

两株侵染寡养单胞菌噬菌体的生物学特性及全基因组分析

姜雪^{1,2}, 夏玉侨¹, 王丽艳¹, 李喜梅¹, 荆瑞勇^{1*}, 刘俊杰^{2*}

1 黑龙江八一农垦大学 生命科学技术学院, 黑龙江省寒区环境微生物与农业废弃物资源化利用重点实验室, 黑龙江 大庆

2 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 黑土区农业生态重点实验室, 黑龙江 哈尔滨

姜雪, 夏玉侨, 王丽艳, 李喜梅, 荆瑞勇, 刘俊杰. 两株侵染寡养单胞菌噬菌体的生物学特性及全基因组分析[J]. 微生物学报, 2025, 65(7): 3041-3055.

JIANG Xue, XIA Yuqiao, WANG Liyan, LI Ximei, JING Ruiyong, LIU Junjie. Biological characteristics and genome sequences of two bacteriophage strains infecting *Stenotrophomonas indicatrix*[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2025, 65(7): 3041-3055.

摘要:【目的】寡养单胞菌(*Stenotrophomonas*)对植物和水体藻类具有促生效果,但目前关于寡养单胞菌噬菌体的相关研究报道较少。本研究从水体中分离侵染寡养单胞菌的噬菌体,并对其生物学及基因组特征进行研究,有助于加强对寡养单胞菌及其噬菌体生态功能的理解。【方法】以蓝藻附生细菌指示器寡养单胞菌(*S. indicatrix*) EB12 为宿主,采用双层平板法从湖水中分离噬菌体,并对其生物学特性、全基因组序列特征、基因功能注释、系统进化及蛋白质结构进行分析。【结果】透射电镜显示,分离获得的2株噬菌体 Ste-X 和 Ste-D 均为短尾噬菌体;其潜伏期均为 20 min;最佳感染复数分别为 1 000 和 10;裂解量分别为 28.8 PFU/cell 和 131.1 PFU/cell;温度耐受范围分别为 20–60 °C 和 20–70 °C; pH 耐受范围分别为 pH 4.0–13.0 和 pH 3.0–12.0;在紫外照射下,Ste-X 和 Ste-D 分别于 60 min 和 120 min 后失活,且宿主范围较窄;2株噬菌体的基因组长度均为 39 429 bp, G+C 含量分别为 57.80% 和 57.85%,均含有 65 个开放阅读框(open reading frame, ORF),2株噬菌体仅含 3 个差异碱基,但与其他噬菌体的同源性较低,均为新的短尾噬菌体。对差异碱基所在的开放阅读框 ORF34 和 ORF52 所编码的蛋白质结构进行预测分析,结果显示,ORF34 编码的蛋白质均为酸性、稳定的亲水蛋白,均含有 ChtBD3 和 PHA00661 这 2 个保守结构域,其空间结构以无规则卷曲为主;ORF52 编码的蛋白质均为碱性、不稳定的亲水蛋白,无保守结构域,空间结构以 α 螺旋为主。【结论】从水体中分离得到 2 株全基因组高度相似但生物学特性明显不同的新型短尾噬菌体。

资助项目:国家重点研发计划(2022YFD1500202);国家自然科学基金(31870477);黑龙江省自然科学基金(C2017045)
This work was supported by the National Key Research and Development Program of China (2022YFD1500202), the National Natural Science Foundation of China (31870477), and the Natural Science Foundation of Heilongjiang Province (C2017045).

*Corresponding authors. E-mail: JING Ruiyong, jingruiyong@byau.edu.cn; LIU Junjie, liujunjie@iga.ac.cn

Received: 2024-12-20; Accepted: 2025-01-07; Published online: 2025-03-11

关键词：寡养单胞菌；噬菌体；生物学特性；基因组

Biological characteristics and genome sequences of two bacteriophage strains infecting *Stenotrophomonas indicatrix*

JIANG Xue^{1,2}, XIA Yuqiao¹, WANG Liyan¹, LI Ximei¹, JING Ruiyong^{1*}, LIU Junjie^{2*}

¹ Heilongjiang Provincial Key Laboratory of Environmental Microbiology and Recycling of Agro-waste in Cold Region, College of Life Science and Biotechnology, Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing, Heilongjiang, China

² Key Laboratory of Mollisols Agroecology, Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Harbin, Heilongjiang, China

Abstract: [Objective] *Stenotrophomonas* can promote the growth of plants and aquatic algae. However, limited studies have focused on the bacteriophages infecting *Stenotrophomonas*. In this study, we isolated bacteriophages infecting *Stenotrophomonas* from water and studied their biological and genomic characteristics, aiming to improve our understanding of the ecological functions of *Stenotrophomonas* and its bacteriophages. [Methods] The double-layer plate method was employed to isolate bacteriophages infecting *S. indicatrix* EB12 from lake water. The biological characteristics, whole genome sequence characteristics, gene functions, phylogenetic relationship, and protein structures of the isolates were analyzed. [Results] Transmission electron microscopy showed that two isolates Ste-X and Ste-D were short-tailed bacteriophages. The incubation period of both strains was 20 min. Ste-X and Ste-D showed the optimal multiplicities of infection being 1 000 and 10, burst sizes of 28.8 PFU/cell and 131.1 PFU/cell, temperature tolerance ranges of 20–60 °C and 20–70 °C, and pH tolerance ranges of pH 4.0–13.0 and pH 3.0–12.0, respectively. Ste-X and Ste-D were deactivated by UV irradiation for 60 min and 120 min, respectively. Their host ranges were narrow. The genomes of both strains showed the lengths of 39 429 bp, with the G+C content of 57.80% and 57.85%, respectively, and both of them contained 65 open reading frames (ORFs). The genomes of the two strains contained only three different bases. However, their homology with other bacteriophages was low, which suggested that the two strains were novel short-tailed bacteriophages. The structures of the proteins encoded by ORF34 and ORF52 were predicted. Result showed that the proteins encoded by ORF34 were acidic, stable, and hydrophilic, containing two conserved domains, ChtBD3 and PHA00661, with the three-dimensional structures dominated by random coils. The proteins encoded by ORF52 were alkaline, unstable, hydrophilic, with no conserved domain and the three-dimensional structures dominated by α -helices. [Conclusion] Two novel strains of short-tailed bacteriophages with high genome similarity but distinct biological characteristics were isolated from water.

Keywords: *Stenotrophomonas*; bacteriophage; biological characteristics; genome

寡养单胞菌(*Stenotrophomonas*)隶属于变形菌门(*Pseudomonadota*)溶杆菌科(*Lysobacteraceae*)的一类革兰氏阴性好氧菌^[1]。其中,嗜麦芽寡养单胞菌(*S. maltophilia*)作为人类和动物的条件致病菌被广泛研究,从土壤、植物体内等环境中分离的其他寡养单胞菌均未被检测出致病潜力,且在修复污染土壤^[2]、降解有机物^[3]、促进植物生长^[4]、保护植株抵抗重金属污染^[5]及其他逆境胁迫^[6]等方面发挥着重要作用。此外,水体中也广泛存在寡养单胞菌,它可降解微囊藻毒素^[7],进而使藻类的生长不再受毒素抑制,这也是导致蓝藻水华暴发的原因之一。Fakhimi 等^[8]从被污染的微藻中分离得到一株寡养单胞菌(*S. goyi*),该菌通过与其他微生物建立代谢网络,维持联合制氢能力进而影响微藻的生长。Lara-Moreno 等^[9]分离到一株 *S. indicatrix* CPHE1, 该菌可矿化土壤中的菲。本课题组在从湖水蓝藻分离过程中获得一株对蓝藻具有促生效果的附着细菌 *S. indicatrix* EB12, 它具有使水中藻类大量繁殖的潜力,威胁水生生态系统和公共健康。因此,如何通过噬菌体裂解细菌进而抑制藻华现象的发生还有待深入研究。

噬菌体(bacteriophage)是一类能够侵袭原核生物的病毒,通过与宿主互作干扰宿主代谢,烈性噬菌体可裂解宿主致其死亡^[10]。噬菌体在调控生物多样性、物质循环及微生物间基因转移中发挥着重要作用^[11]。目前,寡养单胞菌噬菌体的研究大多集中在 *S. maltophilia* 噬菌体^[12-13],而以指示器寡养单胞菌(*S. indicatrix*)为宿主的噬菌体未见报道。宏基因组研究发现,噬菌体在核苷酸序列水平上具有多样性,而构成它们的病毒粒子结构蛋白却表现出很强的相似性和保守性^[14]。然而一个核苷酸位点的突变可能会使单个基因模块的功能发生变化进而影响噬菌体的生长特性及感染能力^[15]。因此,突

