



专论与综述

马赛菌属细菌研究进展

杨恩东 崔丹曦 汪维云*

安徽农业大学生命科学学院 安徽 合肥 230036

摘要: 1998年 La Scola 等以 *Massilia timonae* UR/MT95^T 为模式种建立了马赛菌属(*Massilia*)。近 10 年来对该菌的研究发展迅速,目前该属包含 43 个有效描述种,其分类地位为:细菌域(*Bacteria*) 变形菌门(*Proteobacteria*) β 变形菌纲(*Betaproteobacteria*)伯克霍尔德氏菌目(*Burkholderiales*)草酸杆菌科(*Oxalobacteraceae*)。该菌群在土壤环境中广泛分布,此外从人类临床样本、植物、水、冰芯、空气和岩石等生境中也分离得到。马赛菌不仅能够合成多种次级代谢产物和酶,而且具有溶磷、降解菲和耐受重金属等多种功能,因此近年来引起了各国研究者的广泛关注。本文综述了马赛菌属的发现、建立、分类学特征、生态分布、生物学特性及其在土壤修复领域、化工和医药生产等领域的研究进展和应用前景。

关键词: 马赛菌属, 细菌, 分类, 次级代谢产物, 应用

Research progress on the genus *Massilia*

YANG En-Dong CUI Dan-Xi WANG Wei-Yun*

School of Life Sciences, Anhui Agricultural University, Hefei, Anhui 230036, China

Abstract: The genus of *Massilia* was proposed by La Scola et al with *Massilia timonae* UR/MT95^T as the type species in 1998. In the last decade, studies on this genus have got much attention and undergone fast developments. Up to date, this genus comprises 43 validly described species, which belongs to the family *Oxalobacteraceae* of the class *Betaproteobacteria* in the phylum *Proteobacteria*. Members of genus *Massilia* widely distribute in soil, as well as clinical specimen, plant, water, ice core, air and the surface of rock. *Massilia* can not only synthesize multiple secondary metabolites and enzymes, but also have many functions such as phosphorus solubilization, degradation of phenanthrene and resistance to heavy metals. *Massilia* has attracted the attention of researchers in various countries. This paper reviews the research progress of the establishment of *Massilia*, taxonomic characteristics, their distribution in the environments, as well as the application prospect in soil remediation, chemical and medical industry.

Keywords: *Massilia*, Bacteria, Taxonomy, Secondary metabolites, Application

Foundation item: National Natural Science Foundation of China (41401275)

*Corresponding author: Tel: 86-551-65786663; E-mail: weiywswzy@163.com

Received: 23-07-2018; **Accepted:** 19-11-2018; **Published online:** 13-12-2018

基金项目: 国家自然科学基金(41401275)

*通信作者: Tel: 0551-65786663; E-mail: weiywswzy@163.com

收稿日期: 2018-07-23; 接受日期: 2018-11-19; 网络首发日期: 2018-12-13

马赛菌属(*Massilia*)菌株隶属于细菌域(*Bacteria*)变形菌门(*Proteobacteria*) β 变形菌纲(*Betaproteobacteria*)伯克霍尔德氏菌目(*Burkholderiales*)草酸杆菌科(*Oxalobacteraceae*),目前已发现43个有效描述种,其典型特征为革兰氏染色反应阴性,细胞杆状、不产芽孢、好氧,能运动(*M. arvi* THG-RS20^T、*M. humi* THG-S6.8^T、*M. glaciei* B448-2^T和*M. varians* comb. CCUG 35299^T除外);其主要脂肪酸有C_{16:1} ω 7c和/或*iso*-C_{15:0} 2-OH、C_{18:1} ω 7c、C_{16:0}和C_{10:0} 3-OH。主要呼吸醌为Q-8,主要极性脂有双磷脂酰甘油(Diphosphatidylglycerol)、磷脂酰乙醇胺(Phosphatidylethanolamine)和磷脂酰甘油(Phosphatidylglycerol);DNA中(G+C)mol%含量较高,达62.0–69.9 mol%^[1-2]。菌落一般为黄色、白色、黄褐色,少数菌株有更加鲜艳的颜色,例如粉红色^[3-4]和紫色。

马赛菌属成员表现出多种生理活性,例如,*Massilia tieshanensis* TS3^T能够耐受As³⁺、Cu²⁺、Zn²⁺、Ni²⁺和Cd²⁺等多种重金属^[5];恶臭马赛菌(*M. putida* 6NM-7^T)能够产生二甲基二硫醚^[6]; *Massilia* sp. WG5能够降解菲^[7]; *M. chloroacetimidivorans* TA-C7e^T能够降解氯乙酰胺^[8]; *Massilia* sp. UMI-21能够合成聚羟基烷酸酯(Polyhydroxyalkanoates, PHA)等。因此,马赛菌属菌株在农业、工业、医药和环境等领域具有巨大的潜在应用潜力。本文对马赛菌的发现、建立、生态分布、生物学特性及其应用前景进行综述。

1 马赛菌属的建立及研究现状

1.1 马赛菌属的建立

马赛菌属菌株最初是在1998年由La Scola等从一位患有免疫功能缺失的25岁小脑损伤患者的血液中分离的,16S rRNA基因序列分析表明该菌与*Duganella zoogloeoides* (formerly *Zoogloea ramigera* 115)和*Telluria mixta*相似性最高,进一步研究发现该菌在细胞形态、(G+C)mol%含量和脂肪酸组成等方面与后者存在明显差异,综合基因型与

表型特征,以菌株*Massilia timonae*为模式菌株,建立了一个新的菌属——马赛菌属(*Massilia*)^[9]。Xu等^[10]研究发现在*Naxibacter alkalitolerans*中存在一种特殊的极性脂——磷脂酰肌醇甘露糖苷,这是首次在革兰氏阴性菌中发现这种极性脂,因此他们建议将*Naxibacter*作为草酸杆菌科的一个新属。但Kämpfer等^[11-12]和Weon等^[13]研究发现*Naxibacter alkalitolerans*并不含有磷脂酰肌醇甘露糖苷,这与Xu等^[10]研究结果明显不同。Kämpfer等^[12]认为*Massilia*和*Naxibacter*属之间并没有明显的属间差异,建议将*Naxibacter*属下的4个种都重新划分到马赛菌属下。虽然马赛菌属从发现至今只有短短20年时间,但各国学者对此属种的分类以及生物学功效已有较为系统的认识。

