

# 运城盐湖嗜盐细菌噬菌体的分离筛选及其生物学特性研究

于慧瑛,王传旭,王卓,杨静,刘中华,李新\*

(运城学院 运城盐湖生态保护与资源利用厅市共建山西省重点实验室,山西 运城 044000)

**摘要:**来源于高盐环境中的噬菌体,因其独特的基因组组成及生物学特性,已成为极端微生物资源研究领域的新热点。以嗜盐细菌为宿主,采用双层平板法从运城盐湖中分离筛选获得8株烈性噬盐细菌,利用聚乙二醇(Polyethylene Glycol, PEG)沉淀和 SefinoseTM 4B 凝胶过滤层析对其进行浓缩纯化后,采用透射电镜观察发现除噬菌体 LMH-5 和 LMH-8 呈典型的正多面体立体对称结构外,其余均呈球状,颗粒大小分布在 25~70 nm 之间,均为无尾噬菌体。优选其中活性较好且具有较宽宿主域的 LMH-1 开展研究,发现该噬菌体为 DNA 病毒,颗粒直径约 70 nm,基因组大小约 25.9 kb。LMH-1 含有脂质包膜,且对低盐环境敏感,其衣壳中至少含有 11 种蛋白质,其中 6 种为主要蛋白。此外,研究发现该噬菌体具有跨属侵染能力,可裂解 *Halobacillus* 和 *Thalassobacillus* 等两个不同属菌株。该噬菌体在低于 50 °C、pH 7.0~11.0、NaCl 质量分数为 5%~30% 等不同条件处理后,仍可保持相对较高活性,表现出了良好的热稳定性和耐盐碱特性。上述研究结果表明,运城盐湖中可能蕴藏着丰富多样的盐病毒资源,对其进行系统发掘和深入研究不仅将有助于深化人们对盐病毒多样性的认识,同时也可明确盐病毒在特殊水生生态系统中的功能与定位等提供理论依据。

**关键词:**运城盐湖;盐病毒;嗜盐细菌;双层平板法;生物学特性

中图分类号:Q939.48 文献标志码:A 文章编号:0253-2395(2026)01-0170-09

## Isolation and Characterization of Phages Infecting Halophilic Bacteria from Yuncheng Salt Lake

YU Huiying, WANG Chuanxu, WANG Zhuo, YANG Jing, LIU Zhonghua, LI Xin\*

(Shanxi Key Laboratory of Yuncheng Salt Lake Ecological Protection and Resource Utilization, Yuncheng University, Yuncheng 044000, China)

**Abstract:** Because of the unique genome and biological characteristics, research on the phages derived from high-salt environment has become a new hotspot in the extremophile field. Using halophilic bacteria as the hosts, eight halophages were isolated by the double-layer plate method. Virus particles were concentrated and purified by PEG precipitation and SefinoseTM 4B gel filtration chromatography, and then observed by Transmission Electron Microscopy. The results showed that all phages were microspheres except LMH-5 and LMH-8, which showed a typical regular polyhedron with three-dimensional symmetry. They all belonged to tailless bacteriophages, with the particle size distribution between 25-70 nm in diameter. The phage LMH-1 was selected for further study. It was a DNA virus with a diameter of 70 nm and a genome size of approximately 25.9 kb. The phage contained a lipid envelope, and was sensitive to low-salt condition. Its capsid contained at least 11 proteins, among which there were six major structural proteins. LMH-1 had a wide host range, and could infect strains from genera *Halobacillus* and *Thalassobacillus*. It showed high activity over broad ranges of temperature (<50 °C), pH (7.0-11.0) and NaCl mass fraction (5%-30%), indicating excellent thermostable, alka-

收稿日期:2023-12-25;修回日期:2024-04-08

基金项目:山西省科技创新人才团队项目(202204051001035);山西省基础研究计划资助项目(202303021211114)

作者简介:于慧瑛(1979-),女,辽宁丹东人,硕士,讲师,从事极端环境微生物资源研究,E-mail:yuhuiying1979@163.com

\* 通信作者:李新(LI Xin),E-mail:lixin-eva@163.com

引文格式:于慧瑛,王传旭,王卓,等.运城盐湖嗜盐细菌噬菌体的分离筛选及其生物学特性研究[J].山西大学学报(自然科学版),2026,49(1):170-178. DOI:10.13451/j.sxu.ns.2024072.

li-tolerant and halotolerant features. Results from this study revealed that Yuncheng Salt Lake may contain rich and diverse halovirus resources, and further systematic exploration and in-depth research will not only help us to deepen the understanding of haloviruses biodiversity, but also can provide a theoretical basis for clarifying the function and location of haloviruses in special aquatic ecosystems.

**Key words:** Yuncheng Salt Lake; Halovirus; halophilic bacteria; double-layer plate method; biological characteristics

## 0 引言

作为一类特殊的水生态系统,盐湖具有高盐、高压、低营养等特点,自然条件较为恶劣,生活在其中的动植物物种非常稀少。在这种被誉为“生命禁区”的特殊环境中,却发现了丰富多样的嗜盐微生物资源,这些资源被认为是其中的主要生物群落<sup>[1-2]</sup>。然而20世纪70年代,第一株嗜盐古菌病毒Hs1的发现,引发了人们对盐病毒的关注<sup>[3]</sup>。越来越多的研究表明,盐域环境中除多样性极为丰富的嗜盐微生物外,还可能存在着大量的盐病毒资源<sup>[4-7]</sup>。过去普遍认为,处于食物链底端的嗜盐微生物是决定盐域环境微生态群落结构的关键,但在这种极端且相对原始的特殊环境中却发现了病毒的存在,由此表明在特殊水环境中,盐病毒可能占据重要的生态学地位。