变基因模块的分析更便于明确噬菌体基因组中功能基因的注释。

水体藻际存在促生细菌,使藻类大量繁殖,从而导致水华。分离促生细菌噬菌体,可削弱水体藻类的生长。明确噬菌体的生物学特性及基因组信息,有助于加强对噬菌体及其宿主功能的理解。基于此,本研究以具有促进藻类生长的 *S. indicatrix* EB12 为宿主,从湖水中分离纯化出 2 株指示器寡养单胞菌(*S. indicatrix*)噬菌体,并从生物学特性、基因组特征及部分蛋白的预测和分析等方面拓宽了寡养单胞菌噬菌体的生物信息库,为噬菌体与寡养单胞菌调节水生生态系统提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 宿主菌和噬菌体来源

指示器寡养单胞菌(*S. indicatrix*) EB12 由黑龙江八一农垦大学生命科学技术学院农业与环境微生物实验室在富集蓝藻过程中分离并保存。噬菌体 Ste-X 和 Ste-D 分离自黑龙江八一农垦大学人工湖(46°35'N, 125°10'E)采集的水样。

1.2 供试培养基及缓冲液

NA 培养基(g/L): 牛肉膏 3.000, 蛋白胨 10.000, NaCl 5.000, 蒸馏水定容至 1 L, pH 7.2–7.4, 121 °C 灭菌 30 min。SM 缓冲液(g/L): NaCl 5.800, MgSO₄·7H₂O 1.968, Tris-HCl 6.057, 丙三醇 62.500 μL, pH 7.0, 121 °C 灭菌 20 min。KCl 溶液(g/L): KCl 74.551, 121 °C 灭菌 20 min。

1.3 噬菌体的分离纯化

根据赵欣卓等^[16]的方法分离纯化噬菌体。首先对采集的水样进行离心,并通过 0.22 μm 滤膜过滤以去除部分生物及非生物因素,以此滤液为病毒悬液。取 0.3 mL 病毒悬液与 0.2 mL 处于对数生长期(*OD*₆₀₀ 值为 0.8, 以下所有实验使

用的菌液 OD_{600} 值均为 0.8) 的 *S. indicatrix* EB12 菌液于试管中静置 1 h。采用双层平板法分离噬菌体, 挑取单个大小不同的噬菌斑分别置于装有 NA 液体培养基的 EP 管中, 4 °C 冰箱静置 24 h 以浸出病毒液, 再用双层平板法纯化噬菌体, 重复纯化 5 次以上, 直至观察到噬菌斑大小均匀, 即获得纯化的噬菌体。

1.4 噬菌体的浓缩与电镜观察

根据赵欣卓等^[16]的方法获得病毒浓缩液, 并由成都世纪美扬科技有限公司采用透射电子显微镜对噬菌体进行形态观察。

1.5 噬菌体最佳感染复数

将宿主菌 EB12 菌液与噬菌体分别按感染复数(multiplicity of infection, MOI)为 10 000、1 000、100、10、1、0.1、0.01 混合, 具体操作参考赵欣卓等^[16]的方法。采用双层平板法测定其效价, 以无菌水为空白对照, 所有试验均重复 3 次, 最终确定最佳感染复数。

1.6 噬菌体一步生长曲线、酸碱、温度及紫外光稳定性

根据赵欣卓等^[16]的方法测定噬菌体一步生长曲线。从 0 min 开始, 每隔 10 min 取出 100 μ L 混合液, 采用双层平板法测定其效价并绘制一步生长曲线, 如公式(1)所示。

裂解量=裂解末期噬菌体效价/感染初期宿主菌浓度 (1)

取 10 μ L 噬菌体原液分别加入 0.99 mL 不同 pH 3.0–13.0 的 NA 液体培养基中, 采用双层平板法测定其效价; 取 2 mL 噬菌体原液, 分别置于 20–80 °C 的恒温水浴锅中孵育 1 h 后测定其效价; 取 10 mL 噬菌体原液分别置于 3 个 90 mm 无菌平皿中, 置于紫外灯(30 W)下 30 cm 处进行照射, 每 10 min 取样 1 次测定其效价。以上所有试验均重复 3 次。

1.7 噬菌体的宿主范围

供试宿主菌为本实验室从大庆湿地水体蓝藻分离获得的附生细菌共 9 株, 分别为嗜碱假单胞菌 (*Pseudomonas alcaliphila*) EB17、*P. sediminis* EB8、谷关假单胞菌 (*P. guguanensis*) EB4、施氏施蒂泽氏单胞菌 (*Stutzerimonas stutzeri*) L4.6、*S. nematodicola* EB23、栖木槿假单胞菌 (*P. hibiscicola*) N5.33、花结状根瘤菌 (*Rhizobium rosettiiformans*) L4.22、肺豕村氏菌 (*Tsukamurella pulmonis*) L5.29、土地鞘氨醇杆菌 (*Sphingobacterium soli*) EB19。

向 0.2 mL 宿主菌液中加入 6 mL 预热的 NA 半固体培养基, 混合均匀后立即倒入已凝固的 NA 固体培养基上。待培养基完全凝固后, 取 2 μ L 病毒液进行点样, 待病毒液晾干后于 30 °C 培养箱中倒置培养, 24–48 h 后观察是否形成噬菌斑。

1.8 噬菌体基因组提取与测序拼接

采用 CTAB 法提取噬菌体 DNA, 具体步骤参考文献[17]。提取后的 DNA 通过琼脂糖凝胶电泳法检验无蛋白等杂质污染后, 再进行 16S rRNA 基因 PCR 扩增检测, 以确认无宿主污染, 细菌引物(27F、1492R)和反应体系参考赵欣卓等^[16]的方法。

噬菌体 Ste-X 和 Ste-D 的 DNA 由上海凌恩生物科技有限公司进行二代测序及拼接。全基因组序列已提交至国家微生物科学数据中心 (National Microbiology Data Center, NMDC), 编号分别为 NMDC60197967 和 NMDC60197966。

1.9 噬菌体基因组分析与基因功能注释

利用 BLASTn (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/>) 对核苷酸序列相似性进行鉴定; 用 Easyfig 2.2.5 绘制 Ste-X 和 Ste-D 的全基因组比对图。通过 BLASTp (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) 进一步校正预测注释蛋白的功能; 使用 tRNAscan-SE

(<http://lowelab.ucsc.edu/tRNAscan-SE/>)搜索 tRNA 序列^[18]; CARD 数据库(<https://card.mcmaster.ca/analyze/blast>)用于识别抗生素耐药性基因; VFDB 数据库(<https://www.mgc.ac.cn/VFs/main.htm>)用于鉴定基因组中潜在的毒力基因。使用 MEGA 11.0 软件对噬菌体的全基因组序列及保守序列编码的主要衣壳蛋白序列采用邻接法 (neighbor-joining method) 构建系统发育树。

1.10 噬菌体 ORFs 编码蛋白质的一级结构预测、结构域分析及二级、三级结构预测

利用 ExPASy-ProtParam (<https://web.expasy.org/protparam/>)预测蛋白质的基本理化性质; 利用 NCBI 保守结构域数据库 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/cdd/wrpsb.cgi>)进行保守结构域分析; 利用 SOPMA (https://npsa-prabi.ibcp.fr/cgi-bin/npsa_automat.pl?page=npsa%20_sopma.html)预测二级结构; 使用 SWISS-MODEL 在线软件 (<https://swissmodel.expasy.org/>)对蛋白质进行三维结构预测。

2 结果与分析

2.1 噬菌体生物学特性

从校园人工湖水样中分离到 2 株能侵染 *S. indicatrix* EB12 的噬菌体 Ste-X 和 Ste-D, Ste-X 噬菌斑小且清晰透亮 (图 1A), 而 Ste-D 噬菌斑较大且有晕圈 (图 1C)。经电镜观察, 2 株噬菌体均为短尾噬菌体 (图 1B、1D), Ste-X 的头部直径为 (61.700 ± 0.972) nm ($n=30$), 尾长为 (18.600 ± 1.064) nm ($n=30$); Ste-D 的头部直径为 (59.000 ± 2.170) nm ($n=30$), 尾长为 (9.800 ± 0.621) nm ($n=30$)。

