

吴 岩, 邱旭华, 刘晓光. 普城沙雷氏菌 *pigX* 基因的生物信息学分析[J]. 江苏农业学报, 2017, 33(3): 510-516.  
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2017.03.005

## 普城沙雷氏菌 *pigX* 基因的生物信息学分析

吴 岩<sup>1,2</sup>, 邱旭华<sup>2</sup>, 刘晓光<sup>1,2</sup>

(1. 江苏大学食品与生物工程学院, 江苏 镇江 212013; 2. 江苏大学生命科学研究院, 江苏 镇江 212013)

**摘要:** 通过生物信息学方法对普城沙雷氏菌 (*Serratia plymuthica*) G3 菌株中 GGDEF/EAL 结构域蛋白编码基因 *pigX* 启动子区域的调控信息以及编码蛋白质的理化特性和结构特点进行了解析。利用启动子分析软件 Softberry 和 Neural Network Promoter Prediction 对 *pigX* 基因编码区上游序列进行启动子预测, 利用生物信息学方法对 PigX 蛋白的氨基酸组成和理化特性、磷酸化和糖基化位点、跨膜结构、信号肽二级结构和保守结构域等进行预测分析。结果显示: *pigX* 启动子区有 Fur 和 SoxS 结合位点; PigX 是微亲水性的脂结合蛋白, 具有信号肽和跨膜结构域、糖基化和高水平磷酸化位点,  $\alpha$ -螺旋和无规则卷曲是其主要二级结构。生物信息学分析预测结果表明 G3 菌株 PigX 具有较高水平磷酸化位点及由  $\alpha$ -螺旋和无规则卷曲组成的二级结构, 这与预测的 PigX 参与铁代谢和氧化应激反应及作为 CsrD 同源物与 CSR 家族 sRNAs 分子结合的功能相吻合。

**关键词:** 普城沙雷氏菌; GGDEF/EAL 结构域; *pigX* 基因; 生物信息学

**中图分类号:** S182 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2017)03-0510-07

## Bioinformatics analysis of *pigX* gene in *Serratia plymuthica*

WU Yan<sup>1,2</sup>, QIU Xu-hua<sup>2</sup>, LIU Xiao-guang<sup>1,2</sup>

(1. School of Food and Biological Engineering, Jiangsu University, Zhenjiang 212013, China; 2. Institute of Life Sciences, Jiangsu University, Zhenjiang 212013, China)

**Abstract:** To analyze the *pigX* gene encoding a GGDEF/EAL domain protein in *Serratia plymuthica* G3 strain, bioinformatics approaches was employed to unravel regulatory information of its promoter region and its nucleotide and amino acid sequences, as well as physicochemical characteristics, phosphorylation and N-glycosylation of PigX in strain G3 and the structure features such as transmembrane domain, signal peptide, secondary structure and conserve domain. Bioinformatics predictions identified that the binding sites of transcriptional regulators Fur and SoxS were located on the promoter of *pigX*, and PigX is a lipid-binding protein with a N-terminal signal peptide, trans-membrane domain and weak hydrophilicity. Further analysis revealed that PigX contains one N-glycosylation site and 23 phosphorylation sites with  $\alpha$ -helix and random coil as its primary secondary structure, which is consistent with the predicted functions of PigX such as modulating iron metabolism and oxidative stress reaction, and binding small non-coding RNAs (sRNAs) belonging to the CsrB family.

**Key words:** *Serratia plymuthica*; GGDEF/EAL domain; *pigX* gene; bioinformatics

收稿日期: 2016-07-21

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31240046); 公益性行业 (农业) 科研专项 (201503110-12)

作者简介: 吴 岩 (1981-), 女, 山东菏泽人, 博士研究生, 从事植物生防细菌全局调控机制研究, (E-mail) wuyan@mail.ujs.edu.cn

通讯作者: 刘晓光, (E-mail) xgliu66@yahoo.com

细菌系统发育树的各分支细菌基因组中都有 GGDEF 和 EAL 结构域蛋白的基因<sup>[1]</sup>。但是在古细菌和真核生物基因组中未发现编码类似结构域蛋白的基因<sup>[2]</sup>。这两种结构域的丰度在不同的细菌中也不一样。丰度最高的是创伤弧菌, 它有 66 个 GGDEF 结构域和 33 个 EAL 结构