1.2 马赛菌属有效发表的种

自La Scola等^[9]于1998年首次发现*Massilia*至今20年间,一些新的马赛菌属新种相继被发现,截至2018年9月,已经正式发表的马赛菌属细菌种有43个,其中从土壤中分离发现的菌种数量最多,包括*M. agri* K3-1^{T[14]}, *M. alkalitolerans* YIM 31775^T (*Naxibacter alkalitolerans* YIM 31775^T), *M. arvi* THG-RS20^{T[15]}, *M. brevitalea* byr23-80^{T[16]}, *M. chloroacetimidivorans* TA-C7e^{T[8]}, *M. flava* Y9^{T[17]}, *M. albidiflava* 45^T, *M. dura* 16^T, *M. lutea* 101^T, *M. plicata* 76^{T[18]}, *M. humi* THG-S6.8^{T[19]}, *M. kyonggiensis* TSA1^{T[20]}, *M. lurida* D5^{T[21]}, *M. namucunensis* 333-1-0411^{T[22]}, *M. neuiana* PTW21^{T[23]}, *M. phosphatilytica* 12OD1^{T[24]}, *M. pinisoli* T33^{T[25]}, *M. putida* 6NM-7^{T[6]}, *M. agilis* J9^T, *M. solisilvae* J18^T, *M. terrae* J11^{T[26]}, *M. tieshanensis* TS3^{T[5]}, *M. umbonata* LPO1^{T[27]}, *M. violacea* CAVIO^{T[28]}和*M. armeniaca*^{T[29]}等;其次是从空气中分离的,包括*M. aerilata* 5516S-11^{T[30]}, *M. jejuensis* 5317J-18^T, *M. suwonensis* (*Naxibacter suwonensis* 5414S-25^T)^[13], *M. niabensis* 5420S-26^T, *M. niastensis* 5516S-1^{T[31]}和*M. norwichensis* NS9^{T[3]}等;从水中分离的菌株有*M.*

aurea AP13^{T[32]}; 从冰川中分离的菌株包括 *M. eurypsychrophila* B528-3^{T[4]}, *M. glaciei* B448-2^{T[2]}, *M. psychrophila* B1555-1^{T[33]}, *M. yuzhufengensis* Y1243-1^{T[34]}和 *M. violaceinigra* B2^{T[35]}等; 从人类临床标本分离的菌株有 *M. oculi* CCUG 43427A^{T[36]}, *M. timonae* UR/MT95^{T[9]}, *M. varians* CCUG 35299^T (*Naxibacter varians* CCUG 35299^T), *M. haematophilus* (*Naxibacter haematophilus* CCUG 38318^T)和 *Massilia consociata* CCUG 58010^{T[11-12]}; 此外还有分离自岩石表面的马赛菌, 如 *M. buxea* A9^{T[1]}。显然, 土壤是马赛菌的主要生存环境, 占总菌种数的 60%, 另外空气、水、岩石表面及生物体内等生境也有马赛菌的分布。已发表的马赛菌菌种名称及其分离生境信息等详见表 1。

1.3 马赛菌属的分类学特征

1.3.1 形态和生理生化特征

马赛菌菌落多为黄色, 少数为白色、粉色或紫黑色^[3-4], 细胞形态多杆状, 不产生芽孢, 其中大部分细胞长度在 1.0 μm–4.0 μm 范围内, 而少数菌株^[2,15-16]细胞长达几十微米, 个别菌株细胞长度受培养基成分影响变化很大^[16]。除 *M. arvi* THG-RS20^{T[15]}、*M. humi* THG-S6.8^{T[19]}、*M. glaciei* B448-2^{T[2]}、*M. varians* comb. CCUG 35299^{T[11]}不能运动外, 绝大多数马赛菌具有鞭毛, 能运动。马赛菌为好氧菌, 革兰氏反应阴性。大部分菌株最适生长温度为 28–30°C, 最适生长 pH 值为 7.0–7.5, 而冰芯来源的马赛菌 *M. eurypsychrophila* B528-3^T最适生长温度仅为 10 °C。不同菌株氧化酶、脲酶、七叶灵和明胶水解结果不同。

1.3.2 化学分类学特征

马赛菌主要的脂肪酸有 C_{16:1ω7c} 和 / 或 *iso*-C_{15:0-2-OH}, C_{18:1ω7c}, C_{16:0} 和 C_{10:0-3-OH}, 主要的极性脂有双磷脂酰甘油(Diphosphatidylglycerol)、磷脂酰乙醇胺(Phosphatidylethanolamine)和磷脂酰甘油(Phosphatidylglycerol)。主要呼吸醌为 Q-8, 少数菌株含有少量的 Q-7 或 Q-9。

1.3.3 分子分类学特征

马赛菌属隶属于草酸杆菌科, 在基于草酸杆菌

科中相关菌株 16S rRNA 基因序列构建的系统进化树中, 马赛菌属内有效描述种形成 2 个分支(图 1)。8 株有效种聚于一个分支, 其中冰川来源的 5 株马赛菌中, 除 *M. yuzhufengensis* Y1243-1^T外的 4 株 *M. glaciei* B448-2^T、*M. eurypsychrophila* B528-3^T、*M. psychrophila* B1555-1^T和 *M. violaceinigra* B2^T都在这个分支, 我们新分离的菌株 SOD 也在这个分支内。另外 35 个有效描述种形成一个分支, 并分为 2 个亚分支。其中 *Massilia violacea* CAVIO^T、*Massilia armeniaca* ZMN-3^T、*Massilia humi* THG S6.8^T与 *Pseudoduganella* 和 *Duganella* 部分菌株聚类在一起, 说明它们亲缘关系较近, 它们的分类地位有待进一步研究。能够产生 PHA 的 7 株马赛菌中, 有 5 株聚于一个亚分支, 我们从岩石表面分离到的菌株 *M. buxea* A9^T在这个分支内。马赛菌属成员基因组 DNA 中(G+C)mol% 含量为 62 mol%–69.9 mol%^[1-2]。

本实验室分别从岩石表面和土壤分离得到了 2 株马赛菌 A9 和 SOD。基于 16S rRNA 基因序列、DNA-DNA 杂交以及呼吸醌等多相分类学实验结果, 将菌株 A9 鉴定为马赛菌属的一个新种, 命名为 *M. buxea* A9^{T[1]} (菌株 SOD 部分研究工作将另文发表)。

2 马赛菌属细菌种分布的生境多样性

马赛菌属细菌在全球分布广泛, 先后在中国^[1,4,24,33-34]、韩国^[26,31]、尼泊尔^[14]、西班牙^[32,37]和英国^[3]等不同国家的不同自然环境中被发现。

马赛菌属细菌除了分布广泛, 其分布地点的生态环境也十分多样, 目前已发现不仅在冰、水、土壤等生境广泛存在, 而且能在岩石表层、空气和植物体内稳定生存, 还有部分菌株分离自人类临床样本, 比如病患的血液或眼睛。

2.1 冰水环境

2006 年, Gallego 等^[32]在西班牙塞维利亚地区的应用水系统中分离到了菌株 *M. aurea* AP13^T, 该菌株可在 pH 4.0–9.0 的水中存活, 这是第一株分离

表 1 已发表马赛菌新种的来源、生长特性及其潜在功能

Table 1 Diverse sources, growth characteristics and potential functions of validly published *Massilia* species

