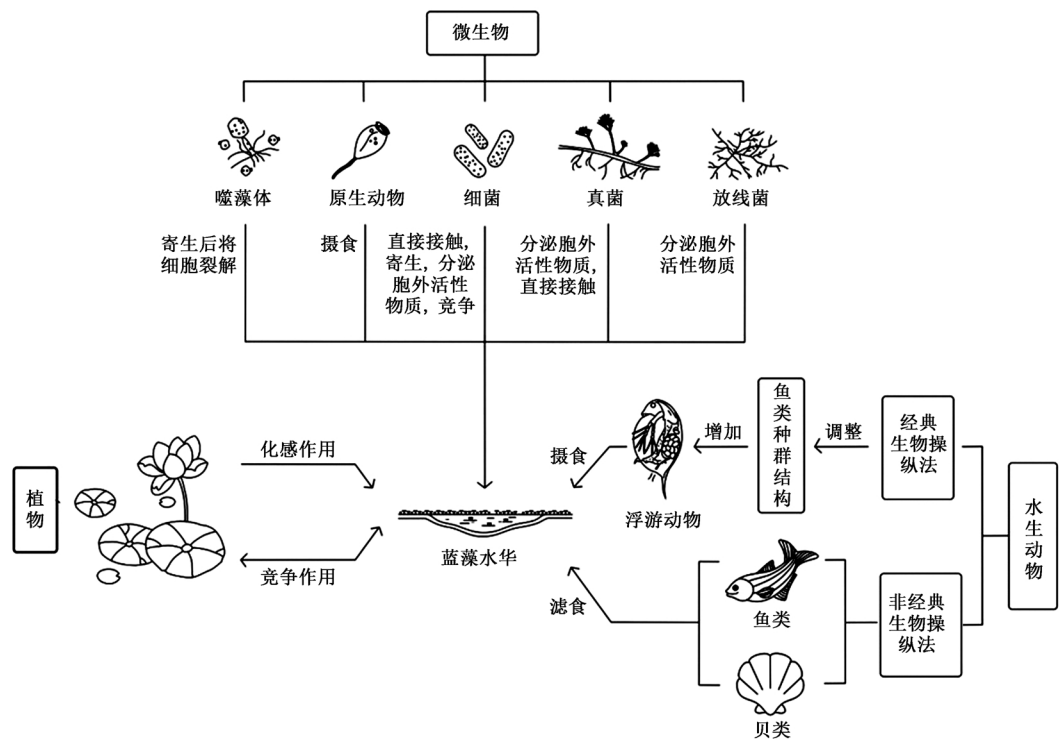


图 1 生物法治理蓝藻水华示意

Fig.1 Schematic diagram of the biological control of cyanobacteria blooms

1.1 噬藻体

噬藻体是一类可以参与宿主光合作用的特殊病毒, 广泛存在于海洋和淡水中, 数量巨大, 且具有丰富的遗传多样性, 是水生态系统的重要组成部分^[15]。噬藻体多隶属于有尾噬菌体目 (Caudovirales), 为基因组大小 18~500 kb、编码 27~600 个基因的线形双链 DNA 病毒^[16], 能通过吸附接触的方式进入藻细胞并在宿主内进行生化合成从而完成自身增殖过

程, 当噬藻体数量达到一定程度时, 蓝藻细胞发生裂解, 生物量下降, 释放到胞外的噬藻体继续作用于其他完整的藻细胞^[17]。1963 年, Safferman 等^[18]通过分离得到了世界首株噬藻体 LPP, 它能同时感染鞘丝藻 (Lynbya)、织线藻 (Plectonema) 和席藻 (Phormidium); 2002 年, 赵以军等^[19]分离得到我国第一株能够特异性感染织线藻和席藻的淡水噬藻体 PP。随着对噬藻体研究的不断深入, 新分离鉴定的噬藻体逐年增加,

众多噬藻体感染相关基因的功能不断被揭示^[20-22]。在当前阶段,虽然噬藻体能够在实验室起到良好的控藻效果,但由于其作用过程受到阳离子、光照及宿主生长状态等诸多条件的影响^[23-26],在实际操作中具有极大的不稳定性,很难将其应用于湖库蓝藻水华控制中。随着近年来对噬藻体基因的不断探索,有望未来从基因层面对噬藻体进行改良,加强其对水体不稳定环境的抗性,开发其应用潜能。

1.2 原生动物

原生动物是水生食物链的重要环节,多种原生动物以藻类为食,以满足自身生长繁殖的能量和物质需求。在蓝藻水华控制方面,原生动物具有以下优点:1)摄食范围广泛。目前已经分离到取食席藻、鱼腥藻、织线藻和微囊藻等藻种的原生动物,如美洲赭纤虫(*Blepharisma americanum*),能够摄食微囊藻,在一定程度上控制水华的发生^[27]。2)摄食量大。当水体中原生动物数量达到一定阈值时,能迅速去除水体中的藻细胞^[28]。王进等^[29]从发生水华的池塘中分离得到一种鞭毛虫(*Kinetoplastida*),可以通过胞吞作用快速捕食微囊藻,单次可吞入 10 余个藻细胞,并且可以在适宜微囊藻生长的环境条件下迅速繁殖,大量吞食藻细胞,抑制其生物量增加。3)具有较强的抗逆性。当水体中藻类较少时,原生动物可以通过形成包囊来度过食物缺乏期,而当水体中藻类增多时,虫体复苏破囊而出,继续摄食藻细胞。英国 Cubria 湖中水华的暴发和消退与蓝环虫数量及形态有密切关系,当水华消退时,蓝环虫就会形成包囊沉入水底,当水华再次暴发的时候,这些包囊又会变成营养体重新回到湖面进行摄食^[30]。4)繁殖容易。原生动物易于在室内大量培养。