作为病毒的重要成员,噬菌体在自然界中分布极为广泛,在微生态系统中发挥着重要作用。据估算自然界噬菌体总量可能高达 $10^{31}$ 以上,然而目前却仅有6000余株被分离并研究<sup>[8]</sup>。多年来,人们对高盐环境中的嗜盐微生物资源开展了广泛的研究<sup>[1,9-10]</sup>,但对其中噬菌体资源的发掘却处于起步阶段。截至目前,已报道的来源于盐域环境中的噬菌体不超过130株<sup>[11-12]</sup>,这与其它类群微生物相比,无论在种类还是数量上都相差甚远。由于寄生于特殊的高盐环境中,盐噬菌体往往具有与其他环境噬菌体不同的基因特征和生物学特性<sup>[13-14]</sup>。在该领域,国内仅有少数学者开展了相关研究。Mei等陆续报道了两株从嗜盐古菌*Natrinema* sp. J7中诱导产生的溶源性微球噬菌体SNJ<sup>[15]</sup>和SNJ2<sup>[16]</sup>;Fu等<sup>[17]</sup>则利用透射电镜技术开展了云南盐矿病毒颗粒形态多样性分析,并从中获得一株可感染*Halomonas ventosae* QH52-2的烈性长尾噬菌体QHHSV-1。近年来,作者所在的课题组从运城盐湖中陆续分离获得了四株烈

性高盐噬菌体,包括头尾状和微球状两种形态<sup>[18-21]</sup>。

地处山西省西南部、总面积约130平方千米的运城盐湖,诞生于新生代第四纪喜马拉雅构造运动时期,与美国犹他州大盐湖、俄罗斯西伯利亚库楚克盐湖并称为世界三大硫酸钠型内陆湖泊。特殊的地理气候特征和盐湖演化机制赋予了运城盐湖独特的地域生态特点,其中蕴藏着丰富多样的极端微生物资源。本课题在前期研究基础上,以嗜盐细菌菌株为宿主,采用双层平板法从运城盐湖水样中定向筛选特异性盐噬菌体,利用透射电镜观察病毒颗粒形态,并对其核酸类型、衣壳蛋白组成及相关生物学特性等进行研究,为盐湖特殊噬菌体资源的系统发掘和研究利用等提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 菌株及其培养条件

分离自运城盐湖的嗜盐细菌菌株及其16S rRNA基因序列Genbank登录号:*Halobacillus* sp. LY4 (HQ683723); *Halobacillus* sp. LY6 (HQ683725); *Halobacillus* sp. LY7 (HQ683726); *Thalassobacillus* sp. LY18 (HQ683736); *Salimicrobium* sp. LY19 (HQ683737); *Chromohalobacter* sp. LY7-3 (HQ683729); *Chromohalobacter* sp. LY7-4 (JF796143); *Gracilibacillus* sp. SK1 (JQ045293); *Halomonas* sp. SK6 (JN998407); *Virgibacillus* sp. SK39 (JN998440); *Clostridium* sp. GQ5 (JQ421339); *Clostridium* sp. GQ8 (JQ421332); *Virgibacillus* sp. GQ15 (KM055003); *Clostridium* sp. GQ18 (JQ421334); *Thalassobacillus* sp. GQ23 (JN998389); *Bacillus* sp. GQ39 (JN998395); *Bacillus* sp. LX-40 (KF928677); *Halomonas* sp. GQ44 (JQ421337); *Halomonas* sp. GQ51

(JQ028724); *Bacillus* sp. L1 (JF796144); *Idiomarina* sp. W33 (JN112009)。所有菌株均由本实验室鉴定并保存。

上述菌株分别接种至 Complicated Medium (CM) 液体培养基(酸水解酪蛋白 7.5 g, 酵母浸出物 10.0 g, 柠檬酸三钠 3.0 g,  $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  20.0 g, KCl 2.0 g,  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  0.01 g, NaCl 120.0 g, 蒸馏水 1 L, pH 7.5) 中, 37 °C 振荡培养 20 h 制备宿主菌悬液。

### 1.2 盐湖水体样采集与富集

参照于慧瑛等<sup>[18]</sup>培养基配置方法, 分别配制 Modified Growth Medium (MGM) 培养基和病毒稀释液, 灭菌后备用。

于运城盐湖不同区域采集水样, 取 100 mL 水样与 100 mL 的 MGM 液体培养基混合后, 37 °C、180 r/min 培养 24 h, 富集培养后, 10 000 r/min 离心 20 min 后取上清, 0.22  $\mu\text{m}$  滤膜过滤后 4 °C 保存。

### 1.3 嗜盐细菌噬菌体的分离筛选与浓缩纯化

以不同嗜盐细菌菌株为宿主, 采用双层平板法分离筛选盐噬菌体, 具体方法如下: 将 100  $\mu\text{L}$  水样富集滤液与 300  $\mu\text{L}$  宿主菌悬液混合, 25 °C 静置 15 min, 加入 3.0 mL 的 MGM 半固体培养基(冷却至 40 °C 左右) 混匀, 倒入 MGM 固体平板上层。37 °C 下静置培养, 观察噬菌斑的形成情况。若出现, 则挑取边缘清晰的单个噬菌斑, 采用双层平板法进行培养, 重复以上步骤 3-5 次至噬菌斑形态大小均一。参照付汉清等<sup>[22]</sup>方法进行噬菌体的固体增殖, 刮取双层板上层部分加入病毒稀释液, 振荡 5 min 后, 10 000 r/min 离心 3 min, 取上清用 0.22  $\mu\text{m}$  滤膜过滤制备保存液。采用聚乙二醇 (Polyethylene Glycol, PEG) 6000 沉淀和 SefinoseTM 4B 琼脂糖凝胶柱层析对保存液进行浓缩纯化, 活性验证后收集纯化的噬菌体<sup>[18]</sup>。