域蛋白,而这两种结构域在基因组最小的普氏立克次体中则各有 1 个。多数含有 GGDEF 和/或 EAL 结构域的蛋白质都参与第二信使 c-di-GMP 的信号转导途径。有的负责 c-di-GMP 的合成和分解,有的作为 c-di-GMP 的效应蛋白/受体。含有 GGDEF 结构域的蛋白如 PleD 作为二鸟苷酸环化酶(*DGC*),将两分子的鸟苷酸合成 c-di-GMP<sup>[3]</sup>。含有 EAL 结构域的蛋白如 *Bacillus subtilis* 中的 YkuI 作为磷酸二酯酶(*PDE*),将 c-di-GMP 分解为鸟苷酸<sup>[4]</sup>。来自荧光假单胞菌的 LapD 蛋白含有 GGDEF 和 EAL 双结构域,但是这两个结构域都是退化的,在体外无 *DGC* 或 *PDE* 活性<sup>[5]</sup>。还有部分 GGDEF/EAL 结构域蛋白如 *E. coli* 中 CsrD 不参与 c-di-GMP 信号通路,但参与调控 Csr 系统中 sRNAs 分子 CsrB 和 CsrC 的降解和稳定性<sup>[6]</sup>。已有的研究表明这一类型的 GGDEF/EAL 结构域蛋白不仅影响细胞分化和多细胞的行为如运动性和生物膜形成,还调控微生物与它们的真核寄主之间的相互作用<sup>[5, 7]</sup>。目前有关 GGDEF/EAL 结构域蛋白的研究主要集中在病原细菌中,在植物生防细菌中还缺乏相关研究,至今尚未见报道。

普城沙雷氏菌(*Serratia plymuthica*) G3 是分离自小麦内茎的内生菌,能够产生多种抗真菌因子如蛋白酶、几丁质酶、硝吡咯菌素,以及植物促生物质吲哚乙酸 IAA<sup>[8]</sup>,具有一定的生防和植物生长促进潜能。搜索 G3 菌株基因组发现一个编码 GGDEF/EAL 结构域蛋白的基因,命名为 *pigX*。本研究选取普城沙雷氏菌 *pigX* 为对象,通过生物信息学预测,解析 *pigX* 基因启动子区域的调控信息以及编码蛋白质的结构功能,为后续 PigX 的生物功能研究提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

*S. plymuthica* G3 分离自山东农业大学实验地小麦茎内<sup>[8]</sup>,*E. coli* DH5 $\alpha$  由江苏大学生命科学研究院实验室保存。pMD19-T 载体购自 TaKaRa 公司,各种限制性内切酶、T4 DNA 连接酶等购自 Fermentas 公司。基因组 DNA 和质粒提取试剂盒,以及 PCR 产物纯化试剂盒购自 Axygen Biosciences 公司。

其他化学试剂均为国药集团公司的分析纯。

### 1.2 方法

1.2.1 *pigX* 克隆 利用 DNASTar 软件设计引物 *pigX*-F (5'-CCAGCGCATCTTTATAG-3') 和 *pigX*-R (5'-TTAAACGCGATAACGACG-3'),按照 Axygen 基因组提取试剂盒说明书提取 G3 基因组 DNA。以 G3 基因组 DNA 为模板,*pigX*-F/*pigX*-R 为引物进行 PCR。PCR 产物经 1% 的琼脂糖凝胶电泳检测后,利用 Axygen 试剂盒纯化,然后与 pMD18-T 连接,于 16  $^{\circ}\text{C}$  温育 30 min。连接产物于 42  $^{\circ}\text{C}$  热击转化 *E. coli* DH5 $\alpha$  感受态细胞。涂布于含 Amp、X-gal、IPTG 的 LA 平板上,37  $^{\circ}\text{C}$  过夜培养。然后挑取白色菌斑,进行菌落 PCR 鉴定。PCR 反应程序同上,反应结束后进行 1% 琼脂糖凝胶电泳,观察结果。菌落 PCR 鉴定为阳性克隆的菌落,在 Amp 平板上纯化,试剂盒提取质粒,送至上海生工公司测序。将测序结果与 G3 基因组序列进行同源比对。