将噬菌体与宿主菌液分别按不同感染复数混合, 采用双层平板法测定其效价 (表 1)。结果显示, 噬菌体 Ste-X 和 Ste-D 达到最大效价时的

最佳感染复数分别为 1 000 和 10。

将噬菌体 Ste-X 和 Ste-D 分别按最佳感染复数与宿主菌混合后测定其效价并绘制一步生长曲线。2 株噬菌体的潜伏期均为 20 min, 裂解期分别为 60 min 和 70 min, 裂解量分别为 28.8 PFU/cell 和 131.1 PFU/cell (图 1E)。将 2 株噬菌体置于 30 W 紫外灯下 30 cm 处照射, 结果显示, 噬菌体 Ste-X 在紫外照射 60 min 后完全失活, 而 Ste-D 在紫外照射 120 min 后才完全失活 (图 1F)。在 pH 耐受性方面, 噬菌体 Ste-X 在 pH 5.0–9.0 时活性最高, pH 3.0–4.0 时效价显著降低甚至完全失活, 而 pH 11.0–13.0 时虽然效价降低但仍保持部分活性; 噬菌体 Ste-D 在 pH 3.0–12.0 时均能存活, 仅在 pH 13.0 时完全失活 (图 1G)。在热稳定性方面, 噬菌体 Ste-X 在 20–40 °C 时效价较高, 超过 40 °C 后时效价随温度升高而降低, 70 °C 时完全失活; 噬菌体 Ste-D 在 20–50 °C 时效价较高, 超过 50 °C 后效价随温度升高而降低, 80 °C 时完全失活 (图 1H)。

2.2 噬菌体宿主范围

供试宿主菌株共 10 株, 分别隶属于 5 个属, 均分离自大庆湿地水体蓝藻附着细菌。除 *S. nematodocola* 和 *R. rosettiformans* 外, 其余 8 株细菌均对蓝藻有促生效果。噬菌体 Ste-X 和 Ste-D 仅能侵染除自身宿主外的 1 株 *P. sediminis*, 但噬菌斑并不清晰, 侵染能力较弱 (表 2 和图 2A、2B)。

2.3 噬菌体 Ste-X 和 Ste-D 的基因组特征

噬菌体 Ste-X 和 Ste-D 的基因组均为环状 DNA, 2 株噬菌体的全基因组序列相似度达到 99.99%, 其基因组特征基本相同。经 ClustalW 序列比对后发现, 仅有 3 个碱基不同, 分别位于 23 219、23 220 和 34 748 bp 处, 涉及编码 ORF34 和 ORF52。2 株噬菌体的全长均为

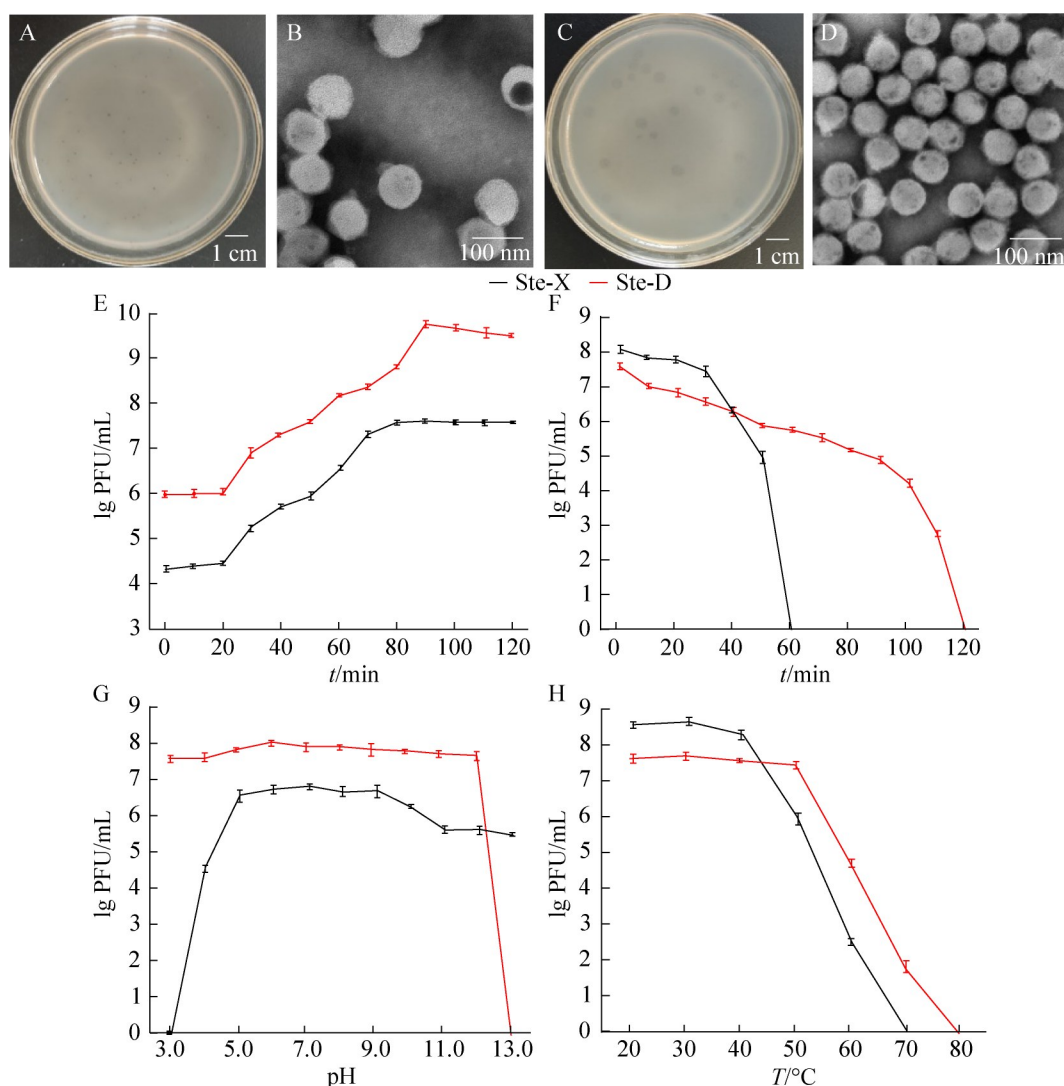


图1 噬菌体Ste-X和Ste-D的生物学特性

Figure 1 Biological characteristics of phage Ste-X and Ste-D. A and C are plaque of Ste-X and Ste-D; B and D are transmission electron microscopy images of Ste-D and Ste-X; E-H indicates one-step growth curves, UV sensitivity, pH stability and thermal stability of two bacteriophages.

39 429 bp, Ste-X 和 Ste-D 的 G+C 含量分别为 57.80% 和 57.85% (图 3A、3B)。2 株噬菌体均仅预测到 1 个 tRNA 基因, 位于 36 231 bp 与 36 159 bp 之间, 且未预测到毒力和耐药基因。二者均含有 47 个正向转录基因以及 18 个反向转录基因。

2.4 噬菌体 Ste-X 和 Ste-D 的功能注释

对 2 株噬菌体的基因组进行功能注释发现,

噬菌体 Ste-X 和 Ste-D 的基因组均含有 65 个 ORFs。通过 NCBI NR 进行在线注释后, 均得到 29 个 ORFs, 占全部 ORFs 的 44.62%, 其中 17 个 ORFs 为假设蛋白, 剩余 12 个编码的功能分为宿主裂解蛋白(3 个)、结构蛋白(4 个)、DNA 包装蛋白(1 个)和复制与调节蛋白(4 个), 这些蛋白相互协作, 共同完成噬菌体的整个侵染过程。

宿主裂解蛋白: ORF27 编码果胶裂解酶超

表1 噬菌体Ste-X和Ste-D的最佳感染复数

Table 1 Multiplicity of infection of phage Ste-X and Ste-D

Phage	Multiplicity of infection (MOI)	Phage concentration (PFU/mL)	Bacteria concentration (CFU/mL)	Phage titer (PFU/mL)
Ste-X	10 000	10 ⁷	10 ³	1.27×10 ⁷
	1 000	10 ⁷	10 ⁴	1.57×10 ⁷
	100	10 ⁷	10 ⁵	1.47×10 ⁷
	10	10 ⁷	10 ⁶	6.67×10 ⁶
	1	10 ⁷	10 ⁷	4.89×10 ⁶
	0.1	10 ⁷	10 ⁸	5.56×10 ⁵
	0.01	10 ⁶	10 ⁸	2.11×10 ⁴
	10 000	10 ¹⁰	10 ⁶	2.49×10 ⁸
Ste-D	1 000	10 ¹⁰	10 ⁷	3.03×10 ⁹
	100	10 ¹⁰	10 ⁸	3.27×10 ⁹
	10	10 ⁹	10 ⁸	4.10×10 ¹⁰
	1	10 ⁸	10 ⁸	2.46×10 ¹⁰
	0.1	10 ⁷	10 ⁸	1.41×10 ⁹
	0.01	10 ⁶	10 ⁸	7.89×10 ⁸
	10 000	10 ¹⁰	10 ⁶	2.49×10 ⁸
	1 000	10 ¹⁰	10 ⁷	3.03×10 ⁹