1.3 细菌

1942 年,Geitler 首次发现了可以杀死刚毛藻(*Cladophora*)的溶藻黏细菌(*Polyangium parasiticum*)^[31];随后,国内外相继报道了多种溶藻细菌,主要有黏细菌(*Myxobacter*)、芽孢杆菌(*Bacillus*)、交替单胞菌(*Alteromonas*)、假单胞菌(*Pseudomonas*)、交替假单胞菌(*Pseudoalteromonas*)和弧菌(*Vibrio*)等^[32]。溶藻细菌多数为分离自水华或赤潮水域的革兰氏阴性菌,少量分离自土壤,其发挥作用的途径分为直接作用和间接作用。

溶藻细菌的直接作用途径包括接触溶藻和寄生溶藻。接触溶藻严格依赖于溶藻细菌与藻类的接触,随后细菌分泌相关水解酶类破坏藻细胞壁,导致其裂解死亡。Li 等^[33]在厦门水域分离到一株溶藻细菌 *Chitinimonas prasina* LY03,该菌株可通过鞭毛接

触黏附于 *Thalassiosira pseudonana* 藻细胞上,随后产生几丁质酶溶解藻细胞壁,导致藻细胞裂解死亡。部分细菌可以通过寄生于藻细胞内将其杀死,Burnham 等^[34]发现蛭弧菌能够寄生在席藻体内,摄食席藻体内的营养物质,并影响其正常的生理代谢,最终导致席藻的裂解。

溶藻细菌主要通过分泌胞外活性物质发挥间接控藻作用^[35]。部分芽孢杆菌、弧菌、鞘氨醇单胞菌、交替单胞菌和假交替单胞菌等可以分泌胞外活性物质(蛋白质、氨基酸、多肽、抗生素、生物碱等),这些物质可以通过影响藻细胞光合作用、抑制色素合成、引起氧化损伤、扰乱胞内正常离子代谢等多种途径作用于藻类,促使其溶解死亡^[36]。王琼^[37]从富营养化的养殖水体中分离得到一株侧孢芽孢杆菌(*Bacillus laterosporus*)SK-1,其菌体细胞对铜绿微囊藻的抑制效果不显著,而无菌上清滤液则有极强的抑藻作用,随后对无菌滤液进行了成分分析,发现该菌株发挥溶藻作用的胞外活性物质为亲水性蛋白质。此外,不动杆菌属部分细菌可以通过吸收水体中营养物质与藻类形成竞争关系,在没有外源营养物补给的情况下,藻类因营养盐不足而死亡^[38]。

1.4 真菌

真菌主要通过分泌胞外化合物溶解藻类,如枝顶孢属(*Acronium*)和翅孢壳属(*Emerellopsis*)能分泌头孢菌素 C,通过抑制蓝藻细胞壁中肽聚糖的形成发挥溶藻作用^[39]。左进城等^[40]从 28 株大型海藻的共生真菌中筛选出了 4 株菌株,其粗提物均能显著抑制水华鱼腥藻和铜绿微囊藻的生长,并从其代谢产物中分离到 32 种具有抑藻活性的单体化合物。Jia 等^[41]的研究发现,真菌也可以通过与藻细胞的接触直接将其溶解,冷杉附毛孔菌(*Trichaptum abietinum*) 1302BG 可以通过菌丝接触多种铜绿微囊藻和水华微囊藻,48 h 内即可在其细胞外形成黏膜将其包裹溶解。

1.5 放线菌

放线菌是一类广泛分布的有分枝倾向,或可能形成分枝菌丝和分生孢子的好气菌。目前发现部分链霉菌属(*Streptomyces*)有良好的抑藻效果^[42-44],如细黄链霉菌(*S. microflavus*)、球孢链霉菌(*S. globisporus*)、灭癌素链霉菌(*S. gancidicus*)和灰霉素链霉菌(*S. griseinus*)。放线菌可以通过释放胞外化合物来抑制藻类的生长或直接导致藻类死亡。Choi 等^[45]从韩国 Juam 湖的沉积物中分离得到一株链霉菌(*Streptomyces neyagawaensis*),该菌株可以通过分泌胞外化合物有效抑制水华微囊藻的生长,抑

制率高达 84.5%, 同时, 该菌株对水华鱼腥藻和颤藻的生长均有一定程度的抑制作用。徐耀波等^[46]从某富营养化景观池塘岸边的土壤中分离得到了一株马来西亚链霉菌 (*Streptomyces malaysiensis* F913), 发现该菌株的发酵液能够显著抑制铜绿微囊藻 FACHB-905 的生长。

2 植物法

植物法控制蓝藻水华主要有化感作用和竞争作用 2 种方式(图 1)。化感作用是指通过与周围生物群落稳固的化学作用关系抑制水体中有害藻类的生长; 竞争作用主要通过利用水生植物与有害藻类争夺营养盐、阳光、氧气等, 限制有害藻类的生长。