### 1.4 噬菌体形态学观察

纯化后的噬菌体采用 2% 的醋酸双氧铀溶液负染, 利用透射电镜 (JEM-1400, 日本电子) 观察其形态学特征。

### 1.5 噬菌体基因组核酸类型与衣壳蛋白组成分析

采用病毒基因组 DNA 提取试剂盒 (D2410, 北京索莱宝科技有限公司) 对噬菌体基因组进

行提取纯化, 利用分光光度计法进行定量分析。取 100  $\mu\text{L}$  噬菌体基因组 DNA 溶液 (约 50  $\mu\text{g}/\text{mL}$ ), 分别加入 1.0  $\mu\text{L}$  的 DNase I (Takara, 5 U/ $\mu\text{L}$ ) 和 RNase A (Takara, 10  $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ ), 37 °C 酶解 30 min 后进行电泳检测, 确定其核酸类型。采用 *Sac* I、*Xho* I、*Xba* I、*Pst* I、*Sma* I、*Sal* I、*Nde* I、*Kpn* I 和 *Spl* I 等对基因组进行酶切分析。取 30  $\mu\text{L}$  纯化后的噬菌体溶液, 加入 10  $\mu\text{L}$  蛋白上样缓冲液, 混匀后 100 °C 水浴加热 5 min, 12 000 r/min 离心 3 min, 取上清进行 SDS-PAGE (Sodium Dodecyl Sulfate-Polyacrylamide Gel Electrophoresis) 电泳检测。

### 1.6 噬菌体生物学特性研究

参照 Wang 等<sup>[19]</sup>噬菌体特性分析方法, 研究噬菌体对氯仿的耐受性以及温度、pH、盐度等对其生物学活性的影响; 采用双层平板法检测噬菌体的宿主侵染范围。以上实验均重复 3 次。

### 1.7 菌株系统发育分析

菌株系统发育分析使用序列下载自 Genbank 数据库, 序列比对使用 Mafft 7.2。使用 Bioedit 7.0 对矩阵进行手动剪切。系统发育树构建使用 PhyloSuite 软件, 最适核苷酸替代模型使用 ModelTest 进行筛选。最大似然法分析使用 IQ-TREE 在线服务器进行, 选取的进化模型为 TN (Tamura-Nei 1993, TN93)。贝叶斯算法分析使用 MrBayes 3.2.1, 选取的进化模型为 GTR (General Time Reversible)。

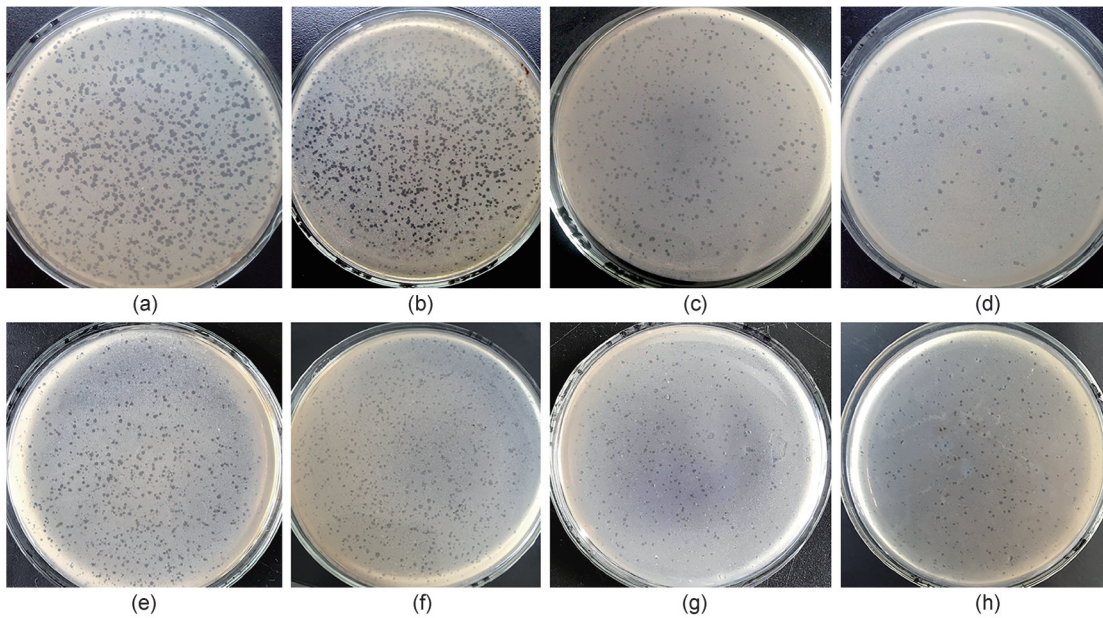
## 2 结果与分析

### 2.1 嗜盐细菌噬菌体的分离筛选

采用双层平板法从运城盐湖水体中筛选获得 8 株噬菌体 LMH-1~LMH-8, 其宿主分别为嗜盐细菌菌株 *Halobacillus* sp. LY7、*Virgibacillus* sp. SK39、*Halomonas* sp. GQ44、*Salimicrobium* sp. LY19、*Chromohalobacter* sp. LY7-4、*Bacillus* sp. LX-40、*Chromohalobacter* sp. LY7-3 和 *Clostridium* sp. GQ8。静置培养 24 h 后, 发现所有噬菌体均可形成形态典型的清晰透亮噬菌斑, 其直径约为 1 mm~1.5 mm (图 1)。

### 2.2 噬菌体形态学观察

电镜观察发现除噬菌体 LMH-5 和 LMH-8



(a)为 *Halobacillus* sp. LY7; (b)为 *Virgibacillus* sp. SK39; (c)为 *Halomonas* sp. GQ44; (d)为 *Salimicrobium* sp. LY19; (e)为 *Chromohalobacter* sp. LY7-4; (f)为 *Bacillus* sp. LX-40; (g)为 *Chromohalobacter* sp. LY7-3; H为 *Clostridium* sp. GQ8