表2 噬菌体Ste-X和Ste-D的宿主范围

Table 2 The host range of phage Ste-X and Ste-D

Strains	Ste-X	Ste-D
<i>Pseudomonas alcaliphila</i> EB17	–	–
<i>Pseudomonas sediminis</i> EB8	+	+
<i>Pseudomonas guguanensis</i> EB4	–	–
<i>Stutzerimonas stutzeri</i> L4.6	–	–
<i>Stenotrophomonas nematodocola</i> EB23	–	–
<i>Stenotrophomonas indicatrix</i> EB12	\	\
<i>Pseudomonas hibiscicola</i> N5.33	–	–
<i>Rhizobium rosettiformans</i> L4.22	–	–
<i>Tsukamurella pulmonis</i> L5.29	–	–
<i>Sphingobacterium soli</i> EB19	–	–

+: Lysis; –: No lysis; \: Own host.

家族蛋白；ORF50 编码穴蛋白，是一种可以实现跨膜运输使裂解酶到达细胞壁肽聚糖层进而裂解宿主的小分子膜蛋白^[19]；ORF54 假定溶菌酶，可编码破坏细菌细胞壁^[20]。结构蛋白：ORF28 编码病毒结构蛋白；ORF35 编码尾管蛋白；ORF40 编码假定主要衣壳蛋白；ORF44 编码头尾连接蛋白。DNA 包装蛋白：

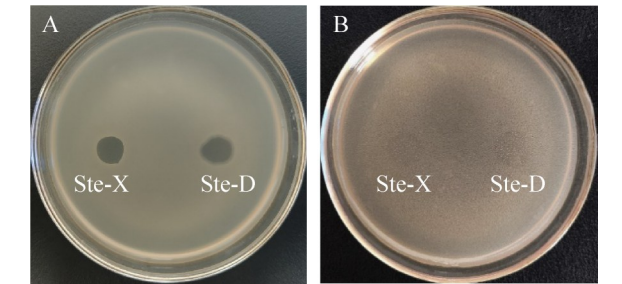


图2 噬菌体Ste-X和Ste-D侵染不同供试菌株的噬菌斑

Figure 2 Plaque of Ste-X and Ste-D infecting different tested strains. A and B indicate plaque with host of *S. indicatrix* EB12 and *P. sediminis* EB8, respectively.

ORF48 编码末端酶小亚基。复制与调节蛋白：ORF3 编码类 DnaB 复制解旋酶；ORF16 编码关键重组功能蛋白；ORF34 编码部分稳定蛋白；ORF56 是一种对 DNA 四向结构(holliday junctions, HJs)具有高度特异性的内切酶，可有效修复 DNA 并准确分离染色体，以维持基因组的稳定性^[21]。

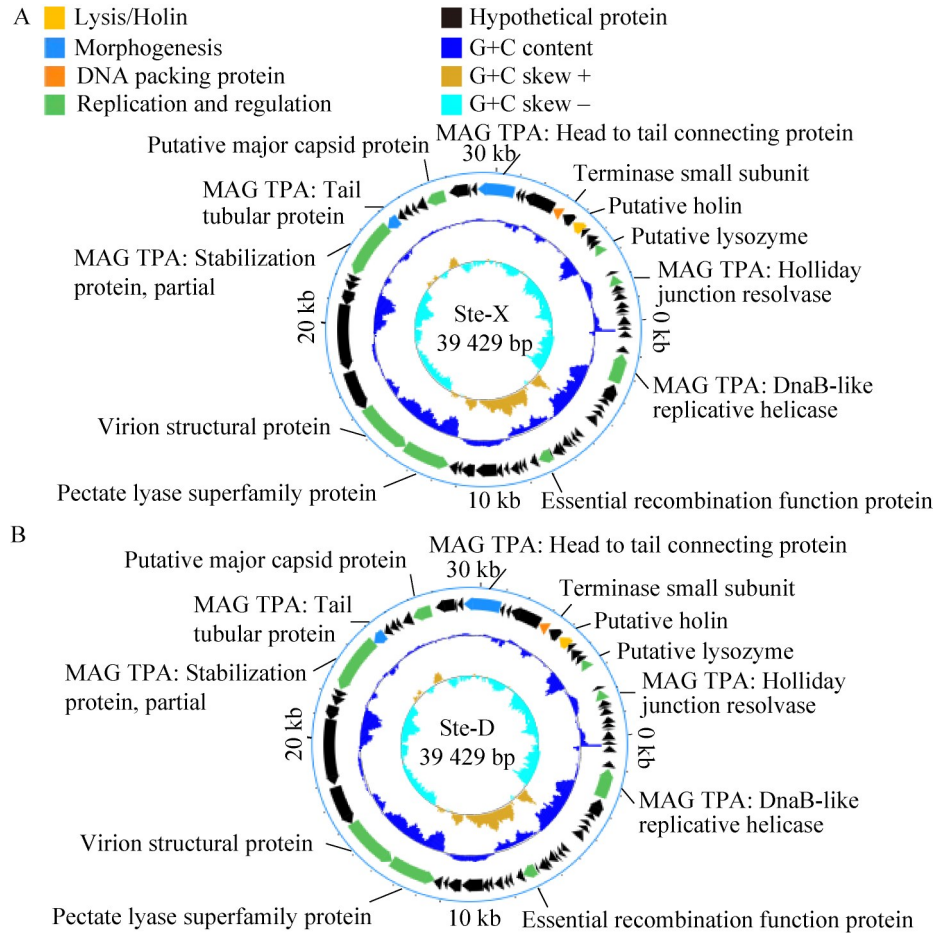


图3 噬菌体Ste-X和Ste-D全基因组图谱

Figure 3 Genomic circle maps of phage Ste-X and Ste-D.

2.5 噬菌体 Ste-X 和 Ste-D 的系统进化分析

两株噬菌体经 BLASTn 比对结果显示有 6 条噬菌体的全基因组序列与其相似度在 92% 以上, 但覆盖度较低(0.09%–0.12%)。下载与噬菌体全基因组序列及保守序列编码的假设主要衣壳蛋白(ORF40)同源性较高的噬菌体的核苷酸序列, 采用邻接法构建基因组系统发育树(图 4A、4B)结果显示, 与噬菌体 Ste-X 和 Ste-D 亲缘关系最近的噬菌体分别是 *Ralstonia* phage Firinga (NC_054961) 和 *Ralstonia* phage RSK1 DNA (AB863625), 覆盖度为 0.12%, 均属于有尾噬菌体目; 主要衣壳蛋白构建的系统发育树

结果显示, 与 2 株噬菌体亲缘关系最近的噬菌体也是 2 株有尾噬菌体(UOF83055、DAQ54372), 覆盖率分别为 100% 和 98%, 相似度分别为 50.00% 和 46.98%; 将 2 株噬菌体与其亲缘关系最近的噬菌体的基因组进行共线性比较(图 5), 噬菌体 Ste-X 和 Ste-D 与其亲缘关系最近的 2 株噬菌体长度基本相同, 噬菌体 Ste-X 和 Ste-D 二者整体基因排布无差别, 但与另外 2 株噬菌体的差异较大。基于上述结果, 认为噬菌体 Ste-X 和 Ste-D 可能为新型有尾噬菌体。

2.6 两株噬菌体 ORF34 和 ORF52 编码蛋白质的一级结构预测及结构域分析

将 2 株噬菌体基因组中 3 个不同碱基所在

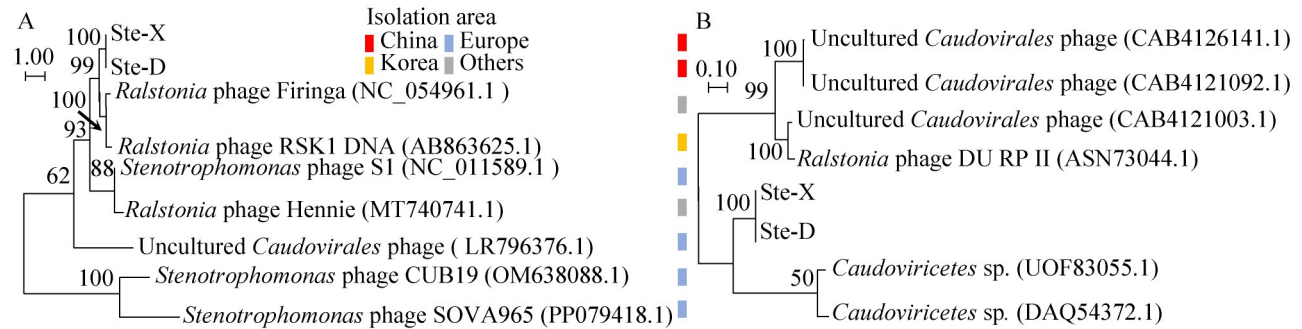


图4 基于全基因组(A)和主要衣壳蛋白(B)在核苷酸水平下噬菌体Ste-X和Ste-D的系统发育树

Figure 4 Phylogenetic tree of bacteriophage Ste-X and Ste-D based on genome (A) and major capsid protein (B) at nucleotide acid level.

