栖北散白蚁致病菌的分离鉴定与特性研究*

吕笑同[1**] 刘仁怡[1] 梁仕壮[1] 倪金凤[2***]

（1. 山东大学生命科学学院，青岛 266237；2. 山东大学微生物技术国家重点实验室，青岛 266237）

摘 要 【目的】了解散白蚁头部发红且死亡的原因，探究致病菌特性。【方法】从头部发红的散白蚁中分离菌株、培养并纯化，通过显微形态、革兰氏染色及 16S rRNA 基因序列分析鉴定菌株种类。进一步探究菌株产生红色素的条件并通过液相色谱和质谱联用等方法鉴定发酵产物。【结果】散白蚁鉴定为栖北散白蚁 *Reticulitermes speratus*。从该白蚁头部分离得到一株产红色素的革兰氏阴性细菌 RS。16S rDNA 序列分析表明 RS 菌株为黏质沙雷氏菌 *Serratia marcescens*。RS 菌株不同于其它大多黏质沙雷氏菌，在 37 ℃仍然产生红色素。HPLC 检测分析红色素为灵菌红素。【结论】本文首次报道从栖北散白蚁分离纯化一株产生灵菌红素的黏质沙雷氏 RS 菌，研究结果为灵菌红素的生产及散白蚁生物防治技术的研发提供了新的思路。

关键词 栖北散白蚁；黏质沙雷氏菌；16S rDNA；灵菌红素；生物防治

Isolation, identification and characterization of suspected pathogenic bacteria from lower termites

LÜ Xiao-Tong[1**] LIU Ren-Yi[1] LIANG Shi-Zhuang[1] NI Jin-Feng[2***]

(1. School of Life Sciences, Shandong University, Qingdao 266237, China;
2. State Key Laboratory of Microbial Technology, Shandong University, Qingdao 266237, China)

Abstract [**Objectives**] To investigate the characteristics of the pathogen responsible for some termites developing a red head before they die. [**Methods**] A bacterial strain was isolated from termites with red heads, cultured and purified and identified using micromorphology, Gram staining and 16S rRNA gene sequence analysis. The conditions under which this bacterial strain produces red pigment and its fermentation products were investigated using liquid chromotography and mass spectometry. [**Results**] The termite was identified as *Reticulitermes speratus* and a red pigment-producing Gram-negative bacterium RS was isolated from the head of this species. 16S rDNA sequence analysis identified this bacterial strain as *Serratia marcescens*. The RS strain is, however, different from most other *S. marcescens*. It continues to produce red pigment, identified by HPLC as prodigiosin, at 37 ℃. **[Conclusion]** This study is the first to isolate and purify a prodigiosin-producing *S. Marcescens* RS from *R. speratus*, which lays a foundation for further research on the biocontrol of termites and the production of prodigiosin.

Key words *Reticulitermes speratus*; *Serratia marcescens*; 16S rDNA; prodigiosin; biological control

白蚁属于昆虫纲蜚蠊目，是一类社会性昆虫，已经发现的种类有近 3 000 种。根据白蚁后肠是否有原生生物一般分为低等白蚁和高等白蚁（Hongoh，2011）。低等白蚁大多直接以木头为食；高等白蚁食性复杂，除食木和食腐外，还以培养特定真菌为食。低等白蚁包括澳白蚁科（Mastotermitidae）、原白蚁科（Termopsidae）、草白蚁科（Hodotermitidae）、木白蚁科（Kalotermitidae）、齿白蚁科（Serritermitidae）和鼻白蚁科（Rhinotermitidae）6 个科（Hongoh，

*资助项目 Supported projects：国家自然科学基金（31272370）；国家自然科学基金（31970119）

**第一作者 First author，E-mail：1260433193@qq.com

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：jinfgni@sdu.edu.cn

收稿日期 Received：2019-11-13；接受日期 Accepted：2020-02-20

2011）。散白蚁即为鼻白蚁科的一类低等白蚁，危害房屋建筑。无论高等白蚁还是低等白蚁，其体内皆有多种共生微生物，每种微生物的作用各不相同。

黏质沙雷氏菌 *Serratia marcescens* 是革兰氏阴性细菌，属肠杆菌科(Enterobacteriaceae)沙雷氏菌属（*Serratia*），个体大小上一般比其他肠道菌小。黏质沙雷氏菌广泛存在于环境中，一般认为其低毒或无毒，是动物肠道中的常见菌，但近年来越来越多的研究表明其已经成为一种重要的条件致病菌。

多数黏质沙雷氏菌能产生名为灵菌红素（Prodigiosin）的红色素（Hejazi and Falkiner，1997），也能产生一些其他化合物，如可用作生物防治剂的几丁质酶（Parani *et al.*，2011）。灵菌红素（Prodigiosin）是一类含 3 个吡咯环的小分子化合物，具有抗真菌、细菌、原生动物、疟疾、癌症等活性，在医药、农业、纺织等领域均有广泛应用（刘晓侠等，2010）。因其无毒无害的特点，可用作天然颜料使用于食品生产中，也可用作防晒护肤品的添加成分（Darshan and Manonmani，2015）。