种名 Species	栖息地 Habitat	具体类型 Specific type	温度 Growth temperature (°C)	酸碱度 pH	功能 Function	参考文献 References
<i>M. aurea</i> AP13 ^T	水 Water	饮用水 Drinking water	4-30	4.0-9.0	黄色素 Yellow pigment	[32]
<i>M. eurypsychrophila</i> B528-3 ^T	冰芯 Ice core	慕士塔格冰川 Muztagh Glacier	0-25	5.0-10.0	粉色素 Pink pigment	[4]
<i>M. glaciei</i> B448-2 ^T	冰芯 Ice core	慕士塔格冰川 Muztagh Glacier	4-30	5.0-9.0	-	[2]
<i>M. psychrophila</i> B1555 ^T	冰芯 Ice core	慕士塔格冰川 Muztagh Glacier	10-25	6.0-9.0	黄色素 Yellow pigment	[33]
<i>M. yuzhufengensis</i> Y1243-1 ^T	冰芯 Ice core	玉珠峰冰川 Yuzhufeng Glacier	2-35	5.0-8.0	黄色素 Yellow pigment	[34]
<i>M. violaceinigra</i> B2 ^T	土壤 Soil	永久冻土 Permafrost	4-28	5.0-9.0	紫色素 Purple pigment	[35]
<i>M. agilis</i> J9 ^T , <i>M. solisilvae</i> J18 ^T , <i>M. terrae</i> J11 ^T	土壤 Soil	森林土壤 Forest soil	4-46	4.0-9.0	-	[26]
<i>M. agri</i> K3-1 ^T	土壤 Soil	开垦草地土壤 Reclaimed grassland soil	4-45	5.0-10.0	黄色素 Yellow pigment	[14]
<i>M. albidiflava</i> 45 ^T , <i>M. dura</i> 16 ^T , <i>M. plicata</i> 76 ^T , <i>M. lutea</i> 101 ^T	土壤 Soil	重金属污染土壤 soil samples polluted with heavy metals	10-45	6.5-8.5	黄色素 Yellow pigment	[18]
<i>M. alkalitolerans</i> comb YIM 31775 ^T	土壤 Soil	土壤 Soil	4-55	6.0-12.0	耐碱 Alkali resisting	[10]
<i>M. arvi</i> THG-RS20 ^T	土壤 Soil	休耕土壤 Fallow-land soil	10-42	6.5-7.0	产铁载体 Siderophore producing	[15]
<i>M. brevitalea</i> byr23-80 ^T	土壤 Soil	土壤浓度计 Lysimeter soil	4-30	7.0-7.5	细胞表面有大量瘤状突 起, 二元分裂 Numerous protuberances of the cell envelope, divided by binary fission	[16]
<i>M. chloroacetimidivorans</i> TA-C7e ^T	土壤 Soil	农田土壤 Agricultural soil	15-40	6.0-7.5	降解氯乙酰胺(除草剂) Chloroacetamide-degrading (herbicide)	[8]
<i>M. flava</i> Y9 ^T	土壤 Soil	土壤 Soil	10-45	6.5-8.5	黄色素 Yellow pigment	[17]
<i>M. humi</i> THG-S6.8 ^T	土壤 Soil	土壤 Soil	4-42	6.0-9.5	-	[19]
<i>M. kyonggiensis</i> TSA1 ^T	土壤 Soil	森林土壤 Forest soil	25-37	5.0-9.0	-	[20]
<i>M. lurida</i> D5 ^T	土壤 Soil	向日葵试验田土壤 Experimental sunflower field	10-37	6.0-9.0	黄色素 Yellow pigment	[21]

(待续)

(续表 1)

<i>M. namucuoensis</i> 333-1-0411 ^T	土壤	盐湖岸边土	4-37	5.5-9.5	-	[22]
	Soil	Saltwater Lake				
<i>M. neuiana</i> PTW21 ^T	土壤	河边湿润土壤	10-45	4.5-12.5	-	[23]
	Soil	Riverbank wet soil				
<i>M. phosphatilytica</i> 12OD1 ^T	土壤	长期施肥农田土壤	4-34	5.0-8.0	溶磷	[24]
	Soil	Long-term fertilized soil			Phosphate-solubilizing	
<i>M. pinisoli</i> T33 ^T	土壤	森林土壤	10-37	5.0-9.0	-	[25]
	Soil	Forest soil				
<i>M. putida</i> 6NM-7 ^T	土壤	钨矿山尾矿	25-37	6.0-8.0	抗重金属, 产二甲基二硫醚	[6]
	Soil	Wolfram mine tailing			Resistant to heavy metals, dimethyl disulfide-producing	
<i>M. tieshanensis</i> TS3 ^T	土壤	矿区土壤(砷污染)	10-40	5.0-9.0	抗重金属	[5]
	Soil	Mining soil (arsenic pollution)			Resistant to heavy metals	
<i>M. umbonata</i> LPO1 ^T	土壤	土壤与污水堆肥样品	4-37	7.0-8.0	产生多聚 β 羟基丁酸酯	[27]
	Soil	Sewage sludge compost-soil			Accumulate poly-β-hydroxybutyrate	
<i>M. violacea</i> CAVIO ^T	土壤	河岸土	10-35	5.8-9.2	紫色素	[28]
	Soil	Riverbank soil			Purple pigment	
<i>M. armeniaca</i> ZMN-3 ^T	土壤	沙漠土壤	10-45	5.0-9.0	黄色素	[29]
	Soil	Desert soil			Yellow pigment	
<i>M. buxea</i> A9 ^T	岩石	湖边岩石表面	10-37	6.0-9.0	黄色素	[1]
	Rock				Yellow pigment	
<i>M. aerilata</i> 5516S-11 ^T	空气	空气	5-35	5.0-9.0	-	[30]
	Air	Air				
<i>M. niabensis</i> 5420S-2 ^T , <i>M. niastensis</i> 5516S-1 ^T	空气	空气	5-35	7.0-9.0	-	[31]
	Air	Air				
<i>M. norwichensis</i> NS9 ^T	空气	空气	-	-	-	[3]
	Air	Air				
<i>M. haematophilus</i> comb. CCUG38318 ^T	人体	患者血液	15-37	5.5-10.5	-	[11]
	Humen	Human blood				
<i>Massilia consociata</i> CCUG 58010 ^T	人体	血液	25-30	5.5-10.5	-	[12]
	Humen	Blood				
<i>M. oculi</i> CCUG 43427A ^T	人体	眼内炎患者眼部	15-37 °C	5.5-10.5	-	[36]
	Humen	Eye of a patient suffering from endophthalmitis				
<i>M. timonae</i> UR/MT95 ^T	人体	患者血液	28-37	-	-	[9]
	Humen	Human blood				
<i>M. varians</i> comb. CCUG 35299 ^T	人体	90 岁老人眼部	15-37	5.5-10.5	-	[11]
	Humen	Eye of a 90-year-old man				

注: -: 未见报道.

Note: -: No reference.