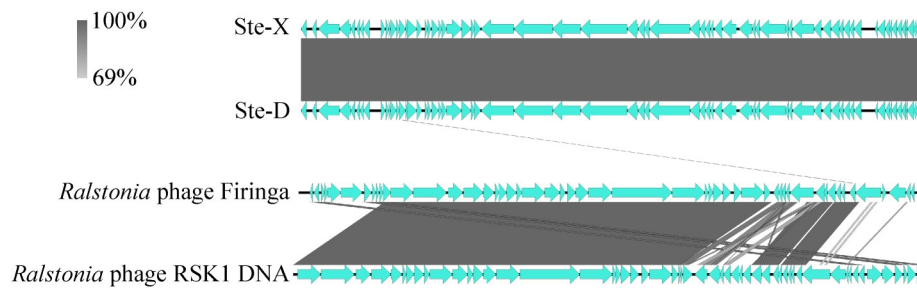


图5 与Ste-X和Ste-D亲缘关系较近的噬菌体的基因组比较

Figure 5 Genome comparison of phages closely related to Ste-X and Ste-D.

的 ORFs 进行结构预测, 采用 ExPASy-ProtParam 软件分析发现, 2 株噬菌体 ORF34 所编码的蛋白质氨基酸数量均为 865 个, 相对分子质量分别为 93 831 Da 和 93 846 Da, 等电点均小于 7, 均为酸性蛋白质。通过比较氨基酸组成成分发现, 噬菌体 Ste-X 的 Leu 和 Lys 数量分别为 58 个和 19 个, 而 Ste-D 的 Leu 和 Lys 数量分别为 59 个和 18 个, 其余氨基酸组成成分相同。噬菌体 Ste-X 和 Ste-D 所编码的蛋白质所带负电荷氨基酸残基数量均为 88 个, 正电荷氨基酸残基数量分别为 66 个和 65 个。2 种蛋白质的不稳定系数均小于 40, 脂肪系数分别为 78.13 和 77.68, 说明其稳定性较好。总平均亲水性为负值(图 6A、6B), 大部分氨基酸得分均小于 0, 因此 2 株噬菌体中 ORF34 编码的蛋白质均为稳定的亲水酸

性蛋白。

两株噬菌体 ORF52 所编码的蛋白质氨基酸数量均为 130 个, 相对分子质量分别为 14 098 Da 和 14 156 Da, 等电点均大于 7, 均为碱性蛋白质。通过比较氨基酸组成成分发现, 噬菌体 Ste-X 的 Asp 和 Gly 数量分别为 7 个和 12 个, 而 Ste-D 的 Asp 和 Gly 数量分别为 6 个和 13 个, 其余氨基酸组成成分相同。2 种蛋白质所带正电荷氨基酸残基数量均为 17 个, 负电荷氨基酸残基数量分别为 16 个和 15 个。脂肪系数均为 66.92, 不稳定系数分别为 42.84 和 42.91, 均大于 40.00, 说明其稳定性较差。总平均亲水性为负值(图 6C、6D), 大部分氨基酸得分均小于 0, 因此, 2 种噬菌体中 ORF52 编码的蛋白质均为稳定性差的亲水碱性蛋白。

利用 NCBI 保守结构域数据库(Conserved Domains)分析氨基酸序列的保守结构域,结果显示,2株噬菌体的 ORF34 所编码的蛋白质均含有 ChtBD3 和 PHA00661 超家族,分别位于 106–144 和 5–862 氨基酸残基处。ChtBD3 超家族包含与几丁质酶及相关酶的结合域,编码的蛋白质可以破坏革兰氏阴性细菌的细胞壁^[22]; PHA00661 超家族为假设蛋白; ORF52 编码的蛋白质则未检测到保守结构域。

2.7 两株噬菌体 ORF34 和 ORF52 编码蛋白质的二级结构及三级结构预测

利用 SOPMA 软件分析二级结构(图 7A),

结果显示 2 株噬菌体 ORF34 编码的蛋白质均以无规则卷曲结构为主,分别占 64.51% (Ste-X)和 63.58% (Ste-D); 其次为延伸链,分别占 25.43% (Ste-X)和 26.94% (Ste-D); α 螺旋占比最低,分别为 10.06% (Ste-X)和 9.48% (Ste-D)。ORF52 编码的蛋白质以 α 螺旋为主,占比 51.54%; 其次为无规则卷曲,分别占 31.00% (Ste-X)和 31.54% (Ste-D); 延伸链占比最低,分别为 18.46% (Ste-X)和 16.92% (Ste-D)。

利用 Swiss-Model 在线软件对蛋白质的三维结构进行同源建模(图 7B、7C),结果显示三级结构模型预测结果与二级结构一致。2 株噬菌体

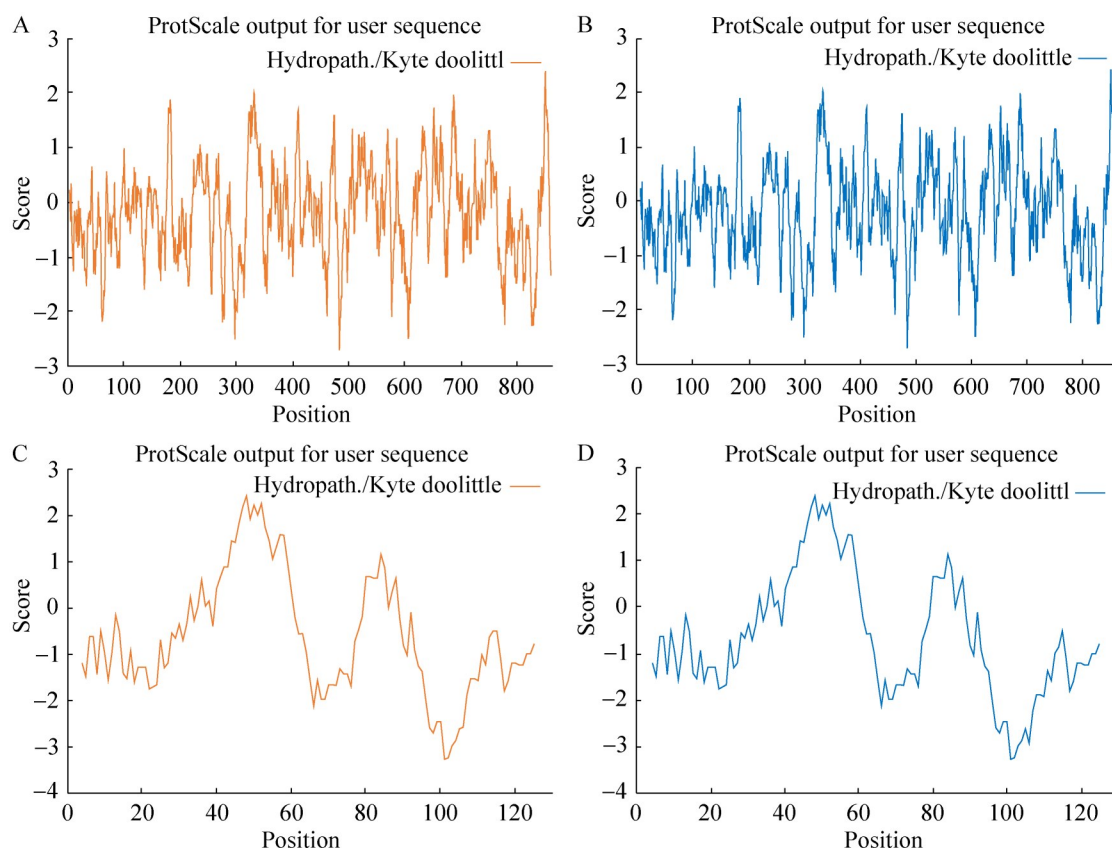


图6 两株噬菌体ORF34和ORF52蛋白的亲疏水性

Figure 6 Hydrophilicity and hydrophobicity of ORF34 and ORF52 proteins of two phages. A: Hydrophilicity and hydrophobicity of ORF34 protein from Ste-D; B: Hydrophilicity and hydrophobicity of ORF34 protein from Ste-X; C: Hydrophilicity and hydrophobicity of ORF52 protein from Ste-D; D: Hydrophilicity and hydrophobicity of ORF52 protein from Ste-X.