2.1 化感作用

植物可以通过在自身生长发育过程中, 经由茎叶挥发、茎叶淋溶、根系分泌及植物残株的腐解等途径, 向环境中释放化感物质来影响周围藻类的生长和代谢。利用植物的化感作用治理蓝藻水华主要有 3 个途径: 1) 将活体水生植物栽培到待处理的水体中, 利用活体植物释放的酚类、低分子有机酸、脂肪酸和萜类等化感物质来抑制有害藻类的生长^[47]。Nakai 等^[48]发现, 在营养和光照充足的条件下, 狐尾藻 (*Myriophyllum*) 释放的化感物质能有效抑制与其共培养的铜绿微囊藻的生长。此外, 也有研究表明, 水生植物产生的化感物质可以破坏藻细胞的细胞膜, 影响其光合活性, 甚至影响其体内某些酶的活性, 最终抑制其生物量的增加^[49]。2) 将植物干燥后放入水体中, 利用其浸泡后产生的物质选择性抑制某些蓝藻的生长。苏文等^[50]发现, 水稻秸秆浸泡液可以选择性抑制产毒铜绿微囊藻 FACHB-912、非产毒铜绿微囊藻 FACHB-469、产毒水华鱼腥藻 FACHB-245 和鱼害微囊藻 FACHB-1 294 的生长, 并且发现产毒蓝藻对水稻秸秆浸泡液的敏感性高于非产毒蓝藻。3) 从水生植物中提取化感物质, 将其投放到蓝藻水华水体中。何连生等^[51]发现, 白洋淀荷花茎和叶的水浸提液可以抑制铜绿微囊藻的生长, 且荷花叶水浸提液的抑藻效果优于茎水浸提液。然而, 目前由于提取的物质活性不稳定、不持久以及提取成本偏高, 该类方法在实际应用中难以普遍推广^[52]。

2.2 竞争作用

大型水生植物与有害藻类共生于同一个水生生态系统中, 彼此间存在着对营养、光照等生存条件的竞争。一方面, 通过大型水生植物对营养元素的强势占有, 可以达到降低水体富营养化、抑制浮游藻类生

长和净化水质的目的^[53]; 另一方面, 大型水生植物可以通过自身的新陈代谢改变水体的透明度、pH 和碱度等, 调节水生生态系统的结构, 从而达到控制藻类生长、抑制水华的目的^[54]。现阶段, 利用竞争作用治理水华的重要方式是植物浮床, 该方法是水污染治理与水生态修复中的一种常见技术, 自 20 世纪 80 年代以来, 已在欧美国家推广应用并取得了良好的效果。植物浮床通常选择根系发达、适应性强并具有一定经济价值的植物^[55], 常用种类有香根草 (*Vetiveria zizanioides*)、黄菖蒲 (*Iris pseudacorus*) 和西芹 (*Apium graveolens*) 等。目前, 我国部分水华水体中已引入植物浮床技术, 如三峡库区的部分富营养化支流^[56]。植物浮床对水体中的氮、磷营养盐有良好的去除作用, 可降低藻类生长的营养供给, 同时促进水体中鱼类的生长, 增加藻类捕食者的数量, 抑制水华的发生^[55]。

3 水生动物法

水生动物控藻主要是利用鱼类、浮游动物、底栖动物等水生动物的摄食行为来直接或间接控制蓝藻水华, 主要包括经典生物操纵法和非经典生物操纵法(图 1)。

3.1 经典生物操纵法

经典生物操纵法由 Shapiro 等^[57]于 1976 年提出, 指通过放养肉食性鱼类或者直接捕杀水体中以浮游动物为食的鱼类, 调整鱼类种群结构, 以此减少牧食性浮游动物的天敌, 增加水体中牧食性浮游动物的生物量, 从而增加藻类的生存压力, 降低藻类的生物量。该方法通过发挥浮游动物的生态功能来达到消除蓝藻水华的目的, 即通过调节食物链上层, 对下层藻类产生影响, 因此被称为“下行效应”。目前, 该法已经成为欧美地区许多湖泊水质管理的日常办法。尽管经典生物操纵法在控制湖库水体浮游植物总量方面具有一定的效果, 但也存在诸多弊端。首先, 浮游动物种群数量一般不大, 对浮游植物的摄食能力有限; 同时, 浮游动物摄食藻类具有选择性, 未被摄食的藻类可能再次诱发水华的暴发。刘建康等^[58]发现, 浮游动物难以摄食丝状藻类和群体藻类(如微囊藻群体), 一段时间后, 未被牧食的藻类生物量会急速增加。此外, 水生食物网的营养关系复杂, “下行效应”假说认为, 随着营养级的递减, 下行作用逐渐减弱, 据 McQueen^[59]报道, 在鱼食性鱼类与浮游动物食性鱼类之间存在的下行作用占 100%, 在浮游动物食性鱼类与浮游动物之间存在的下行作用占 88%, 而在浮游动物与浮游植物之间存在的显著下行

作用占 64%, 因此, 通过下行作用控制浮游植物的种群规模往往无法如期实现。

3.2 非经典生物操纵法

鉴于经典生物操纵法在我国湖库水华治理过程中的局限性, 刘建康等^[58]提出了利用食浮游植物的鱼类和软体动物直接控制藻类的非经典生物操纵法, 并在武汉东湖成功应用。相比于经典生物操纵法, 该方法可以滤食毫米级的藻类, 同时, 利用的操纵生物往往可以被打捞出水体, 实现水体中氮、磷等营养盐的移出, 从而改善水质。目前, 该方法使用较多的操纵生物包括各种滤食性的鱼类和贝类生物。