本文报道从实验室培养的散白蚁头部分离一株产灵菌红素的黏质沙雷氏 RS 菌，对该菌株及其灵菌红素进行了鉴定与分析。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 白蚁 散白蚁由青岛市白蚁防治研究所人员采集于青岛即墨区，放置于有盖的塑料盒中室温饲养，盒中放置木材并定期喷水，保持一定湿度。

1.1.2 仪器和试剂 解剖镜（OLYMPUS），显微镜（OLYMPUS），PCR（Polymerase Chain Reaction，聚合酶链式反应）仪（Bio-Rad），Ezup 柱式动物基因组 DNA 抽提试剂盒（上海生工生物工程股份有限公司），E. Z. N. A.™ Bacterial DNA Kit （OMEGA），Premix（Takara），引物合成、PCR 产物测序（上海生工生物工程股份有限公司）

1.1.3 培养基 ①LB（Luria-Bertani）：蛋白胨 1%，酵母提取物 0.5%，NaCl 1%，琼脂 2%，pH 7.0-7.2。②高氏一号：可溶性淀粉 2%，KNO_3 1%，$K_2HPO_4·3H_2O$ 0.05%，NaCl 0.05%，$MgSO_4·7H_2O$ 0.05%，$FeSO_4·7H_2O$ 0.001%，琼脂 1.8%。③PDA（Potato dextrose agar，马铃薯葡萄糖琼脂）：马铃薯浸出粉 1.2%，葡萄糖 2%，琼脂 1.4%，pH 5.6。

1.2 方法

1.2.1 散白蚁的 DNA 提取与分子鉴定 取采自即墨的散白蚁工蚁 5 只，命名为 JMT1，75%乙醇清洗白蚁外表，置于解剖镜下切下头部，切下的头部分别放于 2 个干净 2 mLEP（Eppendorf）管中，加入液氮研磨至头部组织呈极细小粉末状。头部样品处理完成后参照上海生工 Ezup 柱式动物基因组 DNA 抽提试剂盒说明书提取 DNA。

采用引物 COⅡ F 5′-TCT AAT ATG GCA GAT TAG TGC-3′和 COⅡ R 5′-GAG ACC AGT ACT TGC TTT CAG TCA TC-3′（彭一丁等，2017）扩增即墨散白蚁的线粒体 DNA 细胞色素氧化酶Ⅱ基因。PCR 反应体系（50 μL）：基因组 DNA 1 μL，dNTPs 4 μL，100 $\mu mol·L^{-1}$ COⅡ F 1 μL，100 $\mu mol·L^{-1}$ COⅡ R 1 μL，10×Taq buffer 5 μL，Taq 1 μL，ddH_2O（Double distilled water，双蒸水）37 μL。PCR 反应条件：94 ℃预变性 5 min，94 ℃变性 30 s，50 ℃退火 30 s，72 ℃延伸 100 s，30 个循环，72 ℃终延伸 10 min。

PCR 反应完成后对 PCR 产物进行琼脂糖凝胶电泳检测，切胶回收纯化后委托生工公司进行单向测序，获得的序列通过 NCBI（National Center for Biotechnology Information，美国国立生物技术信息中心）网站进行 BLAST（Basic local alignment search tool，基于局部比对算法的搜索工具）核酸序列比对，构建进化树。

1.2.2 菌种分离培养与纯化 将红色物质取出置于载玻片，滴加少量清水，解剖镜下观察。在解剖镜下分别将含有红色部分的患病白蚁（约 15 只）和作为对照的正常白蚁（约 15 只）头部切下来，置于两个装有清水的 1.5 mLEP 管中。将两样品 12 000 r/min 离心 2 min，转移患病样

品的上清液到新的 EP 管，用于涂布平板。然后上述两种样品沉淀部分用纯水、70%酒精、纯水分别清洗一遍，每次清洗后 6 000 r/min 离心 5 min，最后加入 250 μL PBS 缓冲液研磨，得到另两管涂布样品。样品分别涂布于 LB、PDA、高氏一号培养基上，28 ℃恒温培养 3 d。

3 d 后挑取平板红色单菌落划线至新的 LB 平板上，反复划线培养直到获得单一纯化的菌落。挑取红色单菌落进行革兰氏染色，并用显微镜观察。液体培养：挑取单菌落接种至 LB 液体培养基，28 ℃振荡培养，用于提取基因组 DNA。

1.2.3　16S rDNA 的扩增与序列分析　参照 E. Z. N. A.™ Bacterial DNA Kit（OMEGA）说明书提取细菌基因组 DNA，检测 DNA 浓度和纯度。以基因组 DNA 为模板，进行 16S rDNA 序列片段的 PCR 扩增，引物序列为：27F：5′-AGAGTTTGATCCTGGCTCAG-3′；1492R：5′-TACCTTGTTACGACTT-3′（吴燕等，2011）。PCR 采用 50 μL 体系，包括 Premix 25 μL，前引物 27F 1 μL，后引物 1492R 1 μL，模板 DNA 1 μL，ddH_2O 22 μL。PCR 反应程序设置为：94 ℃预变性 5 min，94 ℃变性 30 s，55 ℃退火 30 s，72 ℃延伸 100 s，35 个循环，72 ℃终延伸 10 min。