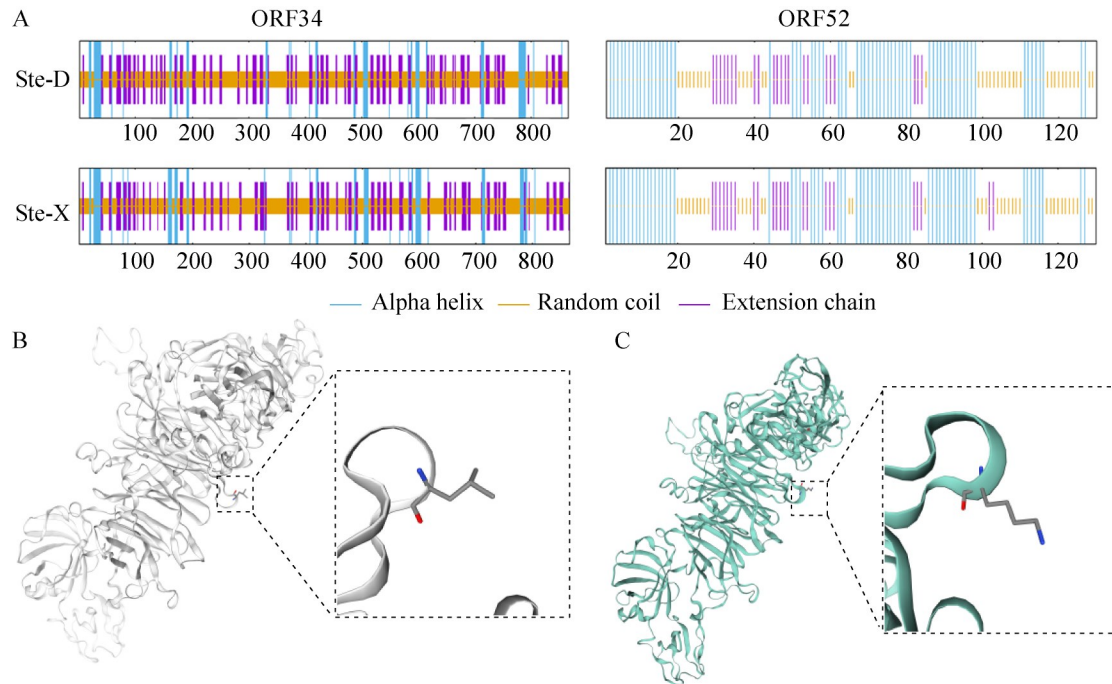


图7 两株噬菌体ORF34和ORF52蛋白的二级结构预测(A)和ORF34蛋白的三级结构预测(B、C)

Figure 7 Secondary structure prediction of ORF34 and ORF52 proteins of two phages (A) and prediction of the tertiary structure of ORF34 protein of Ste-D (B) and Ste-X (C).

ORF34 所编码的主要蛋白空间结构均为无规则卷曲；ORF52 编码的蛋白空间结构相同，主要为 α 螺旋。2 株噬菌体仅在第 547 个氨基酸存在差异，但编码蛋白质的空间结构仍为无规则卷曲。

3 讨论与结论

寡养单胞菌，也称为窄食单胞菌，最早被发现的菌株是嗜麦芽寡养单胞菌(*S. maltophilia*)，且早期发现的该菌多为植物内生菌^[1]。近年来，*S. maltophilia* 作为条件致病菌，易引发败血症、心内膜炎及尿路感染等病症，受到广泛关注，该病原菌的多重耐药性促使临床上对其耐药机制^[23]和噬菌体疗法的使用进行深入研究^[24]。自 1993 年寡养单胞菌属建立以来，环境中分离获得菌株从生理生化特性、细胞化学成分和分子生物学特征等多角度不断完善其系统分类，直至 2018 年，*S. indicatrix* 才形成独立分支^[25]，其

全基因组序列于 2021 年首次报道^[26]。*S. indicatrix* 广泛存在于向日葵^[27]、土壤^[28]、蔬菜^[29]和天然水体^[26]中，能够减轻植株的环境胁迫。近期研究发现，一株寡养单胞菌(*Stenotrophomonas* sp.)莱茵衣藻(*Chlamydomonas reinhardtii*) P3 培养过程中，可削弱高浓度甲酸对藻类的抑制作用，从而促进其生长^[29]。此外，Bertolini 等^[30]等于 2014 年首次从高硒豆科植物黄芪根际分离出一株 *S. indicatrix*，该菌株对亚硒酸盐具有高耐受性并可将其还原为元素硒供植物生长；向日葵根际分离的 *S. indicatrix* (2018 年之前被归为 *S. maltophilia*)也与植物生长调控和病原菌抑制相关^[31]。本实验室分离的 *S. indicatrix* EB12 来自蓝藻附生细菌，对蓝藻生长具有促生作用。若采用 *S. indicatrix* 噬菌体裂解其宿主细胞，有望调控水体中蓝藻的生长。

噬菌体的生物学特性研究可为探索噬菌体生

长环境条件及调控宿主种群提供理论基础。然而,关于 *S. indicatrix* 噬菌体的生物学特性尚未见报道^[1],而寡养单胞菌属其他菌株的噬菌体研究则较多。噬菌体的潜伏期及裂解量是衡量其裂解能力的重要指标。*S. maltophilia* 噬菌体的潜伏期为 5–75 min^[12–13],裂解量为 43.2–3 000 PFU/cell^[32–33]。本研究中 2 株侵染 *S. indicatrix* 的噬菌体 Ste-X 和 Ste-D 的潜伏期均为 20 min,裂解量分别为 28.8 PFU/cell 和 131.1 PFU/cell,均为烈性短尾噬菌体。噬菌体 Ste-X 和 Ste-D 的最佳感染复数分别为 1 000 和 10,与已报道的 *S. maltophilia* 噬菌体^[32]存在较大差异。噬菌体 Ste-X 和 Ste-D 的 pH 耐受范围分别为 pH 4.0–13.0 和 pH 3.0–12.0,较侵染 *S. maltophilia* 的噬菌体 YCR3A-1^[32]的 pH 耐受范围(pH 5.0–11.0)更广。噬菌体 Ste-X 在超过 40 °C 时活性开始下降,70 °C 时失活,而噬菌体 Ste-D 在 70 °C 高温下仍具有活性,这与侵染 *S. maltophilia* 的噬菌体 BUCT609^[34]相似,均表现出一定的耐高温能力。蛋白质和核酸吸收紫外线后作用于 DNA 并使其结构遭到破坏,从而导致 DNA 丧失转化能力,使噬菌体失去活性^[35]。噬菌体 Ste-X 和 Ste-D 分别在紫外照射 60 min 和 120 min 后才完全失活,表现出一定的耐紫外能力。噬菌体 Ste-X 和 Ste-D 的宿主范围较窄,具有专一性,除自身宿主外,仅能侵染 1 株 *P. sediminis*,且噬菌斑不明显,侵染能力较弱。寡养单胞菌噬菌体的形态多样,包括肌尾^[13,36]、短尾^[34]、长尾^[12,32]和丝状^[37]等。从电镜照片来看,噬菌体 Ste-X 和 Ste-D 均属于有尾噬菌体目、短尾噬菌体科。

目前已分离的寡养单胞菌噬菌体全基因组序列长度在 6 867 bp–250 kb^[37–38]之间,噬菌体 Ste-X 和 Ste-D 的基因组长度均为 39 429 bp,二者全基因组序列高度相似达 99.99%,仅存在 3 个碱基差异,分别位于 23 219、23 220 和