3.2.1 滤食性鱼类

目前, 在控制蓝藻水华方面研究最多的滤食性鱼类是鲢鱼和鳙鱼。在武汉东湖进行的围隔试验结果表明, 放养鲢、鳙的密度达到 50 g/m^3 时, 就能控制蓝藻水华的发生^[58]。郑君等^[60]在桥水库开展的生物操纵控藻工程表明, 在投放鲢鱼、鳙鱼和草鱼的比例为 2:2:1 且鱼类密度 $\geq 10 \text{ g/m}^3$ 时, 可以显著控制夏季高温期水库中的优势种属微囊藻, 去除率可达 45%~50%。与其他鱼类相比, 鲢鱼和鳙鱼具有鳃耙、鳃耙网、鳃耙管和腭皱等特殊的滤食器官, 能够拦截大于鳃孔的藻类并将其送入消化道中。同时, 相比于大型浮游动物只能滤食 $40 \mu\text{m}$ 以下的浮游植物, 鲢鱼和鳙鱼能滤食水环境中 $10 \mu\text{m}$ 至数 mm 的浮游植物^[61]。此外, 鲢鱼和鳙鱼对藻毒素具有耐受性, Xie 等^[62]的研究表明, 鲢鱼对微囊藻毒素 MC-RR 和 MC-LR 的日摄食量分别为 $1\ 202\sim 4\ 807$ 和 $681\sim 726 \mu\text{g/kg}$, 且在此种摄食情况下, 鲢鱼能至少存活 80 d。尽管鲢鱼和鳙鱼等鱼类可通过滤食方式在一定程度上控制蓝藻水华, 但其并不能完全消化摄入的蓝藻细胞, 未被消化的藻细胞会随粪便排出体外, 回到水环境中。张国华等^[63]的研究表明, 鲢鱼和鳙鱼对微囊藻的消化利用率仅为 25%~30%; 王银平等^[64]认为, 鲢鱼和鳙鱼单次滤食未对微囊藻造成生理上的致命损伤, 随粪便排泄而再次进入水体的藻细胞由于超补偿生长, 其光合活性及生长速率能够在短期恢复甚至显著增强, 有加速水华发生的潜在可能。

3.2.2 滤食性贝类

近年来, 操纵贝类生物控制蓝藻等浮游藻类水华的报道屡见不鲜。其中, 欧美国家利用斑马贻贝 (*Dreissena rostriformis bugensis*) 等调控内陆水体蓝藻水华, 并取得了良好的效果。如 Waajen 等^[65]在荷兰布雷达市一个富营养化池塘中开展了为期 14 d 的试验, 结果表明: 投加斑马贻贝后水体总叶绿素 a 和

蓝藻叶绿素 a 浓度(分别为 2.4 和 $1.0 \mu\text{g/L}$)均显著低于未投加斑马贻贝的对照组(分别为 84.1 和 $7.3 \mu\text{g/L}$); 水体透明度显著提升, 处理组达到 0.8 m 以上, 而对照组仅为 0.57 m; 斑马贻贝的加入有效改善了水体环境, 抑制了水华的发展。

我国研究得较多的贝类控藻生物包括椎实螺 (*Lymnaea* sp.)、铜锈环棱螺 (*Bellamya aeruginosa*)、河蚌 (*Corbicula fluminea*) 和三角帆蚌 (*Hyriopsis cumingii* Lea) 等。欧阳珊等^[66]指出瓣鳃类软体动物可以直接滤食水体中的藻类, 如三角帆蚌可以通过滤食作用, 摄食富营养化池塘中的大部分藻类。潘建林等^[67]在太湖梅梁湾设置了 20 个围隔, 分别研究了太湖土著贝类褶纹冠蚌 (*Cristaria plicata*)、三角帆蚌和湖螺 (*Bellamya dispiralis*) 的控藻作用, 结果表明: 3 种贝类均能显著降低水体的叶绿素 a 浓度; 试验开始 108 h 后, 各试验组水体透明度平均提高至对照组的 2.3 倍, 且试验组未出现水华, 对照组约有 1/10 的水面出现了水华; 褶纹冠蚌处理组蓝藻特别是微囊藻的生物量极显著下降, 水华被显著抑制。

然而, 该方法也存在与以滤食性鱼类为操控生物相同的问题, 即贝类无法完全消化蓝藻细胞。屈铭志等^[68]指出, 铜锈环棱螺将未消化的藻细胞以被粪便包裹的方式排出体外, 经检测, 其中具有典型生理结构和活性的微囊藻占据了粪便量的 93%, 当粪便解体后, 未死亡的微囊藻会重新进入水体, 引起水华的二次暴发。但是, 如果水体中存在一定量的泥沙, 泥沙会对粪便进行包裹, 由于泥沙的包裹性较强, 70 h 后才会出现半数粪便解体, 此时, 粪便中的微囊藻大部分已经死亡或者失去活性, 不容易引起二次水华。同时, 三角帆蚌也无法完全消化摄入的藻类, 其对微囊藻、隐藻、裸藻的消化率分别为 63.8%、41.1% 和 46.5%^[69]。

4 结语与展望

(1) 微生物法治理水华特异性强且对于环境友好, 通常不会引起二次污染; 且微生物繁殖能力强, 可以大量培养获得。然而, 由于不同微生物对不良环境的抗性差异很大, 目前仍无法在天然水体中大规模应用微生物法控制蓝藻水华。基于目前的试验技术和手段, 可以从以下几个方面着手开展研究: 1) 尽量使用从本地污染水体中分离出的抑藻微生物, 其对环境的良好适应性有利于提高控藻效果; 2) 对实验室培养出的微生物进行一段时间驯化, 使其适应实际水环境后再投入自然水体; 3) 可以通过基因工程的方法定向诱变, 不断地培育和优化抑藻微