PCR 反应完成后对 PCR 产物进行琼脂糖凝胶电泳检测分析，由上海生工公司进行测序，获得的序列在 NCBI 网站上进行 BLAST 核酸序列比对，构建进化树，确定分离菌株 RS 的分类地位。

1.2.4　产红色素的发酵培养条件探究　探究温度对红色素产生的影响：将分离的 RS 菌株分别划线至 3 个 LB 平板上，分别置于 28、37、4 2 ℃恒温培养 3 d。其中在 42 ℃培养的平板 3 d 后转移至 28 ℃再培养。

1.2.5　探究含氧量对红色素产生的影响　将分离的 RS 菌株分别接于盛有 5 mL 和 10 mL LB 液体培养基的 50 mL EP 管中，30 ℃摇床培养 2 d。

1.2.6　菌株的大量培养和红色素提取　从划线培养的平板上刮取菌体放入盛有适量 ddH_2O 的 EP 管中，制备菌悬液，涡旋至均匀状态。分别取菌悬液 100 μL 涂布至 12 个 LB 平板上，28 ℃倒置培养。将培养物和培养基一起分割成小块，置于锥形瓶中，加入 250 mL 甲醇浸提，加入等量石油醚，使用磁力搅拌器以 170 r/min 搅拌 10 min 至充分混匀，将液体转入分液漏斗静置待其分层，并观察到下层甲醇相中的红色素大部分转移至上层石油醚相后，将下层甲醇相放出，上层石油醚相转入圆底烧瓶中待用。使用旋转蒸发器将红色素的石油醚溶剂蒸发完全，使红色素以固体形式附着在烧瓶壁上，采用光谱纯的甲醇溶剂再次溶解红色素，将溶解液转入小瓶中保存。

1.2.7　红色素的 HPLC 和 LC-MS 检测分析　取适量红色素甲醇溶液，10 000 g 离心 10 min，取上清液 200 μL 加入到进样瓶的内插管中，进行高效液相色谱分析（HPLC），条件如下：色谱柱：C18；流速：0.6 mL/min；检测波长：535 nm；流动相 A：水，流动相 B：乙腈；洗脱梯度如下：0-15 min，流动相 B 25%-90%；15-16 min，流动相 B 90%-25%；16-21 min，流动相 B 25%。继续进行液相色谱质谱联用（LC-MS）分析，条件如下：离子源：ESI 正离子；柱子类型：C18；柱子流速：1 mL/min；柱温：30 ℃；紫外吸收波长：535 nm；流动相：A 相：H_2O-0.1%甲酸；B 相：乙腈-0.1%甲酸；洗脱梯度如下：0-15 min，流动相 B 25%-90%；15-16 min，流动相 B 90%-25%；16-21 min，流动相 B 25%。

2　结果与分析

2.1　散白蚁的分子鉴定结果

测序结果经 NCBI 网站的在线工具 BLAST 比对后，与栖北散白蚁 *Reticulitermes speratus*，Rs2 品种 COⅡ基因序列片段（DQ493737.1）相似性达 99.86%，构建进化树如图 1 所示，确定采自即墨的散白蚁 JMT1 为栖北散白蚁。