1.2.2 *pigX* 的生物信息学分析 利用启动子在线分析软件 Softberry (<http://www.softberry.com/berry.phtml>) 和 Neural Network Promoter Prediction ([http://www.fruitfly.org/seq\\_tools/promoter.html](http://www.fruitfly.org/seq_tools/promoter.html)) 对 *pigX* 基因编码区上游序列进行启动子预测。通过 ExPASy 中的 ProtParam 预测 PigX 蛋白的氨基酸组成和理化性质,通过 NetPhos 2.0 Server 和 NetNGlyc 1.0 server 分别预测磷酸化和糖基化位点,分别通过 TMHMMServer 2.0 和 SignalP-HMM 预测跨膜结构和信号肽,运用 SOPMA 分析 PigX 蛋白质的二级结构,通过 Prosite 预测 PigX 的结构域。利用 Clustalx 1.83 软件将 *S. plymuthica* G3 PigX、*E. coli* str. K-12 CsrD(AAC76284.1) 和 *Serratia* sp. ATCC 39006 PigX (CAP08305) 进行同源比对,然后利用 GENEDOC 软件对比对结果进行整理。

## 2 结果与分析

### 2.1 普城沙雷氏菌 G3 菌株 *pigX* 基因克隆

以 G3 菌株基因组 DNA 为模板,用引物 *pigX*-F/*pigX*-R 进行 PCR 扩增。扩增产物经 1% 琼脂糖凝胶电泳检测,与预期的大小一致(2 375 bp)。同源比对结果表明 PCR 扩增产物的序列与 G3 基因组序列 100% 一致。2 375 bp 的 DNA 扩增片段包含 1 932 bp 的 *pigX* 基因编码区和 443 bp 的编码区上游序列。*pigX* 基因编码 643 个氨基酸(GenBank 登录号:

JF274256)。

## 2.2 *pigX* 基因启动子区的生物信息学分析

运用启动子在线分析软件 Softberry 和 Neural Network Promoter Prediction 对 *pigX* 基因编码区上游 443 bp 的 DNA 序列进行启动子预测分析。预测结果(图 1)显示,这段序列中含有典型的-10 区、-35 区和 SD 序列。转录起始位点为起始密码子 ATG 上游的第 235 个核苷酸(腺苷酸 A)。此外还有 2 个转录因子 Fur(Ferric uptake regulator, Fur)和 SoxS(Superoxide stress protein, SoxS)的结合位点。转录因子 Fur 的结合位点是 ATCATTTT,与 SoxS(TATCATTT)

的基本一致,只是相差 1 个核苷酸。转录因子 Fur 的主要功能是调控细菌细胞内铁平衡<sup>[9]</sup>。它利用 Fe<sup>2+</sup>作为辅助抑制子来抑制细菌嗜铁素的合成,还直接或者间接地调控参与活性氧损伤反应的酶的表达。SoxS 属于 AraC/XylS 家族,是一个氧化应激基因的转录激活子<sup>[10]</sup>。AraC/XylS 家族的大多数成员都参与调控碳代谢、致病性、或者应激反应。转录因子 Fur 和 SoxS 的结合位点存在于 *pigX* 的启动子区,推测 PigX 蛋白质可能参与铁代谢和氧化应激反应。

```

ATCGCCAGCGCATCTTTATAGTTAAGGCTGGACCAGTTGACGTCGATAGTC
ACATCGCCATCGGGCAGTTGATCGCTGTTGATGTCTTTGATGTGCGCCAA
GTTTGCCCGTCTTGTGTTTCCAATAACAGTGCACGCATGTCACCTC
TTCCTCTCGTATCATTTTITGCCATATATGGCTGAATCAGACTTATTTG
Box I -35区
ACTATATGCTTACTAAGACGCTTATGTCTTGATAAAGGGCAAAATGAC
-10区
GTTTTAAGGTTTCCTTCTCAGGCCTGGCTTGATAGGTTGAGCGGCACGATT
TACTGCCTTACGTTGGCGGAACGAATGAAGTGCATAGTCAGTGATTAATTA
AGAAATCAGGGTATTGAGTTGCATTCATTTGAGCGGATTCGGGGCCTTTA
TATCTCAAAGGTGAAAATTCACGTAACCATACGACAAAGGCACAGGG
SD序列
ATG

```

方框 I(Box I)为预测的转录因子 SoxS 结合位点。

图 1 普城沙雷氏菌 G3 中 *pigX* 基因 5'非编码区生物信息学分析

Fig.1 The bioinformation analysis of the 5'-non-coding region of *pigX* gene in *Serratia plymuthica* G3