生物,提高其对环境适应性,使其可以更好地应对实际水华治理中的各种恶劣环境,发挥抑藻作用。

(2)植物法治理水华一方面通过植物的生理活动消耗水体中的营养盐,限制藻类生长;另一方面通过分泌化感物质抑制藻类的生长。对于化感作用途径来说,水华抑制效果与植物排放化感物质的效率、水体中化感物质的浓度、化感物质的化学性质、化感物质的具体毒理机制以及目标蓝藻的种类息息相关;而对于竞争作用途径,目前常用的植物浮床载体容易损坏,无法长期支撑植物吸收水中的营养物质,载体的分离、降解或者腐败会导致其失去作用。基于目前存在的具体问题,未来针对植物法控制蓝藻水华的研究可聚焦于以下几个方面:1)如何提高植物释放化感物质的速率;2)如何提高自然水体中化感物质的浓度;3)研究化感物质的生化和毒理性质;4)研究化感物质与目标蓝藻的作用机制;5)开发植物浮床的新载体。

(3)浮游动物、鱼类和贝类生物控制蓝藻水华的方法有相似之处,它们都可以通过摄食作用消除转化水体中的蓝藻细胞,然而却都不能完全消化藻细胞;它们均需在水体中达到一定的生物量,才能起到明显控制蓝藻水华的作用。但不同操控生物由于其自身大小和食性的差别,对蓝藻细胞的滤食范围和种类有所不同,此外,在我国通过操控浮游动物有效控制蓝藻水华的报道较为鲜见,而使用贝类和鱼类控制水华的报道众多。鉴于目前各类操纵生物均不能完全消化藻细胞的困境,未来应该着力研究如何处理未被生物消化的藻细胞,并开发和利用新的控藻动物,特别是土著水生动物资源的开发,将有利于稳定水生动物除藻的效果,也能一定程度上避免生物入侵。

此外,单一运用某一种生物方法治理水华的效果往往是有限的,未来研究可聚焦于多种生物方法联用,提出能够彻底清除蓝藻水华的方法。

参考文献

- [1] HUISMAN J, CODD G A, PAERL H W, et al. Cyanobacterial blooms[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2018, 16(8): 471-483.
- [2] HO J C, MICHALAK A M, PAHLEVAN N. Widespread global increase in intense lake phytoplankton blooms since the 1980s[J]. *Nature*, 2019, 574: 667-670.
- [3] 马健荣, 邓建明, 秦伯强, 等. 湖泊蓝藻水华发生机理研究进展[J]. *生态学报*, 2013, 33(10): 3020-3030.
- [4] MA J R, DENG J M, QIN B Q, et al. Progress and prospects on cyanobacteria bloom-forming mechanism in lakes[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(10): 3020-3030.
- [5] 贾晓会, 施定基, 史绵红, 等. 巢湖蓝藻水华形成原因探索及“优势种光合假说”[J]. *生态学报*, 2011, 31(11): 2968-2977.
- [6] JIA X H, SHI D J, SHI M H, et al. Formation of cyanobacterial blooms in Lake Chaohu and the photosynthesis of dominant species hypothesis[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(11): 2968-2977.
- [7] XIAO M, LI M, REYNOLDS C S. Colony formation in the cyanobacterium *Microcystis*[J]. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 2018, 93(3): 1399-1420.
- [8] 胡鸿钧. 水华蓝藻生物学[M]. 北京: 科学出版社, 2011.
- [9] 李嗣新. 微囊藻毒素的生态学和毒理学研究[D]. 武汉: 中国科学院研究生院(水生生物研究所), 2007.
- [10] 田静思, 都凯, 王金恒, 等. 水华蓝藻物理控制方法研究进展[J]. *资源节约与环保*, 2018(12): 45-46.
- [11] 赵小丽, 宋立荣, 张小明. 硫酸铜控藻对浮游植物群落的影响[J]. *水生生物学报*, 2009, 33(4): 596-602.
- [12] ZHAO X L, SONG L R, ZHANG X M. Effects of copper sulfate treatment on eutrophic urban lake phytoplankton communities[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2009, 33(4): 596-602.
- [13] 赵志红, 自俊青, 黄毕生. 洱海植物絮凝剂除藻试验初探[J]. *环境科学导刊*, 2018, 37(1): 15-16.
- [14] ZHAO Z H, ZI J Q, HUANG B S. Preliminary study on algae removal test of plant flocculants in Erhai Lake[J]. *Environmental Science Survey*, 2018, 37(1): 15-16.
- [15] 陆开宏. 蓝藻水华与2种藻食性水生动物的相互作用[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2009.
- [16] 赵以军, 刘永定. 有害藻类及其微生物防治的基础: 藻菌关系的研究动态[J]. *水生生物学报*, 1996, 20(2): 173-181.
- [17] ZHAO Y J, LIU Y D. Possible microbial control on the adverse impacts of algae-current information about the relationship between algae and microbes[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1996, 20(2): 173-181.
- [18] 李明堂, 刘梦洋, 曹国军, 等. 耐冷菌强化去除农田径流污染水体中氮磷的模拟研究[J]. *水土保持学报*, 2012, 26(5): 160-163.
- [19] LI M T, LIU M Y, CAO G J, et al. Study on removal simulation of nitrogen and phosphorus in water polluted with runoff from farm land by a psychrotolerant bacterium[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2012, 26(5): 160-163.
- [20] SUN R, SUN P F, ZHANG J H, et al. Microorganisms-based methods for harmful algal blooms control: a review[J]. *Bioresource Technology*, 2018, 248: 12-20.
- [21] 高恶斌, 董一鸣. 噬藻体遗传多样性及其分子生态学研究现状与展望[J]. *生态科学*, 2016, 35(2): 166-173.
- [22] GAO E B, DONG Y M. Advances in researches on cyanophage genetic diversity and molecular ecology[J]. *Ecological Science*, 2016, 35(2): 166-173.
- [23] KING A M Q, LEFKOWITZ E, ADAMS M J, et al. Virus taxonomy: ninth report of the international committee on taxonomy of viruses[M]. Amsterdam: Elsevier Academic Press, 2011: 39-98.
- [24] 袁梓铭. 蓝藻病毒噬藻体的感染特性与应用前景[J]. *环境保护与循环经济*, 2015, 35(12): 38-41.
- [25] SAFFERMAN R S, MORRIS M E. Algal virus: isolation[J]. *Science*, 1963, 140: 679-680.
- [26] 赵以军, 程凯, 石正丽, 等. 我国首株噬藻体(蓝藻病毒)的分离与鉴定[J]. *自然科学进展*, 2002, 12(9): 923-927.
- [27] OU T, GAO X C, LI S H, et al. Genome analysis and gene nblA