图1 以嗜盐细菌为宿主分离筛选获得的盐湖噬菌体

Fig. 1 Halophages from Yuncheng Salt Lake

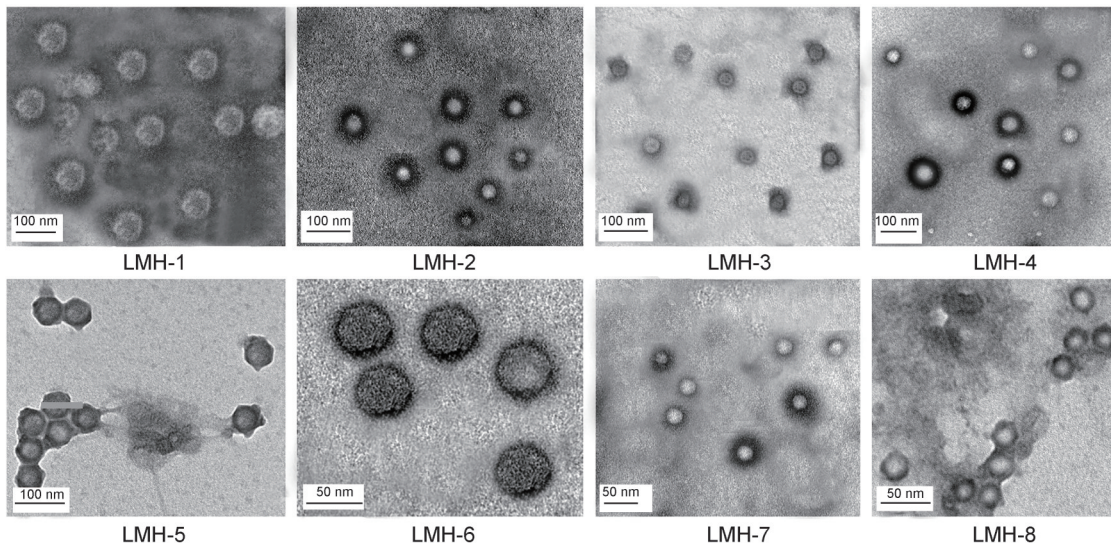


图2 盐湖噬菌体形态学观察

Fig. 2 Morphological observation of the halophages

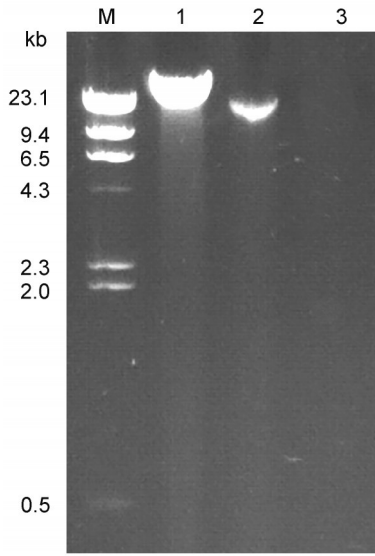
为典型的正二十面体结构外,其他均呈微球形(图2)。在获得的噬菌体中,LMH-1颗粒相对较大,直径约70 nm;LMH-5和LMH-8颗粒次之,约为50 nm;LMH-3、LMH-4和LMH-6颗粒大小约40 nm;LMH-2和LMH-7颗粒则直径最小,约为25 nm(图2)。根据形态学特征,它们均属于无尾噬菌体。

### 2.3 噬菌体LMH-1核酸类型鉴定及酶切分析

针对噬菌体LMH-1,开展其核酸类型鉴定

及酶切分析,结果如图3和图4所示。电泳检测发现LMH-1基因组可被DNase酶消化(图3)。酶切分析发现,LMH-1基因组中含有 *Sma* I、*Pst* I和 *Kpn* I酶切位点,其中 *Sma* I酶切获得分别约为15.2、6.3、3.5、0.9 kb等4个片段, *Pst* I酶切获得分别约为11.8、8.0、2.7、2.2、1.1 kb等5个不同片段, *Kpn* I酶切则获得分别约为9.5、5.8、3.9、2.2、2.0、1.5、1.0 kb等7个不同片段(图4)。上述酶切结果表明LMH-1基

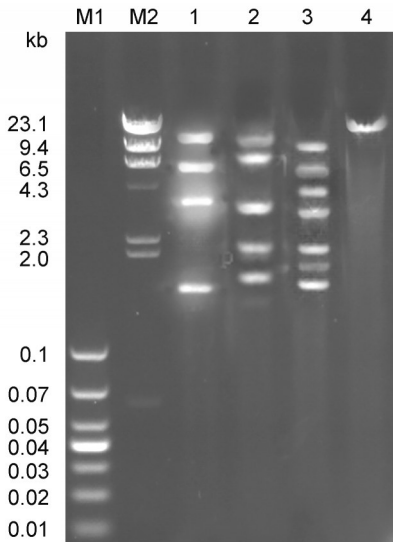
基因组为双链DNA,大小约为25.9 kb。



注:M为λ-Hind III digest DNA Marker;1为纯化DNA;2为RNase A;3为DNase I。

图3 噬菌体LMH-1核酸类型鉴定

Fig. 3 Nucleic acid type of halophage LMH-1



注:M1为DL1,000 DNA Marker;M2为λ-Hind III digest DNA Marker;1为Sma I;2为Pst I;3为Kpn I;4为纯化DNA。

图4 噬菌体LMH-1基因组酶切图谱

Fig. 4 Restriction endonuclease digestion analysis of the halophage LMH-1

### 2.4 噬菌体LMH-1衣壳蛋白组成分析

将噬菌体LMH-1进行裂解处理后,经SDS-PAGE电泳发现其衣壳蛋白中至少含有11种蛋白质(图5),其中分子量分别约为102.3、44.0、34.2、31.5、23.7、13.5 kDa的6种蛋白含量相对较高,可能为该噬菌体的主要蛋白。