## 2.3 PigX 蛋白质的一级结构和理化性质

通过 ExPASy 中的 ProtParam 预测 *S. plymuthica* G3 PigX 蛋白质的氨基酸组成和理化性质,发现 PigX 由 643 个氨基酸组成,其中 73 个氨基酸(Asp 和 Glu)带负电,74 个氨基酸(Arg 和 Lys)带正电,理论等电点为 7.71,相对分子量大小为 72 796.7。PigX 蛋白质含有 6 个半胱氨酸(Cys),说明该蛋白质中可能有二硫键,有助于稳定蛋白质高级结构。此外还发现 PigX 脂溶性系数为 102.19,亲水性系数为-0.131,不稳定系数为 45.83,说明此蛋白质是一个较不稳定的微弱亲水性蛋白质。为进一步预测其亲水性,利用 ExPASy 中的 ProtScale 进行分析,发现氨基酸疏水性和亲水性所占比例基本一致。

## 2.4 PigX 蛋白质的糖基化和磷酸化位点预测

蛋白质翻译后修饰在机体生命活动中具有重要作用,使蛋白质组成更加多样化,蛋白的调控作用更加准确、更加专一。磷酸化是蛋白质最重要的翻译

后修饰之一,在生物体内信号转导和酶原的激活过程中起重要作用。结果显示,在 PigX 全序列中磷酸化位点有 23 处,而 N-Glyc 糖基化位点只有 1 处(194 位)。说明 PigX 磷酸化程度比较高,而糖基化程度较低。

## 2.5 PigX 蛋白质跨膜结构和信号肽预测

通过 TMHMMServer.2.0 预测发现 *S. plymuthica* G3 PigX 蛋白质在 N-端有 2 处跨膜结构(图 2); SignalP-HMM 分析结果显示 PigX 有一信号肽(SP 值为 1.0),并且剪切位点位于第 25 和 26 位氨基酸之间,可能性为 0.619。这表明 PigX 是有信号肽的跨膜蛋白质。

## 2.6 PigX 蛋白质二级结构和保守结构域预测

SOPMA 预测结果显示 *S. plymuthica* G3 PigX 蛋白质的二级结构中  $\alpha$ -螺旋占 51.32%, $\beta$ -转角占 10.58%,无规则卷曲占 22.08%,延伸链占 16.02%(图 3)。Prosite 预测结果显示 *S. plymuthica* G3

PigX 蛋白质有 3 个保守的结构域(图 3)。一个是位于 PigX 蛋白质的 N 端第 26 位氨基酸(半胱氨酸,C)的原核膜脂蛋白脂附着位点(Prokaryotic membrane lipoprotein lipid attachment site)(分值为 6.000)。脂类与半胱氨酸结合成 *N*-软脂酰半胱氨酸或者 *S*-二酰基甘油半胱氨酸。GGDEF 结构域(PS50887)位于 251~384 位(分值为 21.087),EAL 结构域(PS50883)位于 393~641 位(分值为 30.920)。上述预测结果表明 PigX 含有 GGDEF 和 EAL 结构域,在细胞质中合成,然后可能在信号肽的引导下被运送至细胞膜,与脂类结合成为细胞膜脂蛋白。

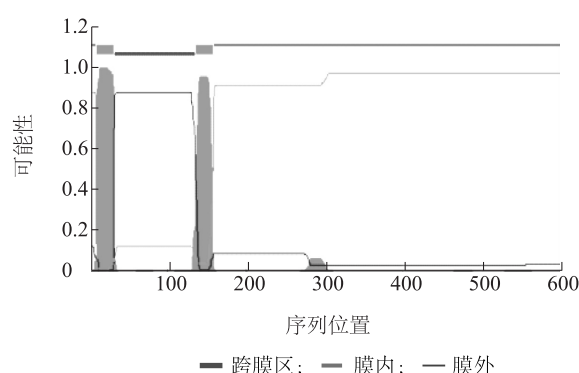
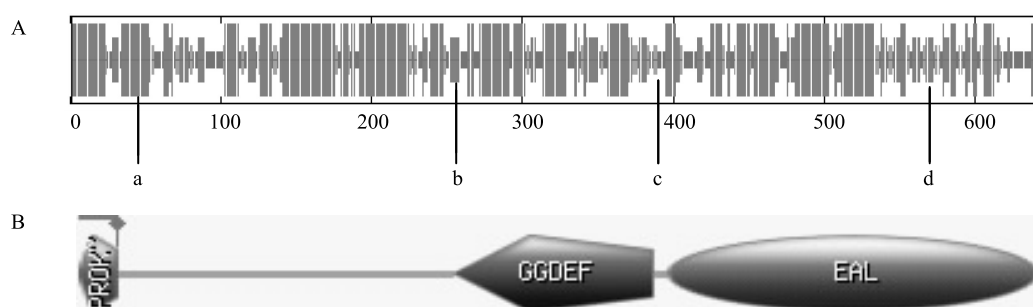