2.2　菌种分离筛选及形态观察

使用解剖镜观察发现红色物质大部分集中于白蚁头部，且头部集中红色物质的白蚁多数为工蚁（图 2：A）。

观察 9 个平板，结果如图 3 所示，患病白蚁样品未培养出可见菌落，仅在培养基边缘和部分区域有少量红色素沉淀痕迹，正常白蚁样品的

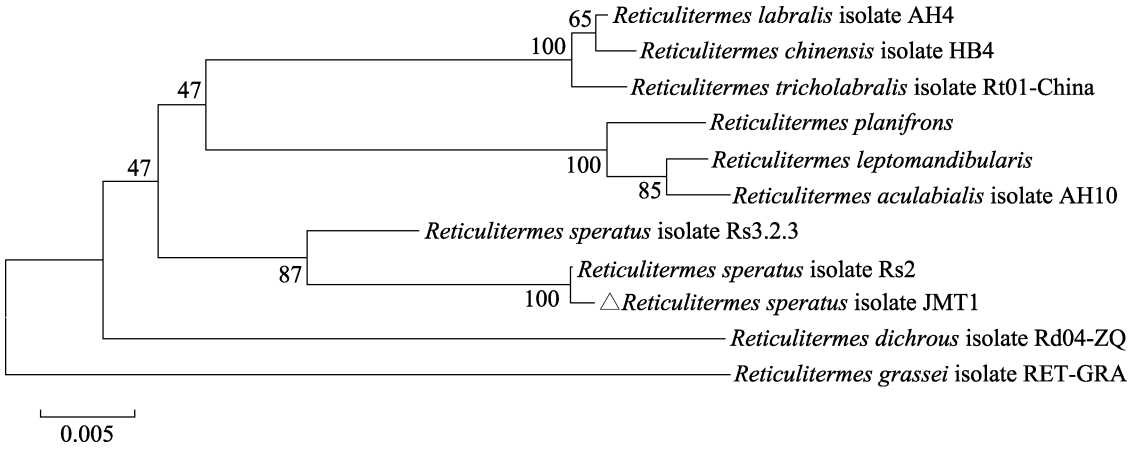

图 1　散白蚁 JMT1（△标注）的 COⅡ基因的分子进化树

Fig. 1　The molecular evolutionary tree of the COⅡ gene from the termite JMT1 (Marked with △)

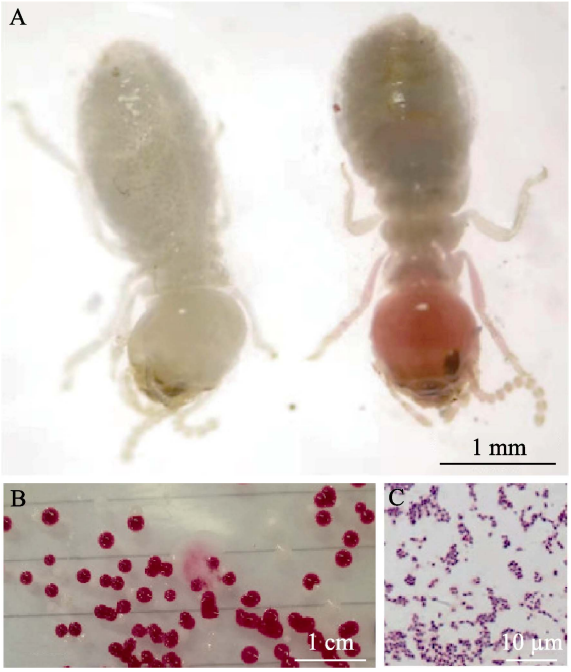

图 2　患病白蚁及致病菌形态

Fig. 2　The morphology of the diseased termites and the pathogenic bacteria

A. 解剖镜下正常白蚁与患病白蚁对比；B. 菌株 RS 培养形态特征；C. 菌株 RS 革兰氏染色显微镜观察结果。

A. Comparison of normal termites and diseased termites under anatomical microscope; B. Morphological characteristics of strain RS culture; C. Observation results of strain RS under microscope.

各种培养基平板上均培养出红色未知菌落。该种红色未知菌落边缘整齐，表面光滑凸起，28 ℃培养产生鲜艳的红紫色物质。

革兰氏染色结果（图 2：C）呈红色，证实分离菌株为革兰氏阴性菌。显微形态为短杆状，尺寸极小，为大肠杆菌的 1/4-1/3，常多个菌体黏连成串。

2.3　16S rDNA 的序列分析

将测序结果 BLAST 后，待鉴定的菌株 RS 与黏质沙雷氏菌 Ver 38 菌株 16S rDNA 序列（登录号 MH177877）相似度最高，达 99.93%，确定该菌为黏质沙雷氏菌 *Serratia marcescens*。菌株 RS 的 16S rDNA 序列上传至 NCBI 的 Genbank 数据库，登录号为 MN411566，构建进化树（图 4）。

2.4　产红色素的发酵培养条件探究

2.4.1　温度对红色素产生的影响　28 ℃培养产生红色素（图 5：A），37 ℃培养仍然产生红色素，但颜色变浅（图 5：B），42 ℃培养不产生色素（图 5：C），从 42 ℃培养条件转移至 28 ℃继续培养后又恢复产生少量红色素（图 5：D）。

2.4.2　含氧量对红色素产生的影响　30 ℃摇床培养 24 h 后，装载 1/10 整管容积（5 mL）的菌液和装载 1/5 整管容积（10 mL）的菌液均未呈现红色；48 h 后，装载 1/10 整管容积（5 mL）的菌液呈现红色，装载 1/5 整管容积（10 mL）的菌液仍未呈现红色（图 6）；30 ℃继续摇床培养 2 d，结果稳定无变化。