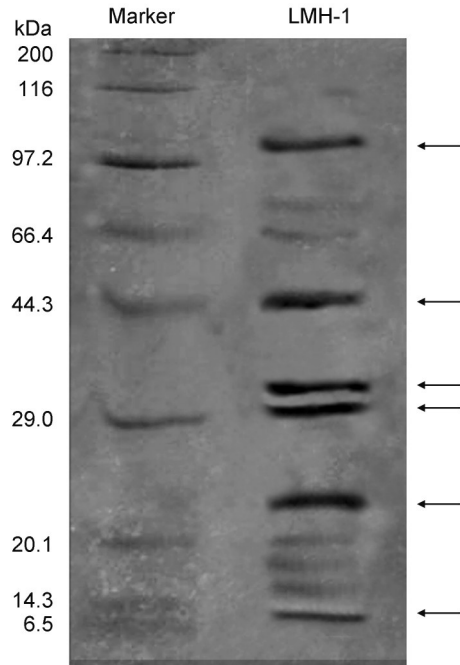


图5 噬菌体LMH-1衣壳蛋白组成分析

Fig. 5 Analysis of the capsid protein of halophage LMH-1

### 2.5 噬菌体生物学特性分析

#### 2.5.1 氯仿耐受性与宿主范围分析

经氯仿处理后,发现噬菌体LMH-1基本完全丧失活性(图6),表明该噬菌体可能含有脂质包膜。以不同嗜盐细菌菌株为宿主,采用双层平板法检测所有噬菌体的宿主范围,结果发现LMH-1除可裂解Halobacillus sp. LY7外,还可侵染Thalassobacillus sp. LY18菌株。双层平板培养36 h后,两者均可形成边缘清晰、形态均一的透明空斑,但LMH-1裂解Halobacillus sp. LY7产生的噬菌斑直径(约2 mm)明显要比Thalassobacillus sp. LY18(约1 mm)大。

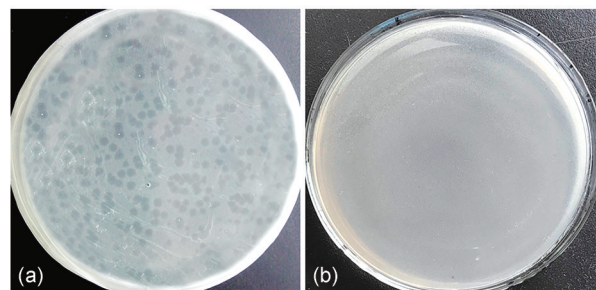


图6 噬菌体LMH-1对氯仿的耐受性

(a)为对照;(b)为氯仿

Fig. 6 Sensitivity of phage LMH-1 to chloroform

(a) control; (b) chloroform

### 2.5.2 温度、盐度和pH对LMH-1稳定性的影响

将噬菌体 LMH-1 分别置于不同条件下处理 3 h 后,采用双层平板法测定其效价。研究发现,低于 50 °C 处理后,LMH-1 活性保持相对稳定;70 °C 以上处理后,活性基本丧失(图 7(a))。在 pH 7.0~10.0 的碱性体系中,噬菌体 LMH-1 侵染活性保持得相对稳定,并具有较高的效价( $>10^7$  PFU/mL);酸性条件(pH<6.0)下,活性下降 4~5 个数量级(图 7(b))。将噬菌体置于不同质量分数 NaCl 溶液中孵育后,发现无盐条件下,LMH-1 侵染活性完全丧失;NaCl 质量分数高于 5%,其活性保持得相对较好(图 7(c))。

### 2.6 噬菌体宿主嗜盐细菌菌株的系统发育关系

系统发育分析经比对后形成 1 459 bp 的序列矩阵,其中包括 939 个(64.36%)保守位点,519 个(35.57%)可变位点,376 个(25.77%)简约信息位点。碱基组成包括  $w_A=24.8\%$ ,  $w_{T/U}=19.3\%$ ,  $w_G=31.9\%$ ,  $w_C=24.0\%$ , A+T 含量(44.1%)略低于 G+C 含量(55.9%)。

结果显示,*Chromohalobacter* 的两个物种聚在一起,与 *Halomonas* 具有较近的亲缘关系,并进一步与 *Clostridium* 成员聚成一个稳定的分支。而另外四个物种形成另一个稳定的分支,与该分支呈姐妹关系。其中,*Halobacillus* 与 *Sa-limicrobium* 稳定的聚在一起,但 *Virgibacillus* 和 *Bacillus* 在这个分支中的分类地位未定(图 8)。

## 3 讨论与结论

近年来,高盐环境噬菌体研究领域取得了一定的进展<sup>[11-12]</sup>,但发现并报道的噬菌体仍相对有限,对盐噬菌体资源的发掘还远远不够。多年来,众多学者围绕运城盐湖中的嗜盐微生物资源,开展了其分离培养、种群多样性及代谢产物分析等相关研究,发现并报道了一批有价值的功能菌株和新物种<sup>[23-25]</sup>。然而,国内外关于在该特殊生态系统中可能处于决定性地位的病毒(噬菌体)资源的研究,相关报道却并不多见。