图 2 PigX 蛋白质跨膜结构预测

Fig.2 Prediction of trans-membrane domain of PigX protein



A: PigX 二级结构; B: PigX 的保守结构域。a:  $\alpha$ -螺旋; b: 延伸链; c:  $\beta$ -转角; d: 无规则卷曲。

图 3 PigX 蛋白质二级结构和保守结构域预测

Fig.3 Prediction of secondary structure and conserved domain of PigX protein

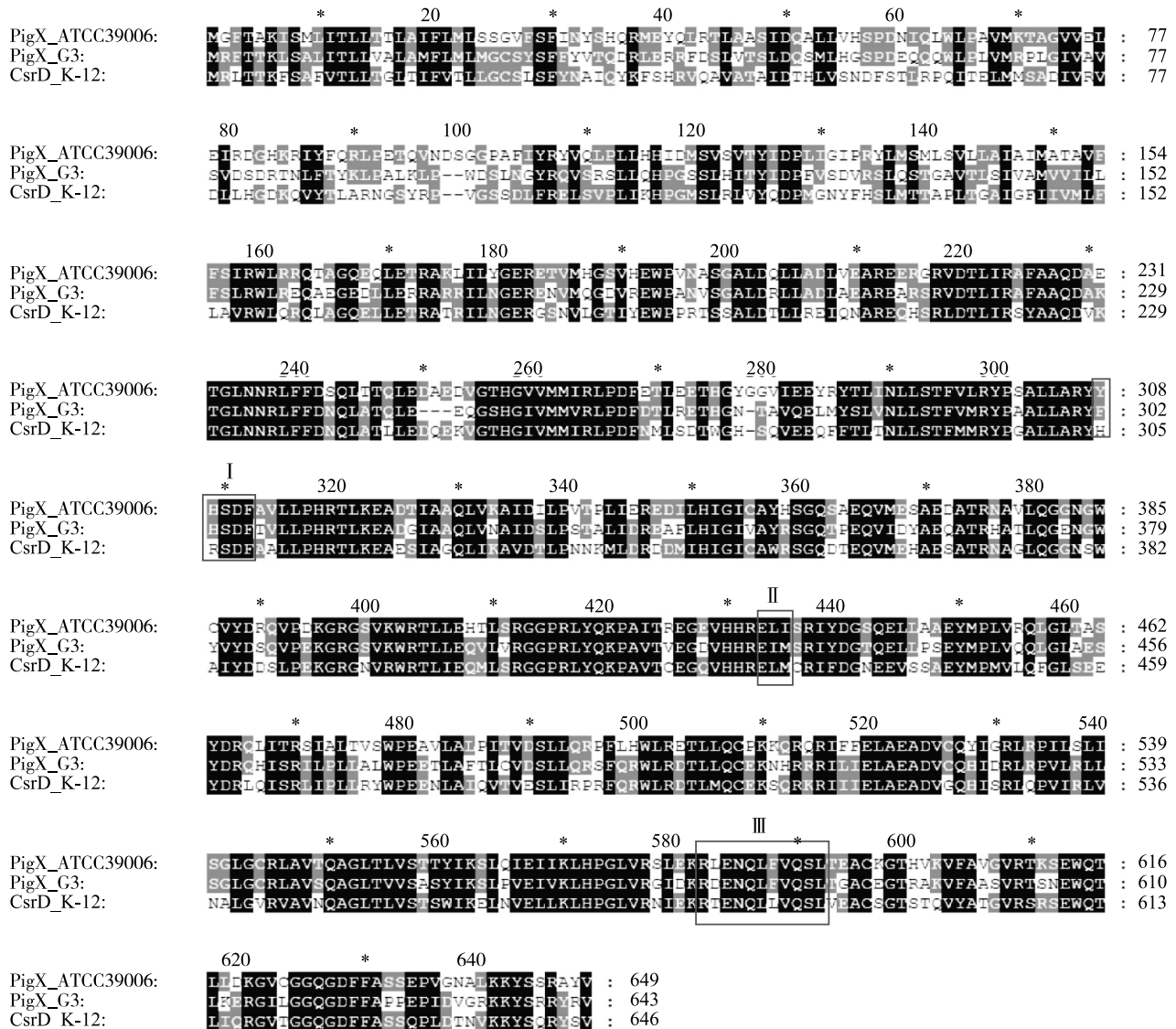
## 2.7 PigX 蛋白质同源性分析

编码 GGDEF 和 EAL 结构域的基因在细菌基因组中广泛存在。大多数 GGDEF 和 EAL 结构域蛋白质参与第二信使 c-di-GMP 的合成与分解,但也有部分不参与 c-di-GMP 信号通路而行使其他功能。为了解 *S. plymuthica* G3 PigX 的具体功能,我们选择 2 个功能较为清楚的蛋白质 *Serratia* sp. ATCC39006 PigX 和 *E. coli* K-12 CsrD 与 G3 PigX 进行同源比对。*E. coli* K-12 CsrD 也含有 GGDEF 和 EAL 结构域,但无 DGC 和 PDE 活性,而是调控 CsrB/C 的降解及其稳定性<sup>[6]</sup>。*Serratia* sp. ATCC39006 PigX 同样含有 GGDEF 和 EAL 结构域,具有 c-di-GMP 磷酸二酯酶的功能,参与调控抗生素灵红菌素的生物合成,果胶酶的产生以及对植物的致病力水平,此外还能调控 CsrB 同源物 RsmB sRNA 分子的转录<sup>[11-12]</sup>。同源比对结果表明

*S. plymuthica* G3 PigX、*Serratia* sp. ATCC39006 PigX 和 *E. coli* K-12 CsrD 三者氨基酸序列是高度一致的(图 4)。相比之下,*S. plymuthica* G3 PigX 与 *Serratia* sp. ATCC39006 PigX 氨基酸同源性(63.0%)高于它与 *E. coli* K-12 CsrD 的同源性(55.5%)。