2.5　红色素的 HPLC 和 LC-MS 分析结果

HPLC 后分析目标化合物，发现在 535 nm

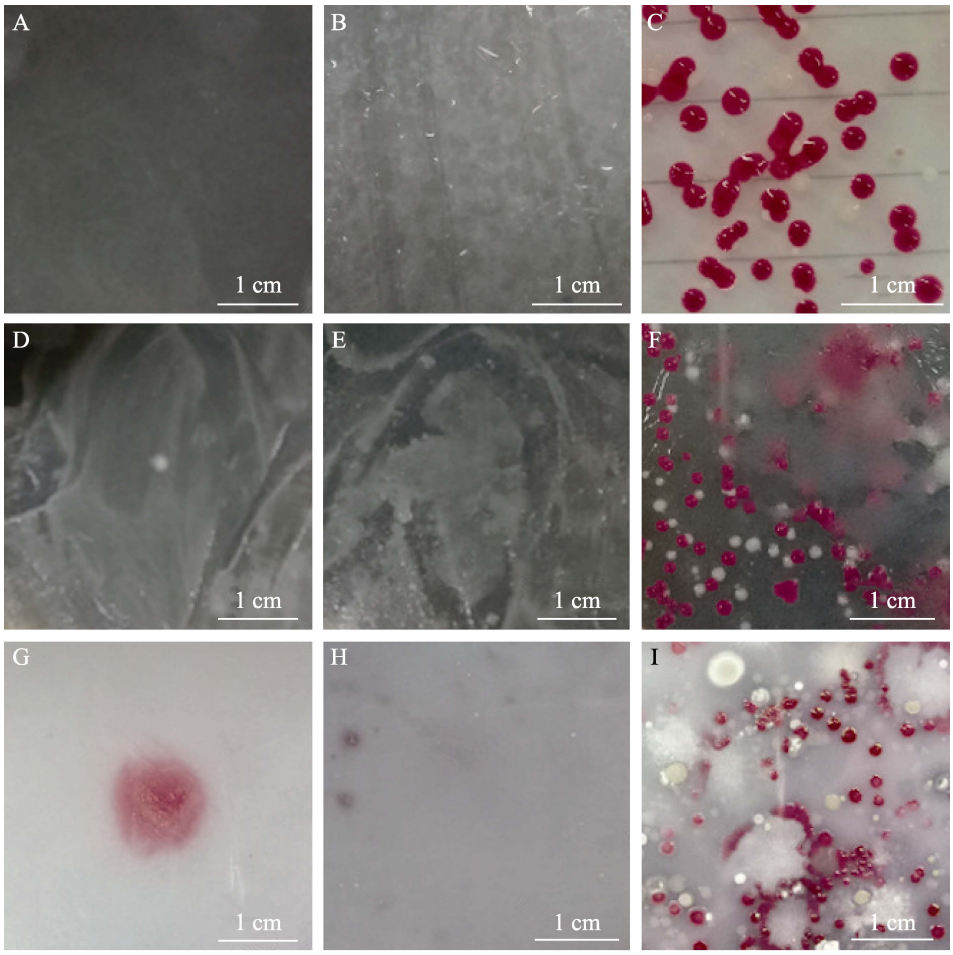

图 3　9 个平板的涂布结果

Fig. 3　Spreading culture on different media

A、B、C 为 LB 培养基；D、E、F 为 PDA 培养基；G、H、I 为高氏一号培养基；
A、D、G 为患病样品上清液；B、E、H 为患病样品研磨液；C、F、I 为正常样品研磨液。
A, B and C are LB medium; D, E and F are PDA medium; G, H and I are Gao's No. 1 medium. A, D and G are from supernatant of unhealthy sample; B, E and H are from unhealthy sample slurry; C, F and I are from normal sample slurry.

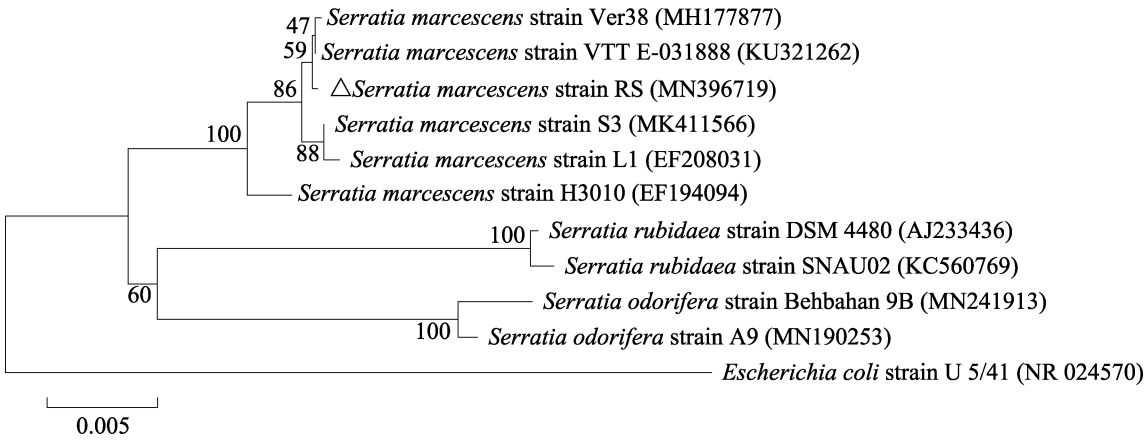

图 4　菌株 RS（△标注）的分子系统发生树（括号内为 GenBank 号）

Fig. 4　Molecular phylogenetic tree of *Serratia marcescens* strain RS (Marked with △) (GenBank number is in the bracket)