迄今已报道的高盐噬菌体达 100 多株,但其中 90% 以上为嗜盐古菌病毒,以嗜盐细菌为宿主的噬菌体仅有不到 20 株<sup>[26]</sup>。尽管嗜盐细

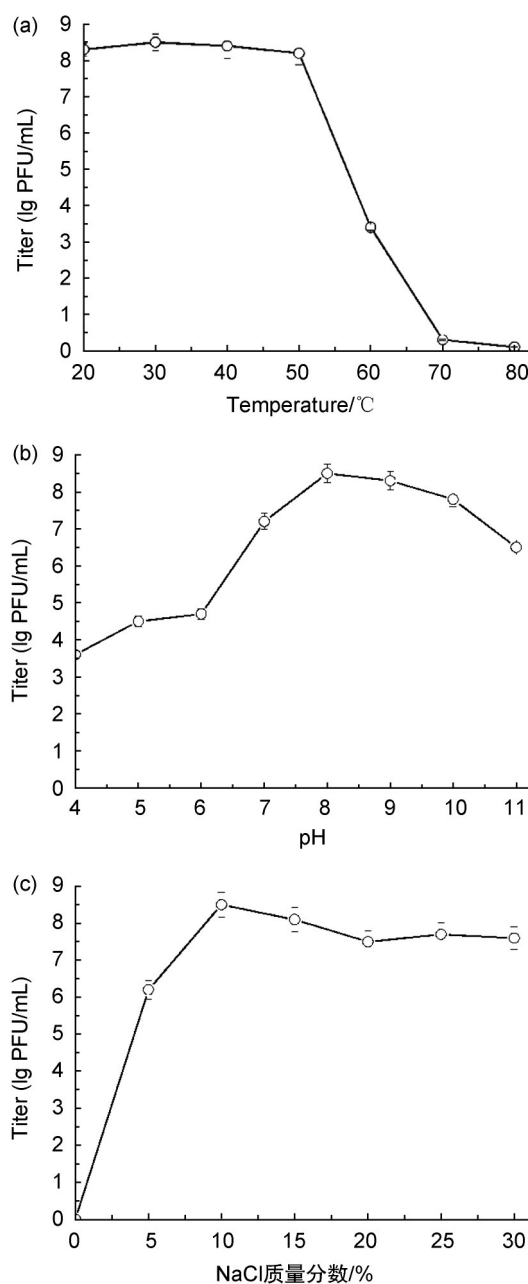


图7 噬菌体LMH-1的热稳定性(a)、酸碱耐受性(b)及盐耐受性(c)

Fig. 7 Tolerance of halophage LMH-1 to temperature (a), pH (b) and NaCl (c)

菌在高盐环境中的种群多样性更为丰富,但相对于古菌噬菌体而言,针对嗜盐细菌噬菌体开展的研究还相对较少。本课题从运城盐湖中分离筛选获得 8 株嗜盐细菌噬菌体,均呈典型的烈性噬菌体特征<sup>[27]</sup>。电镜观察发现除噬菌体 LMH-5 呈多面体形外,其余均呈微球状,都为无尾噬菌体。然而据统计,有尾噬菌体才是自然界中最丰富的病毒种类,即使在已报道的高

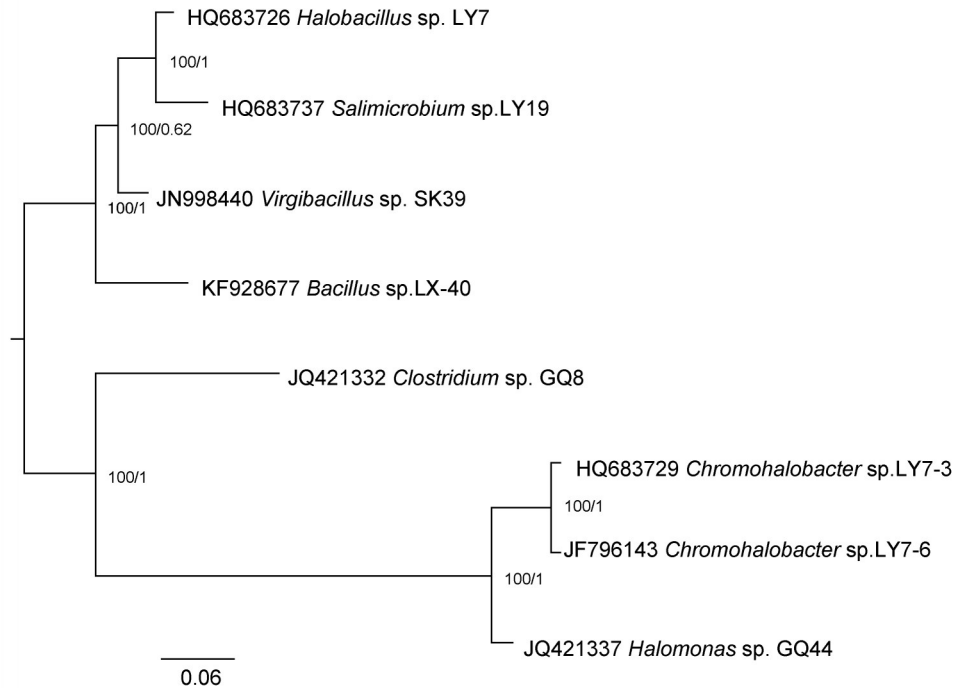


图8 噬菌体宿主嗜盐细菌菌株的系统发育关系

Fig. 8 Phylogenetic relationships of halophilic bacterial strains as phage hosts

盐噬菌体中,90%以上也是有尾噬菌体<sup>[12,28]</sup>,目前仅有JMT-1<sup>[18]</sup>、YXM43<sup>[20]</sup>和SSIP-1<sup>[29]</sup>等少数噬菌体为无尾噬菌体。从运城盐湖中分离获得的噬菌体颗粒普遍较小,尤其是LMH-2和LMH-7,大小仅25 nm左右,是目前已知所有高盐无尾噬菌体中颗粒最小的<sup>[11]</sup>。本研究从运城盐湖中发现的噬菌体,与其他环境噬菌体相比,无论在形态还是颗粒大小方面,均存在明显不同。

噬菌体一般具有高度的宿主特异性,仅少部分噬菌体具有较宽的宿主域,可侵染同科或同属内的不同成员<sup>[8]</sup>。本研究中从运城盐湖中分离获得的噬菌体大多宿主特异性较强,但LMH-1却具有明显的跨属侵染能力,可侵染芽孢杆菌科(*Bacillaceae*)内*Halobacillus*和*Thalassobacillus*等两个不同属内菌株。目前已报道的高盐噬菌体中,发现SH1<sup>[30]</sup>和HF1<sup>[31]</sup>等也具有跨属侵染能力。噬菌体LMH-1为双链DNA病毒,其基因组大小在25.9 kb左右,是迄今已报道的所有嗜盐细菌噬菌体中基因组最小的<sup>[26]</sup>。该噬菌体衣壳蛋白组成复杂,其中主要蛋白有6种,且含有脂质包膜,有研究认为膜内的脂质可能是从宿主细胞获得的<sup>[32]</sup>。与SNJ1等盐病毒相似<sup>[15,18,33]</sup>,LMH-1发挥活性需要依赖盐的