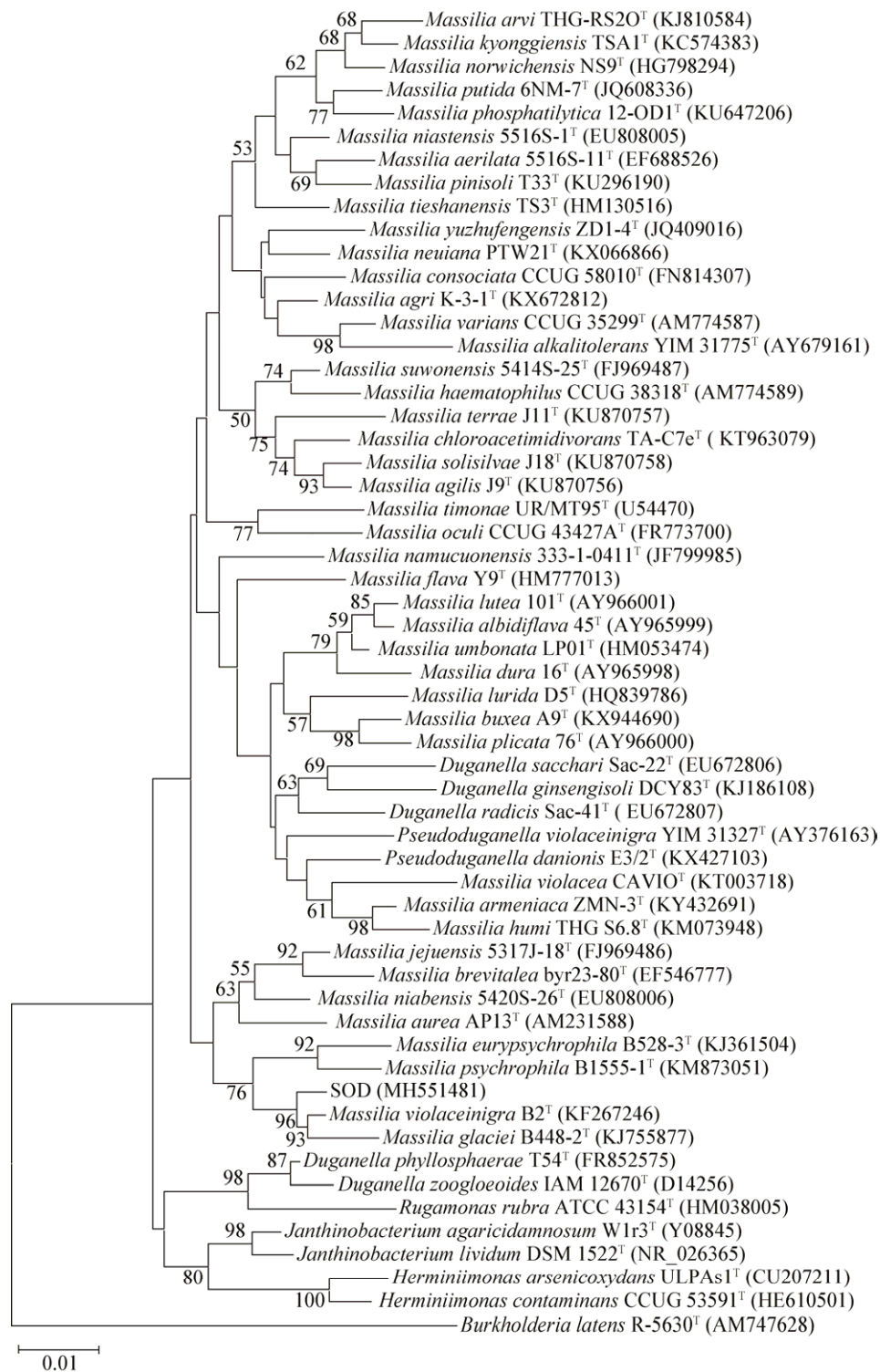


图 1 基于马赛菌属代表菌株及相关菌株的 16S rRNA 基因序列构建的系统进化树

Figure 1 Neighbor-Joining phylogenetic tree based on 16S rRNA gene sequences of the representative members of the genera of *Massilia* and some other related taxa

注: 菌株名称后括号内的序号为 NCBI 序列编号; 分支点上数字为重复 1 000 次的自展值; 标尺 0.01 为核苷酸替换率。

Note: NCBI accession numbers were listed behind strain numbers in parentheses; Numbers at nodes indicate percentage levels of bootstrap support based on a Neighbor-Joining analysis of 1 000 resampled datasets; The scale bar indicates 0.01 substitutions per nucleotide position.

自水中的马赛菌属菌株。此外,研究者从冰川冰芯中也分离到了许多马赛菌。自从 Anesio 和 Laybourn Parry 在 2012 年提出“目前地球上最寒冷的生物群系并不是分布在苔原,而是分布在南北极以及青藏高原冰冻圈”后,这些极寒生境中耐低温的极端微生物成为人们研究的热点^[38]。近年来刘勇勤等先后从青藏高原玉珠峰冰芯和新疆慕士塔格冰川的冰芯中分离出菌株 *M. yuzhufengensis* Y1243^{T[34]}、*M. eurypsychrophila*^[4]、*M. psychrophila* B1555^{T[33]}和 *M. glaciei* B448-2^{T[2]}, 这些分离自寒冷环境下的菌株可在 0–25 °C 生长,而且马赛菌表现出的耐低温性在工业上有潜在的应用价值。马赛菌属对温度也表现出高度的适应性,不同的马赛菌能够在 0–55 °C 范围内生长(表 1)。

2.2 土壤

研究者一般倾向于研究特殊地域土壤的微生物,例如重金属污染土壤,或是施肥过量的农田土壤。*M. tieshanensis* TS3^T是从湖北大冶市铁山区土壤中分离出的菌株,由于该地常年熔炼金、铜等重金属,砷和其他重金属的浓度在这一地区水、土壤和沉积物中含量极高,土壤砷浓度高达 337.2 mg/kg。菌株 *M. tieshanensis* TS3^T能够耐受 As^{3+} 、 Cu^{2+} 、 Zn^{2+} 、 Ni^{2+} 和 Cd^{2+} 等多种重金属,而且其对 Cu^{2+} 的耐受性高达 4 mmol/L,明显高于其同属的其他菌株^[5]。此外,从其它特殊土壤环境也分离到了若干马赛菌,例如菌株 *M. phosphatilytica* 12OD1^T分离自黑龙江地区某长期施肥的土壤中^[24]; 菌株 *M. agri* K-3-1^T分离自尼泊尔开垦草地土壤^[14]; *M. dura* 16^T、*M. albidiflava* 45^T、*M. plicata* 75^T和 *M. lutea* 101^T分离自中国南京郊区受重金属污染的农田土壤^[18]; *M. pinisoli* T33^T分离自韩国京畿大学森林土壤^[25]; *M. umbonata* LPO1^{T[27]}分离自污泥混合物等。

2.3 空气

Weon 等^[30]在研究空气中的细菌数量时,分离到一株菌落为黄色的菌株 5516S-11^T,经鉴定为马赛菌属的一个新种,被命名为 *M. aerilata* 5516S-11^T。

随后 Weon 等^[13,31]又陆续从空气中分离发现了 4 株马赛菌新菌,分别是 *M. jejuensis*、*M. niabensis*、*M. niastensis* 和 *M. suwonensis*。

2.4 生物体内

Kämpfer 等^[36]从一个眼内炎患者的眼睛内分离出马赛菌 *M. oculi*, 此菌对 pH 表现出高度适应性,能在 pH 5.5–10.5 的环境中存活。Park 等^[39]在病患耳鼓膜内脓液分离到一株能导致中耳炎的致病原细菌,这是 *Massilia* sp.首次作为致病原细菌被发现。Bassas-Galia 等^[37]从植物体分离到 6 株马赛菌,16S rRNA 基因序列分析发现,菌株 4D6、5F6、2C4 和 4D3c 与 *M. plicata*、*M. niabensis*、*M. niastensis* 和 *M. aerilata* 相似性分别为 99.9%、99.3%、97.5% 和 97.9%。*Massilia* sp. UMI-21 分离自一种称为石莼的海藻^[40]。