36 429 bp 处,涉及 ORF34 和 ORF52 的编码。这 3 个碱基的差异导致 2 株侵染 *S. indicatrix* 的噬菌体(Ste-X 和 Ste-D)在生物学特性(裂解量、最佳感染复数、温度、pH 和紫外线耐受性)方面存在显著差异。基因组结构决定了噬菌体的功能,因此,本研究对 2 个差异 ORFs 编码蛋白的一级、二级和三级结构进行了比较分析。ORF34 编码的蛋白质具有保守结构域,是一种稳定的亲水酸性蛋白,其功能可能与破坏革兰氏阴性细菌细胞壁^[22]相关,进而影响裂解量和最佳感染复数,但具体机制尚需进一步实验验证。Pan 等^[39]发现, *Hafnia* 噬菌体在传代过程中形成的噬菌斑大小不同,高通量测序结果显示,较小的噬菌斑与正常噬菌斑相比缺失了一段 HNH 归巢内切酶(HEG)基因,研究表明单个基因片段的缺失或单个碱基突变均会导致噬菌体形态及功能的变化。Guo 等^[15]通过紫外诱变的方式证明,单个碱基突变会导致噬菌体的 pH 耐受范围、噬菌斑形态和侵染能力的改变,这与本研究结果相似。除噬菌斑形态及侵染能力外,本研究的 2 株噬菌体在紫外线耐受能力方面也存在较大差异。光损伤现象主要由环丁烷嘧啶二聚体(cyclobutane pyrimidine dimer, CPDs)和嘧啶(6-4)嘧啶酮[pyrimidine (6-4) pyrimidone, 简称(6-4)光产物] 2 种类型的嘧啶二聚体产物阻碍了 DNA 的复制及转录^[40]。生物可通过紫外光修复系统对受损 DNA 进行修复,而紫外线修复系统广泛存在于水生微生物及噬菌体中^[41]。噬菌体中 DNA 紫外光修复系统的相关基因是决定噬菌体耐紫外能力强弱的关键因素。本研究的 2 株噬菌体除 ORF34 和 ORF52 外,其余基因模块组成均相同,但在噬菌斑形态及耐紫外光能力等方面差异较大。推测这 2 个基因模块可能与噬菌体的紫外光修复能力有关,具体功能有待进一步实验验证。

噬菌体是地球上数量最大的生物实体(约有 10^{31} 个)^[14],能够高效且特异性地识别并杀灭宿主细菌,在医疗、农业及环境保护等领域具有广阔的应用前景。本研究从水体蓝藻的附生细菌中分离到的 *S. indicatrix* 对藻类具有促生效果,其噬菌体可能通过影响 *S. indicatrix* 的数量及活性,进而间接调控水体中蓝藻的生长。通过对2株噬菌体生物学特性的调查和基因组分析,发现仅存在3个差异碱基的2株侵染 *S. indicatrix* 的短尾噬菌体在全基因组水平上表现出显著的生物学特性差异。本研究为深入探索 *S. indicatrix* 与其噬菌体的相互关系提供了基础资料。

作者贡献声明

姜雪:开展实验,数据分析及文章撰写与修改;夏玉侨:开展实验,数据分析;王丽艳:数据分析和文章修改;李喜梅:数据分析和文章修改;荆瑞勇:试验设计、数据处理及文章修改;刘俊杰:试验设计、数据处理及文章修改。

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] 邓阳,姜竹鸣,张玉琴.寡养单胞菌属细菌的研究进展[J].生物资源,2021,43(1):1-9.
DENG Y, JIANG ZM, ZHANG YQ. Research progress on the genus *Stenotrophomonas*[J]. Biotic Resources, 2021, 43(1): 1-9 (in Chinese).
- [2] LI L, SHANG XF, SUN XJ, XIAO XF, XUE JL, GAO Y, GAO HG. Bioremediation potential of hexavalent chromium by a novel bacterium *Stenotrophomonas acidaminiphila* 4-1[J]. Environmental Technology & Innovation, 2021, 22: 101409.
- [3] MAHMOUD ALI I, MOHAMED HALBY HM, ABD-ELRADY BA, TAHA SALIM M, AHMED MOHAMED H. Biodegradation of 17 β -estradiol by *Serratia marcescens* and *Stenotrophomonas tumulicola* co-culture isolated from a sewage treatment plant in Upper Egypt[J]. Iranian Journal of Microbiology, 2023, 15(3): 448-455.
- [4] ZHAO Y, DING WJ, XU L, SUN JQ. A comprehensive comparative genomic analysis revealed that plant growth promoting traits are ubiquitous in strains of *Stenotrophomonas*[J]. Frontiers in Microbiology, 2024, 15: 1395477.
- [5] HUDA NU, TANVIR R, BADAR J, ALI I, REHMAN Y. Arsenic-resistant plant growth promoting *Pseudoxanthomonas mexicana* S254 and *Stenotrophomonas maltophilia* S255 isolated from agriculture soil contaminated by industrial effluent[J]. Sustainability, 2022, 14(17): 10697.
- [6] ULRICH K, KUBE M, BECKER R, SCHNECK V, ULRICH A. Genomic analysis of the endophytic *Stenotrophomonas* strain 169 reveals features related to plant-growth promotion and stress tolerance[J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 687463.
- [7] 梁戈玉,杨飞,韦海燕,尹立红,浦跃朴.藻毒素降解菌对微囊藻毒素的降解作用与机制[C]//中国毒理学会,湖北省科学技术协会.中国毒理学会第七次全国毒理学大会暨第八届湖北科技论坛论文集.东南大学公共卫生学院环境医学工程教育部重点实验室,2015:2.
- [8] FAKHIMI N, TORRES MJ, FERNÁNDEZ E, GALVÁN A, DUBINI A, GONZÁLEZ-BALLESTER D. *Chlamydomonas reinhardtii* and *Microbacterium forte* sp. nov., a mutualistic association that favors sustainable hydrogen production[J]. Science of the Total Environment, 2023, 913: 169559.
- [9] LARA-MORENO A, MERCHÁN F, MORILLO E, ZAMPOLLI J, di GENNARO P, VILLAVARDE J. Genome analysis for the identification of genes involved in phenanthrene biodegradation pathway in *Stenotrophomonas indicatrix* CPHE1. Phenanthrene mineralization in soils assisted by integrated approaches[J]. Frontiers in Bioengineering and Biotechnology, 2023, 11: 1158177.
- [10] SHARMA S, CHATTERJEE S, DATTA S, PRASAD R, DUBEY D, PRASAD RK, VAIRALE MG. Bacteriophages and its applications: an overview[J]. Folia Microbiologica, 2017, 62(1): 17-55.
- [11] WEINBAUER MG, RASSOULZADEGAN F. Are viruses driving microbial diversification and diversity?[J]. Environmental Microbiology, 2004, 6(1): 1-11.
- [12] 喻鑫婷,于诗筠,吕金晖,文会洪,张雅倩,刘慧莹,米志强,柏长青.一株嗜麦芽窄食单胞菌裂解性噬菌体的分离及生物学特性[J].微生物学通报,2022,49(3):1084-1094.
YU XT, YU SY, LV JH, WEN HQ, ZHANG YQ, LIU HY, MI ZQ, BAI CQ. Isolation and biological characterization of a novel virulent phage targeting *Stenotrophomonas maltophilia*[J]. Microbiology China, 2022, 49(3): 1084-1094 (in Chinese).
- [13] GARCÍA P, MONJARDÍN C, MARTÍN R, MADERA C, SOBERÓN N, GARCÍA E, MEANA A, SUÁREZ JE. Isolation of new *Stenotrophomonas* bacteriophages and genomic characterization of temperate phage S1[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2008, 74(24): 7552-7560.
- [14] DION MB, OECHSLIN F, MOINEAU S. Phage diversity, genomics and phylogeny[J]. Nature Reviews Microbiology, 2020, 18(3): 125-138.