如图 4 方框 I 所示,*S. plymuthica* G3 PigX、*Serratia* sp. ATCC39006 PigX 和 *E. coli* K-12 CsrD 的 GGDEF 结构域中保守基序不是 GGDEF,分别是 FHDSF、YHDSF 和 HFDSF。*Serratia* sp. ATCC39006 PigX 和 *E. coli* K-12 CsrD 两者都没有 DGC 活性<sup>[6,11]</sup>,由于 GGDEF 结构域保守基序相似,推测 *S. plymuthica* G3 PigX 也可能没有 DGC 活性。*S. plymuthica* G3 PigX、*Serratia* sp. ATCC39006 PigX 和 *E. coli* K-12 CsrD 的 EAL 结构域中保守基序比较相似,分别为 ELM、ELI 和 ELM(图 4 中方框 II)。*Serratia* sp. ATCC39006 PigX 具有 PDE 活性,而 *E. co-*



*li* K-12 CsrD 无 PDE, *S. plymuthica* G3 PigX 有无 PDE 都有 CsrD 家族的保守序列<sup>[6]</sup>(图 4 中方框 III)的功能有待于进一步验证。此外三者 EAL 结构域



方框 I 代表 GGDEF 结构域中的保守氨基酸基序, 方框 II 和 III 代表 EAL 结构域中保守的氨基酸基序。

图 4 *S. plymuthica* G3 PigX 与 *Serratia* sp. ATCC39006 PigX、*E. coli* K-12 CsrD 的氨基酸同源比对

Fig.4 Alignment of amino acids of *S. plymuthica* G3 PigX with *Serratia* sp. ATCC39006 PigX and *Escherichia coli* K-12 CsrD

### 3 讨论

*S. plymuthica* G3 菌株能够产生并分泌一系列的抗菌物质包括几丁质酶、蛋白酶、抗生素和嗜铁素等,拮抗多种植物病原真菌,如葡萄座腔菌(*Botryo-*