存在,无盐可导致其失活。此外,研究也发现该噬菌体在NaCl质量分数浓度相对较宽的范围(5%~30%)内表现出了良好的生物学活性,即使在25%以上的高盐条件下仍可保持相对较高的侵染力,这可能与其长期在高盐环境中生存所形成的对盐的适应机制有关<sup>[34]</sup>。

高盐环境病毒研究目前仍处于一个初步阶段,通过纯培养获得的盐病毒还相对较少,大部分病毒及其宿主仍然未知<sup>[28,35]</sup>。前期研究已经证实,运城盐湖中蕴藏着丰富多样的嗜盐细菌资源,具有较高的生物多样性<sup>[25]</sup>,丰富的宿主也为病毒多样性的存在提供了可能。虽然目前已从运城盐湖中发现并报道了一些噬菌体,但种类和数量还远远不足,需要继续加强对其盐病毒资源的发掘,这不仅可拓展人们对极端环境病毒多样性的认识,同时也可为进一步明确其在盐湖特殊水生态系统中的功能与定位等提供理论依据。

#### 参考文献:

- [1] OREN A. Halophilic Microbial Communities and Their Environments[J]. *Curr Opin Biotechnol*, 2015, **33**: 119-124. DOI: 10.1016/j.copbio.2015.02.005.
- [2] SATARI L, GUILLÉN A, LATORRE-PÉREZ A, et al. Be-

- yond Archaea: The Table Salt Bacteriome[J]. *Front Microbiol*, 2021, **12**: 714110. DOI: 10.3389/fmicb.2021.714110.
- [3] TORSVIK T, DUNDAS I D. Bacteriophage of *Halobacterium salinarium*[J]. *Nature*, 1974, **248**(5450): 680–681. DOI: 10.1038/248680a0.
- [4] ZHANG C, DU X P, ZENG Y H, *et al.* The Communities and Functional Profiles of Virioplankton Along a Salinity Gradient in a Subtropical Estuary[J]. *Sci Total Environ*, 2021, **759**: 143499. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.143499.
- [5] JUNGER P C, AMADO A M, PARANHOS R, *et al.* Salinity Drives the Virioplankton Abundance but not Production in Tropical Coastal Lagoons[J]. *Microb Ecol*, 2018, **75**(1): 52–63. DOI: 10.1007/s00248-017-1038-3.
- [6] MADAN N J, MARSHALL W A, LAYBOURN-PARRY J. Virus and Microbial Loop Dynamics over an Annual Cycle in Three Contrasting Antarctic Lakes[J]. *Freshw Biol*, 2005, **50**(8): 1291–1300. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2005.01399.x.
- [7] LAYBOURN-PARRY J, HOFER J S, SOMMARUGA R. Viruses in the Plankton of Freshwater and Saline Antarctic Lakes[J]. *Freshw Biol*, 2001, **46**(9): 1279–1287. DOI: 10.1046/j.1365-2427.2001.00749.x.
- [8] KASMAN LM, PORTER LD. Bacteriophages[M]//StatPearls. Treasure Island (FL): StatPearls Publishing, 2022. DOI: 10.1007/978-1-4899-3418-5.
- [9] LIU C L, BAFFOE D K, ZHAN Y L, *et al.* Halophile, an Essential Platform for Bioproduction[J]. *J Microbiol Methods*, 2019, **166**: 105704. DOI: 10.1016/j.mimet.2019.105704.
- [10] OTLEWSKA A, ADAMIAK J, STRYSZEWSKA T, *et al.* Factors Determining the Biodiversity of Halophilic Microorganisms on Historic Masonry Buildings[J]. *Microbes Environ*, 2017, **32**(2): 164–173. DOI: 10.1264/jisme2.ME16159.
- [11] DEMINA T A, OKSANEN H M. Euryarchaeal Viruses [M]//Encyclopedia of Virology. Amsterdam: Elsevier, 2021: 368–379. DOI: 10.1016/b978-0-12-809633-8.20989-8.
- [12] 傅超群, 白萌, 王永霞, 等. 高盐环境可培养细菌噬菌体的研究进展[J]. *微生物学通报*, 2017, **44**(4): 920–928. DOI: 10.13344/j.microbiol.china.160355.
- FU C Q, BAI M, WANG Y X, *et al.* Advances in Bacteriophages Isolated from Hypersaline Environments[J]. *Microbiol China*, 2017, **44**(4): 920–928. DOI: 10.13344/j.microbiol.china.160355.
- [13] PORTER K, RUSS B E, DYALL-SMITH M L. Virus-host Interactions in Salt Lakes[J]. *Curr Opin Microbiol*, 2007, **10**(4): 418–424. DOI: 10.1016/j.mib.2007.05.017.
- [14] SABET S. Halophilic Viruses[M]//Advances in Understanding the Biology of Halophilic Microorganisms. Dordrecht: Springer, 2012: 81–116. DOI: 10.1007/978-94-007-5539-0\_4
- [15] MEI Y J, HE C C, HUANG Y C, *et al.* Salinity Regulation of the Interaction of Halovirus SNJ1 with Its Host and Alteration of the Halovirus Replication Strategy to Adapt to the Variable Ecosystem[J]. *PLoS One*, 2015, **10**(4): e0123874. DOI: 10.1371/journal.pone.0123874.
- [16] LIU Y, WANG J, LIU Y, *et al.* Identification and Characterization of SNJ2, the First Temperate Pleolipovirus Integrating into the Genome of the SNJ1-lysogenic Archaeal Strain[J]. *Mol Microbiol*, 2015, **98**(6): 1002–1020. DOI: 10.1111/mmi.13204.
- [17] FU C Q, ZHAO Q, LI Z Y, *et al.* A Novel *Halomonas ventosae*-specific Virulent Halovirus Isolated from the Qiaohou Salt Mine in Yunnan, Southwest China[J]. *Extremophiles*, 2016, **20**(1): 101–110. DOI: 10.1007/s00792-015-0802-x.
- [18] 于慧瑛, 曹建斌, 李新. 嗜盐细菌噬菌体CJL-1的分离及其生物学特性研究[J]. *生物技术*, 2015, **25**(1): 56–60. DOI: 10.16519/j.cnki.1004-311x.2015.01.011.
- YU H Y, CAO J B, LI X. Isolation and Characterization of a Bacteriophage CJL-1 Infecting Halophilic Bacteria [J]. *Biotechnology*, 2015, **25**(1): 56–60. DOI: 10.16519/j.cnki.1004-311x.2015.01.011.
- [19] WANG C X, LI X. JMT-1: A Novel, Spherical Lytic Halotolerant Phage Isolated from Yuncheng Saline Lake [J]. *Braz J Microbiol*, 2018, **49**(Suppl 1): 262–268. DOI: 10.1016/j.bjm.2018.03.004.
- [20] 刘中华, 于慧瑛, 伍芳艺, 等. 1株盐湖噬菌体CJL-7的分离及其生物学特性研究[J]. *江西师范大学学报(自然科学版)*, 2021, **45**(3): 241–245. DOI: 10.16357/j.cnki.issn1000-5862.2021.03.04.
- LIU Z H, YU H Y, WU F Y, *et al.* The Isolation and Biological Characteristics of a Bacteriophage CJL-7 from Salt Lake[J]. *J Jiangxi Norm Univ Nat Sci Ed*, 2021, **45**(3): 241–245. DOI: 10.16357/j.cnki.issn1000-5862.2021.03.04.
- [21] WANG C X, ZHAO A H, YU H Y, *et al.* Isolation and Characterization of a Novel Lytic Halotolerant Phage from Yuncheng Saline Lake[J]. *Indian J Microbiol*, 2022, **62**(2): 249–256. DOI: 10.1007/s12088-022-01005-0.
- [22] 付汉清, 林茂, 翟少伟, 等. 一株宽谱裂解性溶藻弧菌噬菌体ΦV170的分离鉴定及生物学特性[J]. *微生物学通报*, 2019, **46**(4): 819–828. DOI: 10.13344/j.microbiol.china.180244.
- FU H Q, LIN M, ZHAI S W, *et al.* Isolation and Charac-