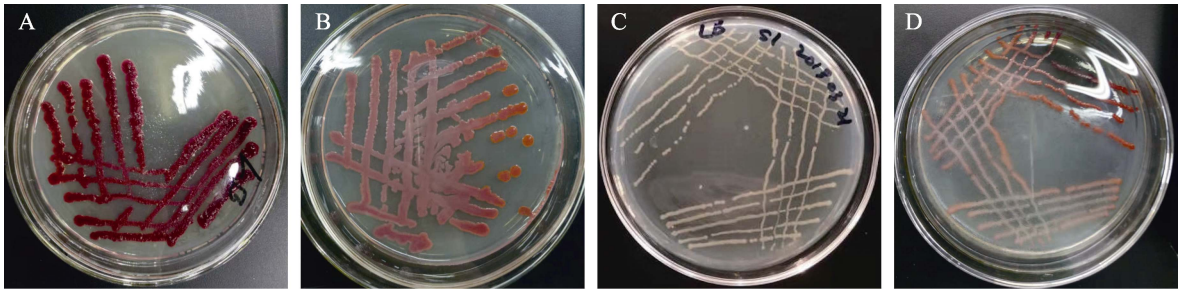

图 5　在不同温度下培养的菌株 RS

Fig. 5　Culture results of strain RS at different temperatures

A. 28 ℃培养结果；B. 37 ℃培养结果；C. 42 ℃培养结果；D. 42 ℃转至 28 ℃培养结果。

A. The culture result at 28 ℃; B. The culture result at 37 ℃; C. The culture result at 42 ℃;

D. The culture result at 28 ℃ after being cultured at 42 ℃.

波长光的扫描中，在 12.5-13 min 出现单一峰值，与灵菌红素性质相符。对红色素进行 LC-MS 图谱分析（图 7），10-11 min 出最高峰，该色素产生一个碎片离子峰，对应的质荷比是 324.206 5，为质子化的红色素分子的相对分子质量，则色素分子的相对分子质量是 323.206 5，符合灵菌红素的相对分子质量。上述结果说明红色素的主要成分即为灵菌红素。

图 6　不同体积下的液体培养物对比

Fig. 6　Comparison of cultures under different oxygen content conditions

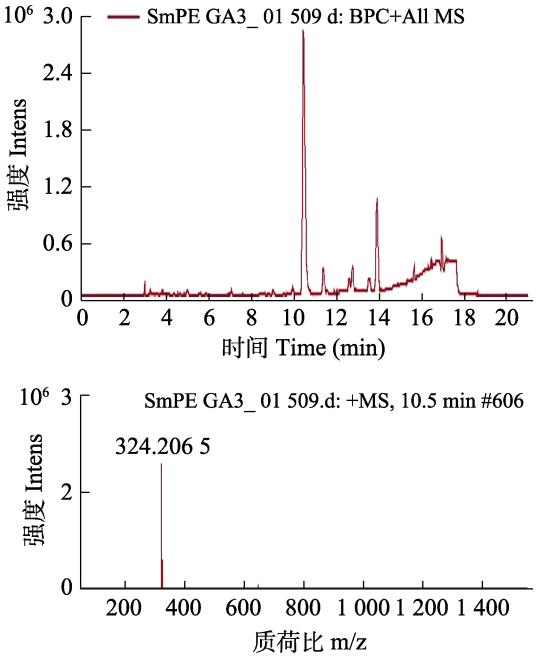

图 7　红色素的液质联用分析图

Fig. 7　The LC-MS analysis of red pigment

3　结论与讨论

从栖北散白蚁头部分离出的产红色素的细菌是黏质沙雷氏菌，其产生的红色素为灵菌红素，本研究分离的菌株具有潜在的耐高温特性，其产红色素的能力受温度和氧气含量等因素影响较大。

目前，研究报道的黏质沙雷氏菌作为病原菌可导致线虫 *Caenorhabditis elegans*、家蚕 *Bombyx mori* L.、鳜鱼 *Siniperca chuatsi* 等许多种小型动物甚至秃鹫 *Aegypius monachus*、水貂 *Neovison vison* 等大型动物生病死亡（周围，2014；张丹峰等，2015；胡宗浩等，2017；潘跃等，2017；叶妍琳等，2017）。在防治害虫领域也有一些研究报道，黏质沙雷氏菌能导致大螟 *Sesamia inferens*、二化螟 *Chilo suppressalis*、褐稻虱 *Nilaparvata lugens* (Stal)和黑尾叶蝉 *Nephotettix cincticeps* (Uhler)、黄胫小车蝗 *Oedaleus infernalis* Saussure 等死亡（李宏科，1982；冯书亮等，2002）。黏质沙雷氏菌隶属变形菌门（Proteobacteria）肠杆菌科沙雷氏菌属，变形菌门是白蚁肠道共生菌中的主要门类之一（Otani *et al.*，2014），因此我们推测黏质沙雷氏菌为栖