3 马赛菌的应用研究

由于马赛菌属菌株分布广、适应环境能力强且具有潜在的重要应用价值,其应用研究一直受到人们的重视,并主要集中在土壤修复、产酶和其他代谢产物等方面。

3.1 土壤修复与改良

3.1.1 产生二甲基二硫醚

溴甲烷是一种效果显著的土壤熏蒸剂,但因其会破坏臭氧层,严重危害到地球环境和人类健康,国际上正在大力寻找替代溴甲烷的新型土壤熏蒸剂。二甲基二硫醚(DMDS)是联合国溴甲烷技术选择委员会提出的一种新型的土壤熏蒸剂替代品,在防治土壤病原真菌以及杀灭线虫方面具有显著效果。2016 年, Feng 等^[6]在中国江西大余县钨矿区的矿砂中分离获得了恶臭马赛菌(*M. putida*) 6NM-7,它能够产生二甲基二硫醚,表明该菌株在防治土传病害和研发新型土壤熏蒸剂等方面具有潜在应用价值。

3.1.2 降解多环芳烃菲和氯乙酰胺类除草剂

菲是一种三环的多环芳烃,而多环芳烃(Polycyclic aromatic hydrocarbons, PAHs)是一种挥

发性的有机污染物,具有潜在的致癌以及致畸性。PAHs具有低水溶性和疏水性,能强烈地分配到非水相中,吸附于土壤颗粒物中,并通过生物富集进入食物链,危害人体健康。近年来,多环芳烃污染土壤的修复与治理已引起各国学者的广泛关注^[41-43],研究表明微生物降解是消除环境中多环芳烃的最有效途径^[44-45]。2016年Wang等^[46]从多环芳烃污染土壤中分离到一株高效降解菲的菌株WF1,经形态学观察、生理生化特征和16S rRNA基因序列分析,鉴定WF1属于马赛菌属。Lou等^[7]也从江苏地区多环芳烃高度污染的土壤中分离出了能降解菲的菌株WG5,经鉴定为马赛菌。可见马赛菌属的部分菌株在修复菲污染土壤方面具有潜在应用价值。

酰胺类除草剂是目前世界上用量最大的除草剂之一,其中氯乙酰胺又在其中占很大比例,其在抑制作物杂草危害的同时也污染了环境。Lee等^[8]从农田土壤中分离筛选到一株能够降解氯乙酰胺的菌株TA-C7e,鉴定为*M. chloroacetimidivorans* TA-C7e^T。

3.1.3 重金属抗性

重金属抗性菌株的分离筛选是利用微生物修复重金属污染水土的首要前提。Du等^[5]从湖北省大冶市铁山区的金属矿土中筛选出一株细菌TS3,多相分类鉴定表明菌株TS3属于马赛菌属,并命名为*M. tianshanensis* TS3^T,该菌株对As³⁺、Cu²⁺、Sb³⁺、Zn²⁺、Ni²⁺和Cd²⁺均有抗性;Feng等^[6]发现*M. putida* 6NM-7^T能够耐受1.0 mmol/L Cd²⁺、0.5 mmol/L Zn²⁺和1.5 mmol/L Pb²⁺。由此可见,马赛菌属的部分菌株具有抗多种重金属的能力,但关于马赛菌修复土壤或水体重金属污染的研究还未见报道。

3.1.4 溶磷功能

磷是植物生长所必需的元素之一,但只有5%–25%的磷肥被作物吸收利用,其它都被土壤里的Ca²⁺、Fe³⁺、Al³⁺所固定成为植物不可利用的磷形态。因此,如何提高土壤中有效磷含量已成为当前农业微生物的研究热点。研究表明溶磷微生物不

仅能够提高土壤中有效磷含量,并且还能够改善土壤环境。*M. phosphatilytica* 12-OD1^T分离自中国黑龙江省海伦市一片长期施肥的土壤,研究发现该菌具有溶磷作用,这是第一次发现马赛菌属细菌具有溶磷能力^[24]。*M. phosphatilytica* 12-OD1^T等马赛菌改善土壤磷素及植物磷营养状况的研究有待进一步加强。

3.2 产酶研究

酶法降解甲壳素无污染、条件温和且产物单一,但由于甲壳素酶活力过低导致生产周期长,使得酶法降解成本颇高。Faramarzi等^[47]在2009年发现菌株*M. timonae* U2能够产生甲壳素酶,这是马赛菌属中首次被发现能够产生甲壳素酶的菌株,进一步研究发现该菌株甲壳素酶的产量随培养基中碳源的改变而变化。2010年韩宝芹等^[48]从海边土壤中分离筛选出一株甲壳素酶活力较高的马赛菌菌株HD002,其产甲壳素酶活力高于*M. timonae* U2,进而通过优化发酵条件,HD002菌株的发酵液酶活力可达到1.314 U/mL,为*M. timonae* 菌株发酵液酶活力的8.21倍。因此,新菌株HD002的获得对酶法降解甲壳素具有重要的研究意义。

低温酶在应用于工业生产时不需要额外耗能去提升反应体系温度,因而节约了成本,因此在纺织业、造纸业、食品加工业以及洗涤剂生产行业具有巨大潜力而受到格外关注。刘璐等^[49]对分离自极地的136株细菌进行筛选获得一株能够产生甘露聚糖酶、淀粉酶、纤维素酶等多糖水解酶的菌株,16S rRNA基因序列分析表明该菌与*M. eurypsychrophila*具有98.32%的相似性,属于马赛菌属,该菌株能在20 °C的环境下迅速生长,对其进行全基因组测序,序列分析表明*M. eurypsychrophila* 709含有2个 α -淀粉酶基因、1个木聚糖酶基因和1个壳聚糖酶基因。

3.3 次生代谢产物

3.3.1 紫色杆菌素

紫色杆菌素是微生物产生的由2个色氨酸分子氧化缩合而成的一种代谢产物,属于吡啶衍生物,

为非水溶性的蓝黑色色素。近年来, 研究者发现紫色杆菌素具有广谱抗菌、抗肿瘤、抗疟疾、抗氧化和止泻等功效, 在医药领域中具有良好的应用前景^[50-55]。

Agematu 等^[56]从土壤中分离到一株能够产生紫色杆菌素(Violacein)和脱氧紫色杆菌素(Deoxyviolacein)的马赛菌, 这是首次发现马赛菌能够产生紫色杆菌素和脱氧紫色杆菌素的报道。Yoon 等^[57]从森林土壤中分离到一株 *Massilia* sp. EP 155224 也能够产生紫色杆菌素, 在最优条件下紫色杆菌素产量高达 280 mg/L。 *Massilia* sp. NR 4-1 是一株分离自韩国肉豆蔻树下表层土壤的新菌种, Myeong 等^[58]对其进行了全基因组序列的测定, 发现其基因组内存在紫色杆菌素的代谢途径——vio ABCDE, 该菌株基因组图的完成对进一步研究紫色杆菌素代谢途径奠定了基础。