*sphaeria dothide*)、灰葡萄孢菌(*Botrytis cinerea*)、辣椒炭疽菌(*Colletotrichum capsici*)和板栗疫病菌(*Cryphonectria parasitica*)<sup>[5]</sup>,还能产生促进植物生长的 IAA<sup>[8]</sup>。因而在多功能生物农药和生物肥料领域具有一定的开发应用潜能。前期研究结果表明

Rsm(Csr)和群体感应系统、RpoS 和 Hfq 等全局调控子均参与 G3 菌株生防活性的调控<sup>[13-17]</sup>。GGDEF/EAL 结构域蛋白质在细菌中广泛存在,并且通常在细菌基因组中具有高拷贝数,可见其重要性。大量研究结果已表明这些蛋白质参与细菌多种生命活动如细胞的分化、运动性、生物膜形成等,然而有关 GGDEF/EAL 结构域蛋白质的研究目前主要集中在病原细菌中<sup>[7, 18]</sup>。在植物生防细菌中还缺乏相关研究,至今尚未见报道。

本研究通过生物信息学方法,预测分析了 *S. plymuthica* G3 菌株中 *pigX* 基因的启动子序列及其特点和 PigX 蛋白的理化性质及结构特征。首先, G3 菌株 *pigX* 启动子分析结果显示有 Fur 和 SoxS 转录因子结合位点,这表明 G3 菌株 PigX 蛋白质可能参与铁代谢和氧化应激反应,可能与 G3 菌株的氧化胁迫耐受性相关。其次,糖基化和磷酸化位点预测结果表明 G3 菌株 PigX 蛋白质磷酸化程度比较高,而糖基化程度较低,推测 PigX 参与 G3 菌的信号转导。蛋白质磷酸化是目前所知道的最主要的信号传递方式,因此磷酸化程度高可能与 PigX 参与铁代谢和氧化应激反应的功能密切相关。通过二级结构预测分析,发现 G3 菌株 PigX 蛋白质的二级结构中  $\alpha$ -螺旋占 51.32%,无规则卷曲占 22.08%,说明 PigX 具有结合核酸的巨大潜能。本研究中, *S. plymuthica* G3 PigX 与 *E. coli* K-12 CsrD 有极高的同源性,并且保守结构域氨基酸基序也相似,推测其功能也可能与 *E. coli* K-12 CsrD 相似。*E. coli* K-12 CsrD 能够与 CsrB 和 CsrC (RsmB 和 RsmC 的同源物) 结合促进其降解<sup>[6]</sup>。Ito 等发现 *Serratia marcescens* 2170 的 Csr 系统与 *E. coli* 的有很高的同源性,过表达 *S. marcescens* 的 Csr 能够恢复 *E. coli* Csr 突变体,并且 *S. marcescens* 的 CsrD 影响 *E. coli* 的 CsrB 和 CsrC 的降解<sup>[19]</sup>。这表明 G3 菌株 PigX 可能参与 CsrB 和 CsrC 同源 sRNAs 分子 RsmB 和 RsmC 的降解。此外, *S. plymuthica* G3 PigX 与 *Serratia* sp. ATCC39006 PigX 也有很高的同源性,而 *Serratia* sp. ATCC39006 PigX 具有降解 c-di-GMP 的磷酸二酯酶活性。因此, *S. plymuthica* G3 PigX 有可能通过 Rsm

系统和/或 c-di-GMP 信号通路参与调控 *S. plymuthica* G3 的生防活性。

综上所述, *S. plymuthica* G3 PigX 蛋白的生物信息学分析结果为深入研究其分子结构及功能奠定了基础,也为今后进一步研究和揭示 *pigX* 基因在 G3 菌株生防活性调控过程的作用奠定了基础。