- [15] GUO YJ, DONG XX, LI HY, LIN W, CAO L, LI DF, ZHANG YM, JIN J, TONG YG, LIU ZH. Efficient broad-spectrum cyanophage function module mining[J]. *Microorganisms*, 2024, 12(8): 1578.
- [16] 赵欣卓, 王鑫淼, 王丽艳, 吴楠, 李喜梅, 于镇华, 荆瑞勇, 刘俊杰. 一株枯草芽孢杆菌噬菌体Bac-S的生物学特性及全基因组序列分析[J]. *微生物学报*, 2024, 64(9): 3379-3392.
- ZHAO XZ, WANG XM, WANG LY, WU N, LI XM, YU ZH, JING RY, LIU JJ. Biological characterization and genome sequence of a bacteriophage strain Bac-S infecting *Bacillus subtilis*[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2024, 64(9): 3379-3392 (in Chinese).
- [17] 李睿瑞. 大庆湿地水体中蓝藻和噬藻体的分布特征研究[D]. 大庆: 黑龙江八一农垦大学硕士学位论文, 2020.
- LI RR. Distribution characteristics of cyanobacteria and cyanophages in Daqing wetland waters[D]. Daqing: Master's Thesis of Heilongjiang Bayi Agricultural University, 2020 (in Chinese).
- [18] CHAN PP, LOWE TM. tRNAscan-SE searching for tRNA genes in genomic sequences[J]. *Methods in Molecular Biology*, 2019, 1962: 1-14.
- [19] 史一博, 孙建和. λ 噬菌体穿孔素(holin)蛋白触发裂菌的分子机制[J]. *微生物学报*, 2012, 52(2): 141-145.
- SHI YB, SUN JH. Current advance in the topological structure and function of holin encoded by bacteriophage Lambda: a review[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2012, 52(2): 141-145 (in Chinese).
- [20] KENNEY E, YAPARLA A, HAWDON JM, O' HALLORAN DM, GRAYFER L, ELEFTHERIANOS I. A putative lysozyme and serine carboxypeptidase from *Heterorhabditis bacteriophora* show differential virulence capacities in *Drosophila melanogaster*[J]. *Developmental & Comparative Immunology*, 2021, 114: 103820.
- [21] WYATT HDM, WEST SC. Holliday junction resolvases[J]. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 2014, 6(9): a023192.
- [22] WANG JY, CHITSAZ F, DERBYSHIRE MK, GONZALES NR, GWADZ M, LU SN, MARCHLER GH, SONG JS, THANKI N, YAMASHITA RA, YANG MZ, ZHANG DC, ZHENG CJ, LANCZYCKI CJ, MARCHLER-BAUER A. The conserved domain database in 2023[J]. *Nucleic Acids Research*, 2022, 51(D1): D384-D388.
- [23] 唐宇航, 方诗琦, 谢琳琳, 孙超, 李珊珊, 周爱萍, 曹广祥, 李骏. 多重耐药寡养单胞菌的基因组学研究进展[J]. *生物工程学报*, 2023, 39(4): 1314-1331.
- TANG YH, FANG SQ, XIE LL, SUN C, LI SS, ZHOU AP, CAO GX, LI J. Advances in genomics of multi-drug resistant *Stenotrophomonas*[J]. *Chinese Journal of Biotechnology*, 2023, 39(4): 1314-1331 (in Chinese).
- [24] JDEED G, MOROZOVA V, KOZLOVA Y, TIKUNOV A, USHAKOVA T, BARDASHEVA A, MANAKHOV A, MITINA M, ZHIRAKOVSKAYA E, TIKUNOVA N. StM171, a *Stenotrophomonas maltophilia* bacteriophage that affects sensitivity to antibiotics in host bacteria and their biofilm formation[J]. *Viruses*, 2023, 15(12): 2455.
- [25] WEBER M, SCHÜNEMANN W, FUß J, KÄMPFER P, LIPSKI A. *Stenotrophomonas lactitubi* sp. nov. and *Stenotrophomonas indicatrix* sp. nov., isolated from surfaces with food contact[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2018, 68(6): 1830-1838.
- [26] FRIEDRICH I, HOLLENSTEINER J, SCHERF J, WEYERGRAF J, KLASSEN A, POEHLEIN A, HERTEL R, DANIEL R. Complete genome sequence of *Stenotrophomonas indicatrix* DAIF1[J]. *Microbiology Resource Announcements*, 2021, 10(6): e01484-20.
- [27] ADELEKE BS, AYANGBENRO AS, BABALOLA OO. Genomic assessment of *Stenotrophomonas indicatrix* for improved sunflower plant[J]. *Current Genetics*, 2021, 67(6): 891-907.
- [28] MAFIZ AI, HE YS, ZHANG W, ZHANG YF. Soil bacteria in urban community gardens have the potential to disseminate antimicrobial resistance through horizontal gene transfer[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 771707.
- [29] 邢蒙蒙, 郑伟杰, 王旺银, 曹旭鹏, 李灿. 窄食单胞菌促进微藻高浓度甲酸条件下光合生长[J/OL]. *生物工程学报*, [2025-01-03]. <https://doi.org/10.13345/j.cjb.240242>.
- XING MM, ZHENG WJ, WANG WY, CAO XP, LI C. *Stenotrophomonas* sp. promotes photosynthesis and growth of microalgae exposed to high concentrations of formate[J/OL]. *Chinese Journal of Biotechnology*, [2025-01-03]. <https://doi.org/10.13345/j.cjb.240242> (in Chinese).
- [30] BERTOLINI C, van AERLE R, LAMPIS S, MOORE KA, PASZKIEWICZ K, BUTLER CS, VALLINI G, van der GIEZEN M. Draft genome sequence of *Stenotrophomonas maltophilia* SeITE02, a gammaproteobacterium isolated from selenite-contaminated mining soil[J]. *Genome Announcements*, 2014, 2(3): e00331-14.
- [31] BABALOLA OO, ADELEKE BS, AYANGBENRO AS. Draft genome sequencing of *Stenotrophomonas indicatrix* BOVIS40 and *Stenotrophomonas maltophilia* JVB5 two strains with identifiable genes involved in plant growth promotion[J]. *Microbiology Resource Announcements*, 2021, 10(28): e0048221.
- [32] 徐媛. 嗜麦芽寡养单胞菌噬菌体的分离鉴定及功能研究[D]. 贵阳: 贵州师范大学硕士学位论文, 2022.
- XU M. Isolation, identification and functional analysis of bacteriophages of *S. maltophilia*[D]. Guiyang: Master's Thesis of Guizhou Normal University, 2022 (in Chinese).
- [33] FAN HH, HUANG Y, MI ZQ, YIN XY, WANG L, FAN H, ZHANG ZY, AN XP, CHEN JK, TONG YG. Complete genome sequence of IME13, a *Stenotrophomonas maltophilia* bacteriophage with large burst size and unique plaque polymorphism[J]. *Journal of Virology*, 2012, 86(20): 11392-11393.
- [34] HAN PJ, HU YJ, AN XP, SONG LH, FAN HH, TONG YG. Biochemical and genomic characterization of a novel bacteriophage BUCT555 lysing *Stenotrophomonas maltophilia*[J]. *Virus Research*, 2021, 301: 198465.
- [35] GERRITY D, RYU H, CRITTENDEN J, ABBASZADEGAN M. Photocatalytic inactivation of viruses using titanium dioxide nanoparticles and low-

- pressure UV light[J]. Journal of Environmental Science and Health Part A, Toxic/Hazardous Substances & Environmental Engineering, 2008, 43(11): 1261-1270.
- [36] KOSHY CM, SUGUMAR S. Isolation, characterization, and genome analysis of novel bacteriophage-*Stenotrophomonas phage* CM1[J]. Microbial Pathogenesis, 2023, 185: 106403.
- [37] LIU J, LIU Q, SHEN P, HUANG YP. Isolation and characterization of a novel filamentous phage from *Stenotrophomonas maltophilia*[J]. Archives of Virology, 2012, 157(9): 1643-1650.
- [38] CHANG HC, CHEN CR, LIN JW, SHEN GH, CHANG KM, TSENG YH, WENG SF. Isolation and characterization of novel giant *Stenotrophomonas maltophilia* phage phiSMA5[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2005, 71(3): 1387-1393.
- [39] PAN LT, LI DF, SUN ZT, LIN W, HONG BX, QIN WN, XU LH, LIU WC, ZHOU Q, WANG F, CAI RQ, QIAN MH, TONG YG. First characterization of a *Hafnia* phage reveals extraordinarily large burst size and unusual plaque polymorphism[J]. Frontiers in Microbiology, 2022, 12: 754331.
- [40] AN ML, ZHENG Z, QU CF, WANG XX, CHEN H, SHI CL, MIAO JL. The first (6-4) photolyase with DNA damage repair activity from the Antarctic microalga *Chlamydomonas* sp. ICE-L[J]. Mutation Research-Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis, 2018, 809: 13-19.
- [41] FURUTA M, SCHRADER JO, SCHRADER HS, KOKJOHN TA, NYAGA S, McCULLOUGH AK, LLOYD RS, BURBANK DE, LANDSTEIN D, LANE L, van ETTEN JL. *Chlorella* virus PBCV-1 encodes a homolog of the bacteriophage T4 UV damage repair gene denV[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1997, 63(4): 1551-1556.