3.3.2 聚羟基烷酸酯

聚羟基烷酸酯(Polyhydroxyalkanoates, PHA)是一类由生物合成的高分子聚合物, 具有生物相容性和无毒性, 可用来代替现有塑料材料, 在医学领域具有重要的应用价值, 比如制作手术缝合线、创口覆盖膜等医疗器械, 以及用作克隆器官的支架材料等^[59]。大规模开发 PHA 的关键障碍是其高昂的生产成本, 因此降低 PHA 的生产成本是关键。2012 年, Bassas-Galia 等^[37]从植物中分离到 6 株能够以甘油或葡萄糖为前体高效合成 PHA 的菌株, 16S rRNA 基因序列分析显示这 6 株菌均为马赛菌, 其中 *Massilia* sp. 4D6 可利用生物柴油的副产物甘油合成 PHA, 产量高达 46% (质量比), 可以充分发挥副产物甘油的经济效益。

Han 等^[40]从一种含有淀粉的海藻-石莼中分离到一株菌 *Massilia* sp. UMI-21, 该菌能够利用淀粉、麦芽三糖或麦芽糖作为唯一碳源合成多羟基烷酸酯(PHA), 利用 10 L 发酵罐发酵该菌株, PHA 产量高达 45.5% (质量比), 高于前人在三角瓶发酵中的产量。因很多海藻中都存在大量淀粉, 是一种相对廉价的基质, 因此该研究中所分离的菌株在未来

PHA 生产中具有极大的潜在价值。

4 马赛菌属前景展望

近年来, 三代测序技术(单分子实时测序仪)发展迅速, 在一定程度上促进了马赛菌基因组学的研究^[60]。截至 2018 年 9 月, 已提交至 NCBI 完成全基因组测序的马赛菌属菌株有 7 株(其中 3 株为有效描述种的典型菌株), 基因组草图 39 株(其中 9 株为有效描述种的典型菌株)。已完成的马赛菌基因组全图概况见表 2。从表 2 可以看出, 已经完成全基因组测序的 7 株马赛菌中: 基因组大小在 5.8–7.5 Mb 之间, (G+C)mol% 含量较高, 大多数在 63 mol%–66 mol% 之间, 编码蛋白的基因数目为 4 880–6 320, 编码蛋白的基因数目最多的为 *M. putida* 6NM-7^T, 最少的为 *M. oculi* CCUG 43427A^T。菌株 *M. putida* 6NM-7^T 和 *Massilia* sp. WG5 各含有 2 个质粒, *M. violaceinigr* B2^T 含有 1 个质粒。马赛菌基因组学研究逐渐引起人们的关注, 但关于其分子生物学和遗传学方面的研究鲜见报道, 进行全基因组测序并在整个基因组范围内比对, 在功能基因组学水平进行深入研究, 有助于发掘未知功能的独特基因, 为进一步研究马赛菌的功能、应用及其作用机制提供新契机。

自 1998 年 La Scola 等^[9]建立 *Massilia* 以来, 在之后的 8 年多时间, 一直没有新的成员被报道。随着近年来马赛菌属新成员不断被发现, 关于其生理生化方面的研究逐渐展开, 研究者从马赛菌中发现了新型高效的环糊精酶、 β 酰胺酶和耐盐的木聚糖酶等^[61-63]; 此外, 研究发现马赛菌还能降解百菌清、菲、苯和烟碱等^[64-66], 但是关于其降解机制还并不清楚。马赛菌属菌株在工农业生产、食品行业和污染环境修复等领域具有广阔的应用前景, 但与其它属种和菌株相比, 该类群发现的种和菌株仍非常有限, 新菌株资源挖掘潜力巨大。不断挖掘发现新的马赛菌属种和新菌株、进一步开发其功能并研究其遗传代谢与分子调控机制是未来研究的重点。

表 2 已完成全基因组测序的马赛菌属基本特征比较分析

Table 2 Comparative analysis of general features of completed genome sequencing *Massilia* sp.

序号 No.	菌株名称 Strain name	基因组 大小 Genome size (Mb)	质粒数目 Number of plasmids	重叠群 数目 Number of Contigs	G+C 含量 (mol%)	蛋白编码基 因数目 Number of protein- coding genes	转运 RNA 数目 Number of tRNA	核糖体 RNA 数目 Number of rRNA	非编码 RNA 数目 Number of ncRNA	假基因数目 Number of pseudogenes	模式菌株 Type strain	GenBank 登录号 accession No.
1	<i>M. oculi</i> CCUG 43427A ^T	5.84	0	1	65.6	4 878	82	22	4	240	Yes	CP029343
2	<i>M. violaceinigra</i> B2 ^T	7.53	1	1	63.5	6 222	86	17	4	187	Yes	CP024608 CP024609
3	<i>M. armeniaca</i> ZMN-3 ^T	6.34	0	1	66.3	5 160	83	22	4	249	Yes	CP028324
4	<i>M. putida</i> 6NM-7 ^T	7.52	2	3	65.5	6 320	86	21	4	172	Yes	CP019038 CP019036 CP019037
5	<i>M. niastensis</i> 5516S-1 ^T	6.59	-	149	66.3	5 574	68	9	4	205	Yes	ARNP000000000
6	<i>M. alkalitolerans</i> YIM 31775 ^T	6.11	-	77	65.3	5 256	6	-	-	148	Yes	ATYR000000000
7	<i>M. timonae</i> UR/MT95 ^T	6.14	-	76	65.2	5 095	67	12	4	130	Yes	AGZI000000000
8	<i>M. glactei</i> B448-2 ^T	6.29	-	348	65.4	5 099	67	-	3	175	Yes	PXWF000000000
9	<i>M. phosphatilytica</i> 12OD1 ^T	7.18	-	55	66.2	6 099	73	8	4	71	Yes	PUIP000000000
10	<i>M. eurypsychrophila</i> B528-3 ^T	5.95	-	119	64	5 211	67	13	5	161	Yes	PDOC000000000
11	<i>M. psychrophila</i> B1555 ^T	4.73	-	113	62.7	4 023	58	16	4	198	Yes	PDOB000000000
12	<i>M. namucunensis</i> 333-1-0411 ^T	8.49	-	112	66.7	6 872	68	20	6	-	Yes	FPBO000000000
13	<i>M. yuzhufengensis</i> Y1243-1 ^T	5.58	-	64	65.6	4 749	66	13	7	-	Yes	FOLD000000000
14	<i>Massilia</i> sp. NR 4-1	6.36	0	1	63.8	5 279	81	21	6	116	No	CP012201
15	<i>Massilia</i> sp. WG5	6.22	2	3	65.5	5 376	86	24	5	85	No	CP012640 CP012641
16	<i>Massilia</i> sp. YMA4	6.33	0	1	66.2	5 231	82	22	4	84	No	CP012642 CP030092

注: -: 未见报道。

Note: -: No reference.