- identification of *Microcystis aeruginosa* myovirus (MaMV-DC) reveal the evidence for horizontal gene transfer events between cyanomyovirus and host[J]. The Journal of General Virology, 2015, 96(12): 3681-3697.
- [21] XUE C L, LIU X X, WANG Q, et al. The isolation and genome sequencing of a novel cyanophage S-H68 from the Bohai Sea, China[J]. Marine Genomics, 2020, 53: 100739.
- [22] YANG F, JIN H, WANG X Q, et al. Genomic analysis of Mic1 reveals a novel freshwater long-tailed cyanophage[J]. Frontiers in Microbiology, 2020, 11: 484.
- [23] CSÉKE C S, FARKAS G L. Effect of light on the attachment of cyanophage AS-1 to *Anacystis nidulans*[J]. Journal of Bacteriology, 1979, 137(1): 667-669.
- [24] 李林, 朱伟, 罗永刚. 钙、镁离子在水流作用下对铜绿微囊藻生长的影响[J]. 环境科学与技术, 2012, 35(5): 9-13.
LI L, ZHU W, LUO Y G. Effects of calcium/magnesium ions on growth of *Microcystis aeruginosa* under water flow[J]. Environmental Science & Technology, 2012, 35(5): 9-13.
- [25] WEINBAUER M G, HÖFLE M G. Significance of viral lysis and flagellate grazing as factors controlling bacterioplankton production in a eutrophic lake[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1998, 64(2): 431-438.
- [26] 周起超, 周飞, 廖明军, 等. 不同光、温条件下野生宿主对噬藻体PP的光修复率[J]. 生态学报, 2010, 30(7): 1868-1874.
ZHOU Q C, ZHOU F, LIAO M J, et al. The photoreactivation ratio of cyanophage PP in wild host under different light or temperature conditions[J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(7): 1868-1874.
- [27] CHAPMAN I J. Predator-prey interactions between the ciliate *Blepharisma americanum* and toxic (*Microcystis* spp.) and non-toxic (*Chlorella vulgaris*, *Microcystis* sp.) photosynthetic microbes[J]. Aquatic Microbial Ecology, 2019, 83(3): 211-224.
- [28] 刘新尧, 石苗, 廖永红, 等. 食藻原生动物及其在治理蓝藻水华中的应用前景[J]. 水生生物学报, 2005, 29(4): 456-461.
LIU X Y, SHI M, LIAO Y H, et al. Protozoa capable of grazing on cyanobacteria and its biological control of the algae blooming[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2005, 29(4): 456-461.
- [29] 王进, 李建宏, 华秀红, 等. 吞噬微囊藻的鞭毛虫的培养[J]. 湖泊科学, 2005, 17(2): 183-187.
WANG J, LI J H, HUA X H, et al. Culture of a *Microcystis*-eating flagellate[J]. Journal of Lake Science, 2005, 17(2): 183-187.
- [30] CANTER H M, HEANEY S I, LUND J W G. The ecological significance of grazing on planktonic populations of cyanobacteria by the ciliate *Nassula*[J]. New Phytologist, 1990, 114(2): 247-263.
- [31] GEITLER L. Morphologie, entwicklungsgeschichte und systematik neuer bemerkenswerter atmophytischer algen aus wien[J]. Flora Oder Allgemeine Botanische Zeitung, 1942, 136(1): 1-29.
- [32] 彭玉辅, 刘丽, 魏大巧, 等. 溶藻微生物的研究进展[J]. 生物技术通报, 2011(11): 48-53.
PENG Y F, LIU L, WEI D Q, et al. Advances in research of algicidal microorganism[J]. Biotechnology Bulletin, 2011(11): 48-53.
- [33] LI Y, LEI X Q, ZHU H, et al. Chitinase producing bacteria with direct algicidal activity on marine diatoms[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 21984.
- [34] BURNHAM J C, COLLART S A, DAFT M J. Myxococcal predation of the cyanobacterium *Phormidium luridum* in aqueous environments[J]. Archives of Microbiology, 1984, 137(3): 220-225.
- [35] 陈莉婷, 左俊, 陶思依, 等. 利用微生物控制蓝藻研究进展[J]. 武汉大学学报(理学版), 2019, 65(4): 401-410.
CHEN L T, ZUO J, TAO S Y, et al. Progress in control of cyanobacteria by microorganism[J]. Journal of Wuhan University (Natural Science Edition), 2019, 65(4): 401-410.
- [36] ZHANG X, SONG T, MA H, et al. Physiological response of *Microcystis aeruginosa* to the extracellular substances from an *Aeromonas* sp.[J]. RSC Advances, 2016, 6(105): 103662-103667.
- [37] 王琼. 一株铜绿微囊藻抑藻菌的分离鉴定及其抑藻特性研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2014.
- [38] 景澄茗, 林涵, 陈庆丽, 等. 微生物控制水华藻的研究进展[J]. 环境保护科学, 2014, 40(6): 34-37.
JING C M, LIN H, CHEN Q L, et al. Progress in control of algae with microorganism[J]. Environmental Protection Science, 2014, 40(6): 34-37.
- [39] 张勇, 席宇, 吴刚. 溶藻细菌杀藻物质的研究进展[J]. 微生物学通报, 2004, 31(1): 127-131.
ZHANG Y, XI Y, WU G. Advances on algicidal substances produced by algicidal bacteria[J]. Microbiology, 2004, 31(1): 127-131.
- [40] 左进城, 苗凤萍, 王爱云, 等. 大型海藻内共生真菌次生代谢产物中抑制水华蓝藻物质的分离与活性[J]. 植物科学学报, 2014, 32(5): 509-516.
ZUO J C, MIAO F P, WANG A Y, et al. Identification of compounds with allelopathy on bloom microalgae from the secondary metabolites of endophytic fungi isolated from marine macroalgae and the algicidal activities[J]. Plant Science Journal, 2014, 32(5): 509-516.
- [41] JIA Y, HAN G M, WANG C Y, et al. The efficacy and mechanisms of fungal suppression of freshwater harmful algal bloom species[J]. Journal of Hazardous Materials, 2010, 183(1/2/3): 176-181.
- [42] 王慧玲, 叶新, 赵以军, 等. 一株高效溶藻放线菌的分子生物学鉴定[J]. 环境科学与技术, 2009, 32(6): 17-19.
WANG H L, YE X, ZHAO Y J, et al. Molecular biology identification of alga-lysing actinomycete AN₀₂[J]. Environmental Science & Technology, 2009, 32(6): 17-19.
- [43] 崔妍, 李建宏, 汪燕, 等. 高效抑藻放线菌的筛选和活性[J]. 生态学报, 2008, 28(11): 5691-5697.
CUI Y, LI J H, WANG Y, et al. Isolation of a strong antialgal *Streptomyces* strain and study on its antialgal activities[J]. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(11): 5691-5697.
- [44] 陈旭清, 张建华, 武哈琪, 等. 水体中放线菌的抑藻效果及抑藻机理[J]. 江苏水利, 2019(11): 26-31.
CHEN X Q, ZHANG J H, WU H Q, et al. Algal inhibition effect and mechanism of *Actinomycetes* in water[J]. Jiangsu Water Resources, 2019(11): 26-31.
- [45] CHOI H J, KIM B H, KIM J D, et al. *Streptomyces neyagawaensis* as a control for the hazardous biomass of *Microcystis aeruginosa* (Cyanobacteria) in eutrophic freshwaters[J]. Biological Control, 2005, 33(3): 335-343.