北散白蚁正常状态下的共生菌，它在特定条件下可转变为致病菌，危害白蚁宿主健康。近期有学者自患病死亡的黑翅土白蚁中分离得到黏质沙雷氏菌（傅仁杰等，2019），黑翅土白蚁为高等白蚁，至今尚未有从低等白蚁中分离出黏质沙雷氏菌的报道，本研究首次报道从低等白蚁中分离得到产灵菌红素的黏质沙雷氏菌。

黏质沙雷氏菌株 RS 分离自低等白蚁栖北散白蚁，并且分离自没有表现出红色症状的白蚁头部，推测这种现象出现的原因：1）白蚁头部虽然不是红色，但在白蚁群体中，已经处于非健康状态，因而可以分离到产红色素的黏质沙雷氏菌。2）在患病死亡的白蚁体内，细菌大量繁殖，数量倍增，体外培养时过高的菌体密度某种程度上抑制了红色素的产生，所以平板上多数克隆不呈现红色，只在边缘呈现红色。

温度影响黏质沙雷氏菌的色素产量，多数菌株在 25 ℃培养条件下产生大量红色素，37 ℃不产生红色素（Williams *et al.*，1965；Fürstner，2003；Slater *et al.*，2003；Suryawanshi *et al.*，2014；徐虹等，2014；潘跃等，2017），包括从黑翅土白蚁分离的菌株黏质沙雷氏菌 SM1 在 37 ℃也不产生红色素（傅仁杰等，2019）。本研究从低等散白蚁头部分离得到的黏质沙雷氏菌 RS 菌株在 37 ℃仍可产生红色素，显示其具有一定耐高温特性。有学者曾报道从土壤中分离得到一株 37 ℃产灵菌红素的黏质沙雷氏菌（赵银娟等，2013），对温度和产灵菌红素的关系做了初步分析（徐虹等，2014），但更深层次的研究仍有待进行。关于该菌对白蚁致病性方面，黏质沙雷氏菌对黑翅土白蚁的致病性已被验证（傅仁杰等，2019），下一步有必要测试菌株 RS 对健康栖北散白蚁的致病性，这些研究将为黏质沙雷氏菌和灵菌红素在生物防治等方面的应用奠定理论基础。

参考文献 (References)

Darshan N, Manonmani HK, 2015. Prodigiosin and its potential applications. *Journal of Food Science and Technology*, 52(9): 5393–5407.

Feng SL, Cao WP, Fan XH, Wang RY, Matsumoto T, 2002. Identification of a *Serratia marcescens* strain and bioassay against *Oedaleus infernalis* Saussure. *Chinese Journal of Biological Control*, 18(4): 158–161. [冯书亮, 曹伟平, 范秀华, 王容燕, 松本继男, 2002. 一株粘质沙雷氏菌菌株的鉴定及对黄胫小车蝗的毒力测定. 中国生物防治, 18(4): 158–161.]

Fu RJ, Qi XL, Feng K, Xia XR, Tang F, 2019. Identification and characteristics of a strain of *Serratia marcescens* isolated from the termites, *Odontotermes formosanus*. *Journal of Nanjing Forestry University* (*Natural Sciences Edition*), 43(1): 76–82. [傅仁杰, 祁雪连, 丰凯, 夏馨蕊, 汤方, 2019. 一株分离自黑翅土白蚁的粘质沙雷氏菌的鉴定及特性. 南京林业大学学报(自然科学版), 43(1): 76–82.]

Fürstner A, 2003. Chemistry and biology of roseophilin and the prodigiosin alkaloids: A survey of the last 2500 years. *Angewandte Chemie International Edition*, 42(31): 3582–3603.

Hejazi A, Falkiner FR, 1997. Serratia marcescens. *Journal of Medical Microbiology*, 46(11): 903–912.

Hongoh Y, 2011. Toward the functional analysis of uncultivable, symbiotic microorganisms in the termite gut. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 68(8): 1311–1325.

Hu ZH, Fang WW, Zhou XT, He W, 2017. Secondary metabolites of *Serratia marcescens* killing pine wood nematode. *Jiangsu Agricultural Science*, 45(19):183–186. [胡宗浩, 方文婉, 周晓彤, 何伟, 2017. 黏质沙雷氏菌次生代谢产物杀灭松材线虫效果. 江苏农业科学, 45(19): 183–186.]

Li HK, 1982. *Serratia marcescens* insecticidal test. *Microbiology China*, 9(2): 55–57. [李宏科, 1982. 粘质沙雷氏菌杀虫试验. 微生物学通报, 9(2): 55–57.]

Liu XX, Tang W, Sun SQ, Chen GF, 2010. Structural elucidation and stability of red pigment by a new strain of *Serratia marcescens* sub sp. jx1. *Journal of Anhui Agricultural University*, 37(3): 488–492. [刘晓侠, 唐威, 孙诗清, 陈国福, 2010. 一株新粘质沙雷氏菌所产红色素的结构鉴定及稳定性研究. 安徽农业大学学报, 37(3): 488–492.]