REFERENCES

- [1] Sun LN, Yang ED, Cui DX, et al. *Massilia buxea* sp. nov., isolated from a rock surface[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2017, 67(11): 4390-4396
- [2] Gu ZQ, Liu YQ, Xu BQ, et al. *Massilia glaciei* sp. nov., isolated from the muztagh glacier[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2017, 67(10): 4075-4079
- [3] Orthova I, Kämpfer P, Glaeser SP, et al. *Massilia norwichensis* sp. nov., isolated from an air sample[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2015, 65(1): 56-64
- [4] Shen L, Liu YQ, Gu ZQ, et al. *Massilia eurypsychrophila* sp. nov. a facultatively psychrophilic bacteria isolated from ice core[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2015, 65(7): 2124-2129
- [5] Du Y, Yu X, Wang GJ. *Massilia tieshanensis* sp. nov., isolated from mining soil[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2012, 62(10): 2356-2362
- [6] Feng GD, Yang SZ, Li HP, et al. *Massilia putida* sp. nov., a dimethyl disulfide-producing bacterium isolated from wolfram mine tailing[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2016, 66(1): 50-55
- [7] Lou J, Gu HP, Wang HZ, et al. Complete genome sequence of *Massilia* sp. WG5, an efficient phenanthrene-degrading bacterium from soil[J]. Journal of Biotechnology, 2016, 218: 49-50
- [8] Lee H, Kim DU, Park S, et al. *Massilia chloroacetimidivorans* sp. nov., a chloroacetamide herbicide-degrading bacterium isolated from soil[J]. Antonie van Leeuwenhoek, 2017, 110(6): 751-758
- [9] La Scola B, Birtles RJ, Mallet MN, et al. *Massilia timonae* gen. nov., sp. nov., isolated from blood of an immunocompromised patient with cerebellar lesions[J]. Journal of Clinical Microbiology, 1998, 36(10): 2847-2852
- [10] Xu P, Li WJ, Tang SK, et al. *Naxibacter alkalitolerans* gen. nov., sp. nov., a novel member of the family 'Oxalobacteraceae' isolated from China[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2005, 55(3): 1149-1153
- [11] Kämpfer P, Falsen E, Busse HJ. *Naxibacter varians* sp. nov. and *Naxibacter haematophilus* sp. nov., and emended description of the genus *Naxibacter*[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2008, 58(7): 1680-1684
- [12] Kämpfer P, Lodders N, Martin K, et al. Revision of the genus *Massilia* La Scola et al. 2000, with an emended description of the genus and inclusion of all species of the genus *Naxibacter* as new combinations, and proposal of *Massilia consociata* sp. nov.[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2011, 61(7): 1528-1533
- [13] Weon HY, Yoo SH, Kim SJ, et al. *Massilia jejuensis* sp. nov. and *Naxibacter suwonensis* sp. nov., isolated from air samples[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2010, 60(8): 1938-1943
- [14] Chaudhary DK, Kim J. *Massilia agri* sp. nov., isolated from reclaimed grassland soil[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2017, 67(8): 2696-2703
- [15] Singh H, Du J, Won K, et al. *Massilia arvi* sp. nov., isolated from fallow-land soil previously cultivated with *Brassica oleracea*, and emended description of the genus *Massilia*[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2015, 65(10): 3690-3696
- [16] Zu D, Wanner G, Overmann J. *Massilia brevitatealea* sp. nov., a novel betaproteobacterium isolated from lysimeter soil[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2008, 58(5): 1245-1251
- [17] Wang JW, Zhang JL, Pang HC, et al. *Massilia flava* sp. nov., isolated from soil[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2012, 62(3): 580-585
- [18] Zhang YQ, Li WJ, Zhang KY, et al. *Massilia dura* sp. nov., *Massilia albidiflava* sp. nov., *Massilia plicata* sp. nov. and *Massilia lutea* sp. nov., isolated from soils in China[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2006, 56(2): 459-463
- [19] Du J, Yin CS. *Massilia humi* sp. Nov. isolated from soil in Incheon, South Korea[J]. Archives of Microbiology, 2016, 198(4): 363-367
- [20] Kim J. *Massilia kyonggiensis* sp. nov., isolated from forest soil in Korea[J]. Journal of Microbiology, 2014, 52(5): 378-383
- [21] Luo XN, Xie Q, Wang JW, et al. *Massilia lurida* sp. nov., isolated from soil[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2013, 63(6): 2118-2123
- [22] Kong BH, Li YH, Liu M, et al. *Massilia namucunensis* sp. nov., isolated from a soil sample[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2013, 63(1): 352-357
- [23] Zhao X, Li XJ, Qi N, et al. *Massilia neuiana* sp. nov., isolated from wet soil[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2017, 67(12): 4943-4947
- [24] Zheng BX, Bi QF, Hao XL, et al. *Massilia phosphatilytica* sp. nov., a phosphate solubilizing bacteria isolated from a long-term fertilized soil[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2017, 67(8): 2514-2519
- [25] Altankhuu K, Kim J. *Massilia pinisoli* sp. nov., isolated from forest soil[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2016, 66(9): 3669-3674
- [26] Altankhuu K, Kim J. *Massilia solisilvae* sp. nov., *Massilia terrae* sp. nov. and *Massilia agilis* sp. nov., isolated from forest soil in South Korea by using a newly developed culture method[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2017, 67(8): 3026-3032
- [27] Rodríguez-Díaz M, Cerrone F, Sánchez-Peinado M, et al. *Massilia umbonata* sp. nov., able to accumulate poly- β -hydroxybutyrate, isolated from a sewage sludge compost-soil microcosm[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2014, 64(1): 131-137
- [28] Embarcadero-Jiménez S, Peix Á, Igual JM, et al. *Massilia violacea* sp. nov., isolated from riverbank soil[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2016, 66(2): 707-711
- [29] Ren MN, Li XY, Zhang YQ, et al. *Massilia armeniaca* sp. nov., isolated from desert soil[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2018, 68(7): 2319-2324
- [30] Weon HY, Kim BY, Son JA, et al. *Massilia aerilata* sp. nov., isolated from an air sample[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2008, 58(6): 1422-1425
- [31] Weon HY, Kim BY, Hong SB, et al. *Massilia niabensis* sp. nov. and *Massilia niastensis* sp. nov., isolated from air samples[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2009, 59(7): 1656-1660
- [32] Gallego V, Sánchez-Porro C, García MT, et al. *Massilia aurea* sp. nov., isolated from drinking water[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2006, 56(7): 2449-2453
- [33] Guo BX, Liu YQ, Gu ZQ, et al. *Massilia psychrophila* sp. nov., isolated from an ice core[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2016, 66(10): 4088-4093
- [34] Shen L, Liu YQ, Wang NL, et al. *Massilia yuzhufengensis* sp. nov., isolated from an ice core[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2013, 63(4): 1285-1290
- [35] Wang HS, Zhang XX, Wang SY, et al. *Massilia violaceinigra* sp. nov., a novel purple-pigmented bacterium isolated from glacier permafrost[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2018, 68(7): 2271-2278
- [36] Kämpfer P, Lodders N, Martin K, et al. *Massilia oculi* sp. nov., isolated from a human clinical specimen[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2012, 62(2): 364-369