## 参考文献:

- [1] ROMLING U, GOMELSKY M, GALPERIN M Y. C-di-GMP: the dawning of a novel bacterial signalling system [J]. Mol Microbiol, 2005, 57(3): 629-639.
- [2] GALPERIN M Y. Bacterial signal transduction network in a genomic perspective [J]. Environmental Microbiology, 2004, 6(6): 552-567.
- [3] PAUL R, ABEL S, WASSMANN P, et al. Activation of the diguanylate cyclase PleD by phosphorylation-mediated dimerization [J]. The Journal of Biological Chemistry, 2007, 282(40): 29170-29177.
- [4] LI T N, CHIN K H, SHIH H L, et al. Crystallization and preliminary X-ray diffraction characterization of an essential protein from *Xanthomonas campestris* that contains a noncanonical PilZ signature motif yet is critical for pathogenicity [J]. Acta Crystallographica Section F, Structural Biology and Crystallization Communications, 2009, 65(10): 1056-1059.
- [5] NEWELL P D, MONDS R D, O'TOOLE G A. LapD is a bis-(3', 5')-cyclic dimeric GMP-binding protein that regulates surface attachment by *Pseudomonas fluorescens* Pf0-1 [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2009, 106(9): 3461-3466.
- [6] SUZUKI K, BABITZKE P, KUSHNER S R, et al. Identification of a novel regulatory protein (CsrD) that targets the global regulatory RNAs CsrB and CsrC for degradation by RNase E [J]. Genes Dev, 2006, 20(18): 2605-2617.
- [7] ABEL S, CHIEN P, WASSMANN P, et al. Regulatory cohesion of cell cycle and cell differentiation through interlinked phosphorylation and second messenger networks [J]. Molecular Cell, 2011, 43(4): 550-560.
- [8] LIU X, JIA J, ATKINSON S, et al. Biocontrol potential of an endophytic *Serratia* sp. G3 and its mode of action [J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2010, 26(8): 1465-1471.
- [9] TROXELL B, HASSAN H M. Transcriptional regulation by ferric uptake regulator (Fur) in pathogenic bacteria [J]. Frontiers in Cellular and Infection Microbiology, 2013, 3(59): 1-13.
- [10] PLETZER D, SCHWEIZER G, WEINGART H. AraC/XylS fami-

- ly stress response regulators Rob, SoxS, PliA, and OpiA in the fire blight pathogen *Erwinia amylovora* [J]. J Bacteriol, 2014, 196(17): 3098-3110.
- [11] FINERAN P C, WILLIAMSON N R, LILLEY K S, et al. Virulence and prodigiosin antibiotic biosynthesis in *Serratia* are regulated pleiotropically by the GGDEF/EAL domain protein, PigX [J]. J Bacteriol, 2007, 189(21): 7653-7662.
- [12] WILLIAMSON N R, FINERAN P C, OGAWA W, et al. Integrated regulation involving quorum sensing, a two-component system, a GGDEF/EAL domain protein and a post-transcriptional regulator controls swarming and RhlA-dependent surfactant biosynthesis in *Serratia* [J]. Environmental Microbiology, 2008, 10(5): 1202-1217.
- [13] 黄光,周敏,于晓莉,等. 普城沙雷氏菌 *rsmB* 基因删除插入突变体的构建 [J]. 江苏农业学报, 2011, 27(5): 969-973.
- [14] 曾俊,刘晓光,郭忠建,等. 普城沙雷氏菌 RsmA 蛋白过量表达菌株的构建 [J]. 江苏农业学报, 2010, 26(4): 888-890.
- [15] ZHOU M, GAO K, ZENG J, et al. Role of the RNA-binding protein Hfq in *Serratia plymuthica* [J]. Front Biosci (Elite Ed), 2012, 4:1263-1275.
- [16] LIU X, JIA J, POPAT R, et al. Characterisation of two quorum sensing systems in the endophytic *Serratia plymuthica* strain G3: differential control of motility and biofilm formation according to life-style [J]. BMC Microbiology, 2011, 11(1): 26.
- [17] LIU X, WU Y, CHEN Y, et al. RpoS differentially affects the general stress response and biofilm formation in the endophytic *Serratia plymuthica* G3 [J]. Research in Microbiology, 2015, 167(3):168-177.
- [18] WANG Y, XU J, CHEN A, et al. GGDEF and EAL proteins play different roles in the control of *Sinorhizobium meliloti* growth, motility, exopolysaccharide production, and competitive nodulation on host alfalfa [J]. Acta Biochimica et Biophysica Sinica, 2010, 42(6): 410-417.
- [19] ITO M, NOMURA K, SUGIMOTO H, et al. Identification of a Csr system in *Serratia marcescens* 2170 [J]. The Journal of General and Applied Microbiology, 2014, 60(2): 79-88.

(责任编辑:张震林)