- [46] 徐耀波, 谢洁, 潘国庆, 等. 1株抑制铜绿微囊藻生长的放线菌的分离鉴定[J]. 西南大学学报(自然科学版), 2015, 37(10): 57-61.
- XU Y B, XIE J, PAN G Q, et al. Isolation and identification of an actinomycete strain with algicidal activity against *Microcystis aeruginosa*[J]. Journal of Southwest University (Natural Science Edition), 2015, 37(10): 57-61.
- [47] 张之浩, 吴晓美, 陈永华. 湿地水生植物化感抑藻研究进展[J]. 环境与可持续发展, 2015, 40(5): 71-74.
- ZHANG Z H, WU X F, CHEN Y H. Progress of research on inhibitory allelopathy of wetland aquatic plant species on algae[J]. Environment and Sustainable Development, 2015, 40(5): 71-74.
- [48] NAKAI S, INOUE Y, HOSOMI M, et al. *Myriophyllum spicatum*-released allelopathic polyphenols inhibiting growth of blue-green algae *Microcystis aeruginosa*[J]. Water Research, 2000, 34(11): 3026-3032.
- [49] 祝志林. 两种观赏型水生植物对铜绿微囊藻生长的抑制作用研究[D]. 长沙: 湖南大学, 2014.
- [50] 苏文, 陈洁, 张胜鹏, 等. 水稻秸秆浸泡液对蓝藻和绿藻生长选择性抑制作用[J]. 环境科学, 2017, 38(7): 2901-2909.
- SU W, CHEN J, ZHANG S P, et al. Selective inhibition of rice straw extract on growth of cyanobacteria and chlorophyta[J]. Environmental Science, 2017, 38(7): 2901-2909.
- [51] 何连生, 孟繁丽, 刁晓君, 等. 白洋淀荷茎叶提取液对铜绿微囊藻及四尾栅藻化感效应[J]. 环境科学, 2013, 34(7): 2637-2641.
- HE L S, MENG F L, DIAO X J, et al. Allelopathic effect of *Nelumbo nucifera* stem and leaf tissue extract on the growth of *Microcystis aeruginosa* and *Scenedesmus quadricauda*[J]. Environmental Science, 2013, 34(7): 2637-2641.
- [52] 王寿兵, 徐紫然, 张洁. 大型湖库富营养化蓝藻水华防控技术发展述评[J]. 水资源保护, 2016, 32(4): 88-99.
- WANG S B, XU Z R, ZHANG J. A review of technologies for prevention and control of cyanobacteria blooms in large-scale eutrophicated lakes and reservoirs[J]. Water Resources Protection, 2016, 32(4): 88-99.
- [53] XIONG J B, GUO G L, MAHMOOD Q, et al. Nitrogen removal from secondary effluent by using integrated constructed wetland system[J]. Ecological Engineering, 2011, 37(4): 659-662.
- [54] BAKKER E S, van DONK E, DECLERCK S A J, et al. Effect of macrophyte community composition and nutrient enrichment on plant biomass and algal blooms[J]. Basic and Applied Ecology, 2010, 11(5): 432-439.
- [55] 朱术超, 刘毅, 李善, 等. 几种植物浮床的水质净化及水华防治效率[J]. 中山大学学报(自然科学版), 2016, 55(6): 140-147.
- ZHU S C, LIU Y, LI S, et al. Effects of plant floating beds on water purification and bloom control[J]. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni, 2016, 55(6): 140-147.
- [56] 吴科君. 植物浮床系统对三峡库区支流库湾富营养化水体的净化效果研究[D]. 重庆: 西南大学, 2020.
- [57] SHAPIRO J, LAMARRA V, LYNCH M. Biomanipulation: an ecosystem approach to lake restoration[EB/OL]. [2021-03-20]. https://www.researchgate.net/publication/284627087_Biomanipulation_An_ecosystem_approach_to_lake_restoration.
- [58] 刘建康, 谢平. 用鲢鳙直接控制微囊藻水华的围隔试验和湖泊实践[J]. 生态科学, 2003, 22(3): 193-198.