- [37] Bassas-Galia M, Nogales B, Arias S, et al. Plant original *Massilia* isolates producing polyhydroxybutyrate, including one exhibiting high yields from glycerol[J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2012, 112(3): 443-454
- [38] Anesio AM, Laybourn-Parry J. Glaciers and ice sheets as a biome[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2012, 27(4): 219-225
- [39] Park MK, Shin HB. *Massilia* sp. isolated from otitis media[J]. *International Journal of Pediatric Otorhinolaryngology*, 2013, 77(2): 303-305
- [40] Han XR, Satoh Y, Kuriki Y, et al. Polyhydroxyalkanoate production by a novel bacterium *Massilia* sp. UMI-21 isolated from seaweed, and molecular cloning of its polyhydroxyalkanoate synthase gene[J]. *Journal of Bioscience and Bioengineering*, 2014, 118(5): 514-519
- [41] Gutierrez T, Rhodes G, Mishamandani S, et al. Polycyclic aromatic hydrocarbon degradation of phytoplankton-associated *Arenibacter* spp. and description of *Arenibacter algicola* sp. nov., an aromatic hydrocarbon-degrading bacterium[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2014, 80(2): 618-628
- [42] Olivera NL, Commendatore MG, Delgado O, et al. Microbial characterization and hydrocarbon biodegradation potential of natural bilge waste microflora[J]. *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology*, 2003, 30(9): 542-548
- [43] Dutta K, Shityakov S, Das PP, et al. Enhanced biodegradation of mixed PAHs by mutated naphthalene 1, 2-dioxygenase encoded by *Pseudomonas putida* strain KD6 isolated from petroleum refinery waste[J]. *3 Biotech*, 2017, 7(6): 365
- [44] Alegbeleye OO, Opeolu BO, Jackson V. Bioremediation of polycyclic aromatic hydrocarbon (PAH) compounds: (acenaphthene and fluorene) in water using indigenous bacterial species isolated from the Diep and Plankenburg rivers, Western cape, South africa[J]. *Brazilian Journal of Microbiology*, 2017, 48(2): 314-325
- [45] Kumari S, Regar RK, Manickam N. Improved polycyclic aromatic hydrocarbon degradation in a crude oil by individual and a consortium of bacteria[J]. *Bioresource Technology*, 2018, 254: 174-179
- [46] Wang HZ, Lou J, Gu HP, et al. Efficient biodegradation of phenanthrene by a novel strain *Massilia* sp. WF1 isolated from a PAH-contaminated soil[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2016, 23(13): 13378-13388
- [47] Faramarzi MA, Fazeli M, Tabatabaei Yazdi M, et al. Optimization of cultural conditions for production of chitinase by a soil isolate of *Massilia timonae*[J]. *Biotechnology*, 2009, 8(1): 93-99
- [48] Han BQ, Yi JL, Cai WD, et al. Fermentation conditions of a chitinase-producing strain, isolation and purification and characterization of the chitinase[J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2010, 40(10): 57-62,74 (in Chinese)
韩宝芹, 伊金玲, 蔡文娣, 等. 产甲壳素酶菌株的发酵条件、酶的分纯化及酶学性质研究[J]. *中国海洋大学学报*, 2010, 40(10): 57-62,74
- [49] Liu L, Wang SC, Peng WF, et al. Identification, genome sequence and production of polysaccharide hydrolases of *Massilia eurypsychrophila* 709[A]//Abstract Books of Eleventh China Symposium on Enzyme Engineering[C]. Wuhan: Enzyme Engineering Committee of China Society of Microbiology, Hubei University, Wuhan Xinhua Yang Biological Co., Ltd., Angel Yeast Co., Ltd., 2017: 1 (in Chinese)
刘璐, 汪声晨, 彭文航, 等. *Massilia eurypsychrophila* 709 的鉴定、基因组测序及几种多糖水解酶产生情况分析[A]//第十一届中国酶工程学术研讨会论文摘要集[C]. 武汉: 中国微生物学会酶工程专业委员会, 2017: 1
- [50] Konzen M, De Marco D, Cordova CAS, et al. Antioxidant properties of violacein: Possible relation on its biological function[J]. *Bioorganic and Medicinal Chemistry*, 2006, 14(24): 8307-8313
- [51] Hashimi SM, Xu TF, Wei MQ. Violacein anticancer activity is enhanced under hypoxia[J]. *Oncology Reports*, 2015, 33(4): 1731-1736
- [52] Sasidharan A, Sasidharan NK, Amma DB, et al. Antifungal activity of violacein purified from a novel strain of *Chromobacterium* sp. NIIST (MTCC 5522)[J]. *Journal of Microbiology*, 2015, 53(10): 694-701
- [53] Suryawanshi RK, Patil CD, Borase HP, et al. Towards an understanding of bacterial metabolites prodigiosin and violacein and their potential for use in commercial sunscreens[J]. *International Journal of Cosmetic Science*, 2015, 37(1): 98-107
- [54] Agate L, Beam D, Bucci C, et al. The search for violacein-producing microbes to combat *Batrachochytrium dendrobatidis*: A collaborative research project between secondary school and college research students[J]. *Journal of Microbiology and Biology Education*, 2016, 17(1): 70-73
- [55] Dodou HV, de Moraes Batista AH, Sales GWP, et al. Violacein antimicrobial activity on *Staphylococcus epidermidis* and synergistic effect on commercially available antibiotics[J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2017, 123(4): 853-860
- [56] Agematu H, Suzuki K, Tsuya H. *Massilia* sp. BS-1, a novel violacein-producing bacterium isolated from soil[J]. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 2011, 75(10): 2008-2010
- [57] Yoon SH, Baek HJ, Kwon SW, et al. Production of violacein by a novel bacterium, *Massilia* sp. EP15224 strain[J]. *Korean Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2014, 42(4): 317-323
- [58] Myeong NR, Seong HJ, Kim HJ, et al. Complete genome sequence of antibiotic and anticancer agent violacein producing *Massilia* sp. strain NR 4-1[J]. *Journal of Biotechnology*, 2016, 223: 36-37
- [59] Keskin G, Kızıl G, Bechelany M, et al. Potential of polyhydroxyalkanoate (PHA) polymers family as substitutes of petroleum based polymers for packaging applications and solutions brought by their composites to form barrier materials[J]. *Pure and Applied Chemistry*, 2017, 89(12): 1841-1848
- [60] Zhang DF, Ma QY, Yin TM, et al. The third generation sequencing technology and its application[J]. *China Biotechnology*, 2013, 33(5): 125-131 (in Chinese)
张得芳, 马秋月, 尹佟明, 等. 第三代测序技术及其应用[J]. *中国生物工程杂志*, 2013, 33(5): 125-131
- [61] dos Santos FC, Barbosa-Tessmann IP. Recombinant expression, purification, and characterization of a cyclodextrinase from *Massilia timonae*[J]. *Protein Expression and Purification*, 2019, 154: 74-84
- [62] Gudeta DD, Bortolaia V, Amos G, et al. The soil microbiota harbors a diversity of carbapenem-hydrolyzing β -lactamases of potential clinical relevance[J]. *Antimicrobial Agents and Chemotherapy*, 2016, 60(1): 151-160
- [63] Xu B, Dai LM, Li JJ, et al. Molecular and biochemical characterization of a novel xylanase from *Massilia* sp. RBM26 isolated from the feces of *Rhinopithecus bieti*[J]. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2016, 26(1): 9-19
- [64] Xu XH, Liu XM, Zhang L, et al. Bioaugmentation of chloroethalonil-contaminated soil with hydrolytically or reductively dehalogenating strain and its effect on soil microbial community[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2018, 351: 240-249
- [65] Gu HP, Lou J, Wang HZ, et al. Biodegradation, biosorption of phenanthrene and its trans-membrane transport by *Massilia* sp. WF1 and *Phanerochaete chrysosporium*[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 38
- [66] Lei LP, Xia ZY, Liu XZ, et al. Occurrence and variability of tobacco rhizosphere and phyllosphere bacterial communities associated with nicotine biodegradation[J]. *Annals of Microbiology*, 2015, 65(1): 163-173