Otani S, Yan AM, Nobre T, Hansen LH, Kone NA, SØrensen SJ, Aanen DK, Boomsma JJ, Brune A, Poulsen M, 2014. Identifying the core microbial community in the gut of fungus-growing termites. *Molecular Ecology*, 23(18): 4631–4644.

Pan Y, Wen SS, Zhao LL, Yang Y, Li SY, Zhang CH, Ge JW, Chen HY, 2017. Isolation, identification and genetic evolution analysis of mink *Serratia marcescens*. *China Animal Husbandry & Veterinary Medicine*, 44(10): 3077–3083. [潘跃, 温珊珊, 赵丽丽, 杨延, 李思宇, 张乘浩, 葛俊伟, 陈洪岩, 2017. 水貂源致病性黏质沙雷氏菌的分离鉴定与遗传进化分析. 中国畜牧兽医, 44(10): 3077–3083.]

Parani K, Shetty GP, Saha BK, 2011. Isolation of *Serratia*

marcescens SR1 as a source of chitinase having potentiality of using as a biocontrol agent. *Indian Journal of Microbiology*, 51(3): 247–250.

Peng YD, Xiao YX, Chu JP, Li Y, Xi YQ, Zhang CY, Song AD, Wang FQ, Su LJ, 2017. Molecular identification and phylogeny of four *Reticulitermes* species (Isoptera: Rhinotermitidae). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 54(3): 400–406. [彭一丁, 肖元玺, 楚君鹏, 李琰, 席玉强, 张成玉, 宋安东, 王凤芹, 苏丽娟, 2017. 四种散白蚁的分子鉴定及系统发育地位(等翅目：鼻白蚁科). 应用昆虫学报, 54(3): 400–406.]

Slater H, Crow M, Everson L, Salmond GPC, 2003. Phosphate availability regulates biosynthesis of two antibiotics, prodigiosin and carbapenem, in *Serratia* via both quorum-sensing-dependent and-independent pathways. *Molecular Microbiology*, 47(2): 303–320.

Suryawanshi RK, Patil CD, Borase HP, Salunke BK, Patil SV, 2014. Studies on production and biological potential of prodigiosin by *Serratia marcescens*. *Applied Biochemistry Biotechnology*, 173(5): 1209–1221.

Williams RP, Goldschmidt ME, Gott CL, 1965. Inhibition by temperature of the terminal step in biosynthesis of prodigiosin. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 19(2): 177–181.

Wu Y，Chi SL, Ni JF, 2011. Isolation of a strain of *Variovorax* sp. R3063 with cellulase activity from termite. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(1): 95–98. [吴燕, 迟绍丽, 倪金凤, 2011. 从白蚁中分离到具有纤维素酶活的贪噬菌. 应用昆虫学报, 48(1): 95–98.]

Xu H, Xu MJ, Yang TW, Rao ZM, 2014. Effect of temperature on prodigiosin synthesis in *Serratia marcecens*. *Acta Microbiologica Sinica*, 54(5): 517–524. [徐虹, 徐美娟, 杨套伟, 饶志明, 2014. 温度对粘质沙雷氏菌合成灵菌红素的影响. 微生物学报, 54(5): 517–524.]

Ye YL, Xiao X, Liu F, Lu HL, Dai FY, 2017. Separation, identification and drug sensitivity test of *Serratia marcescens* and *Escherichia coli* in vulture. *Chinese Journal of Veterinary Medicine*, 36(1): 56–58. [叶妍琳, 肖啸, 刘芳, 鲁红林, 代飞燕, 2017. 秃鹫黏质沙雷氏菌和大肠杆菌的分离、鉴定及药敏试验. 中兽医医药杂志, 36(1): 56–58.]

Zhang DF, Yang PZ, Jiang ST, 2015. Identification of prodigiosin-producing *Serratia marcescens* HFUT1301 strain isolated from mandarin fish intestine. *Modern Food Science and Technology*, 31(6): 78–83, 204. [张丹峰, 杨培周, 姜绍通, 2015. 一株分离自鳜鱼肠道的粘质沙雷氏菌(*Serratia marcescens*)HFUT 1301 的鉴定及灵菌红素的分析. 现代食品科技, 31(6): 78–83, 204.]

Zhao YJ, Xue B, Li GE, Wu XB, 2013. Identification of thermo-stability *Serratia marcescens* strain inhibiting bacterial and preliminary isolation of red pigment. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 41(7): 2829–2831. [赵银娟, 薛斌, 李桂娥, 吴小扁, 2013. 一株耐高温抑菌黏质沙雷氏菌的鉴定及其红色素的初步分离. 安徽农业科学, 41(7): 2829–2831.]

Zhou W, 2014. The physiological and biological activities of prodigiosin, the secondary metabolites of *Serratia marcescens*. Doctoral dissertation. Chongqing: Southwest University. [周围, 2014. 粘质沙雷氏菌次生代谢产物灵菌红素的生理与生物学活性的研究. 博士学位论文. 重庆：西南大学.]