- LIU J K, XIE P. Direct control of *Microcystis* bloom through the use of planktivorous carp-closure experiments and lake fishery practice[J]. Ecologic Science, 2003, 22(3): 193-198.
- [59] MCQUEEN D J. OPINION Manipulating lake community structure: where do we go from here[J]. Freshwater Biology, 1990, 23(3): 613-620.
- [60] 郑君, 龚淑艳, 王晓红, 等. 生物操纵法对调蓄水库藻类的控制[J]. 供水技术, 2014, 8(5): 5-7.
- ZHENG J, GONG S Y, WANG X H, et al. Algae control of regulating reservoir by bio-manipulation method[J]. Water Technology, 2014, 8(5): 5-7.
- [61] 此里能布, 毛建忠, 黄少峰. 经典与非经典生物操纵理论及其应用[J]. 生态科学, 2012, 31(1): 87-91.
- CI L N B, MAO J Z, HUANG S F. Theory and application of biomanipulation and non-traditional biomanipulation[J]. Ecological Science, 2012, 31(1): 87-91.
- [62] XIE L Q, XIE P, OZAWA K, et al. Dynamics of microcystins-LR and -RR in the phytoplanktivorous silver carp in a sub-chronic toxicity experiment[J]. Environmental Pollution, 2004, 127(3): 431-439.
- [63] 张国华, 曹文宣, 陈宜瑜. 湖泊放养渔业对我国湖泊生态系统的影响[J]. 水生生物学报, 1997, 21(3): 271-280.
- ZHANG G H, CAO W X, CHEN Y Y. Effects of fish stocking on lake ecosystems in China[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1997, 21(3): 271-280.
- [64] 王银平, 谷孝鸿, 曾庆飞, 等. 控(微囊)藻鲢、鳙排泄物光能与生长活性[J]. 生态学报, 2014, 34(7): 1707-1715.
- WANG Y P, GU X H, ZENG Q F, et al. Growth and photosynthetic activity of *Microcystis* colonies after gut passage through silver carp and bighead carp[J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(7): 1707-1715.
- [65] WAAJEN G W A M, van BRUGGEN N C B, PIRES L M D, et al. Biomanipulation with quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis*) to control harmful algal blooms in eutrophic urban ponds[J]. Ecological Engineering, 2016, 90: 141-150.
- [66] 欧阳珊, 吴小平, 舒凤月. 小型腹足类齿舌的扫描电镜观察[J]. 动物学杂志, 2001, 36(5): 2-3, 1.
- OUYANG S, WU X P, SHU F Y. Observation on *Radula* of small Gastropoda by SEM[J]. Chinese Journal of Zoology, 2001, 36(5): 2-3, 1.
- [67] 潘建林, 徐在宽, 唐建清, 等. 湖泊大型贝类控藻与净化水质的研究[J]. 海洋湖沼通报, 2007(2): 69-79.
- PAN J L, XU Z K, TANG J Q, et al. Study on the effects of large mollusks on algal control and water quality at Meiliang gulf in Taihou Lake[J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2007(2): 69-79.
- [68] 屈铭志, 屈云芳, 任文伟, 等. 铜锈环棱螺控制微囊藻水华的机理研究[J]. 复旦学报(自然科学版), 2010, 49(3): 301-308, 395.
- QU M Z, QU Y F, REN W W, et al. The mechanism of controlling *Microcystis* bloom by *Bellamya aeruginosa*[J]. Journal of Fudan University (Natural Science), 2010, 49(3): 301-308, 395.
- [69] 朱小龙, 谷娇, 靳辉, 等. 太湖河蚬(*Corbicula fluminea*)对富营养水体水质的改善作用[J]. 湖泊科学, 2015, 27(3): 486-492.
- ZHU X L, GU J, JIN H, et al. Effects of *Corbicula fluminea* in Lake Taihu on improvement of eutrophic water quality[J]. Journal of Lake Sciences, 2015, 27(3): 486-492. □