- terization of a Wide-spectrum Bacteriophage ΦV170 Lysing *Vibrio alginolyticus*[J]. *Microbiol China*, 2019, **46**(4): 819–828. DOI: 10.13344/j. microbiol. china.180244.
- [23] QIU X X, ZHAO M L, HAN D, *et al.* *Halorubrum rubrum* Sp. Nov., an Extremely Halophilic Archaeon from a Chinese Salt Lake[J]. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 2013, **104**(5): 885–891. DOI: 10.1007/s10482-013-0002-6.
- [24] YUAN P P, YE W T, PAN J X, *et al.* *Halorussus amylolyticus* Sp. Nov., Isolated from an Inland Salt Lake[J]. *Int J Syst Evol Microbiol*, 2015, **65**(10): 3734–3738. DOI: 10.1099/ijsem.0.000487.
- [25] LI X, YU Y H. Biodiversity and Screening of Halophilic Bacteria with Hydrolytic and Antimicrobial Activities from Yuncheng Salt Lake, China[J]. *Biologia*, 2015, **70**(2): 151–156. DOI: 10.1515/biolog-2015-0033.
- [26] VAN CHARANTE F, HOLTAPPELS D, BLASDEL B, *et al.* Isolation of Bacteriophages[M]//Bacteriophages. Cham: Springer, 2021: 433–464. DOI: 10.1007/978-3-319-41986-2\_14
- [27] SONG K. Classifying the Lifestyle of Metagenomically-derived Phages Sequences Using Alignment-free Methods [J]. *Front Microbiol*, 2020, **11**: 567769. DOI: 10.3389/fmicb.2020.567769.
- [28] ATANASOVA N S, BAMFORD D H, OKSANEN H M. Haloarchaeal Virus Morphotypes[J]. *Biochimie*, 2015, **118**: 333–343. DOI: 10.1016/j.biochi.2015.07.002.
- [29] AALTO A P, BITTO D, RAVANTTI J J, *et al.* Snapshot of Virus Evolution in Hypersaline Environments from the Characterization of a Membrane-containing *Salisaeta icosahedral* Phage 1[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, **109**(18): 7079–7084. DOI: 10.1073/pnas.1120174109.
- [30] PORTER K, KUKKARO P, BAMFORD J K H, *et al.* SH1: A Novel, Spherical Halovirus Isolated from an Australian Hypersaline Lake[J]. *Virology*, 2005, **335**(1): 22–33. DOI: 10.1016/j.virol.2005.01.043.
- [31] NUTTALL S D, DYALL-SMITH M L. HF1 and HF2: Novel Bacteriophages of Halophilic Archaea[J]. *Virology*, 1993, **197**(2): 678–684. DOI: 10.1006/viro.1993.1643.
- [32] ATANASOVA N S, ROINE E, OREN A, *et al.* Global Network of Specific Virus-host Interactions in Hypersaline Environments[J]. *Environ Microbiol*, 2012, **14**(2): 426–440. DOI: 10.1111/j.1462-2920.2011.02603.x.
- [33] GOEL U, KAURI T, KUSHNER D J, *et al.* A Moderately Halophilic *Vibrio* from a Spanish Saltern and Its Lytic Bacteriophage[J]. *Can J Microbiol*, 1996, **42**(10): 1015–1023. DOI: 10.1139/m96-130.
- [34] ROTHSCHILD L J, MANCINELLI R L. Life in Extreme Environments[J]. *Nature*, 2001, **409**: 1092–1101. DOI: 10.1038/35059215.
- [35] DIAO K, LI G, SUN X, *et al.* Genomic Characterization of a Halovirus Representing a Novel Siphoviral Cluster[J]. *Viruses*, 2023, **15**(6): 1392. DOI: 10.3390/v15061392.