

学校编码: 10384
学号: 22620060153361

分类号_密级_
UDC__

厦门大学

博士 学位 论文

海洋浮游病毒生态学研究和玫瑰杆菌相关的病毒研究

**Ecological studies of marine virus and virus-related studies
on marine *Roseobacter***

赵艳琳

指导教师姓名: 焦念志 教授
专业名称: 环境科学
论文提交日期: 2010 年 9 月
论文答辩时间: 2010 年 9 月
学位授予日期:

答辩委员会主席: 俞慎
评阅人: 李瑞香
刘传联
李志勇

2010 年 12 月

厦门大学学位论文原创性声明

本人呈交的学位论文是本人在导师指导下，独立完成的研究成果。本人在论文写作中参考其他个人或集体已经发表的研究成果，均在文中以适当方式明确标明，并符合法律规范和《厦门大学研究生学术活动规范（试行）》。

另外，该学位论文为()课题(组)的研究成果，获得()课题(组)经费或实验室的资助，在()实验室完成。(请在以上括号内填写课题或课题组负责人或实验室名称，未有此项声明内容的，可以不作特别声明。)

声明人(签名):

年 月 日

厦门大学学位论文著作权使用声明

本人同意厦门大学根据《中华人民共和国学位条例暂行实施办法》等规定保留和使用此学位论文，并向主管部门或其指定机构送交学位论文（包括纸质版和电子版），允许学位论文进入厦门大学图书馆及其数据库被查阅、借阅。本人同意厦门大学将学位论文加入全国博士、硕士学位论文共建单位数据库进行检索，将学位论文的标题和摘要汇编出版，采用影印、缩印或者其它方式合理复制学位论文。

本学位论文属于：

- () 1. 经厦门大学保密委员会审查核定的保密学位论文，于 年 月 日解密，解密后适用上述授权。
() 2. 不保密，适用上述授权。

(请在以上相应括号内打“√”或填上相应内容。保密学位论文应是已经厦门大学保密委员会审定过的学位论文，未经厦门大学保密委员会审定的学位论文均为公开学位论文。此声明栏不填写的，默认为公开学位论文，均适用上述授权。)

声明人（签名）：

年 月 日

目 录

摘要.....	I
Abstract.....	III
第一部分 文献综述和论文设计	1
第一章 文献综述	2
1.1 海洋浮游病毒基本结构和主要类群.....	2
1.1.1 海洋浮游病毒的主要形态类型及经典的分类.....	2
1.1.2 病毒的生活循环周期.....	5
1.2 海洋浮游病毒的生态学概述.....	6
1.2.1 海洋浮游病毒生态重要性.....	6
1.2.2 海洋浮游病毒的计数方法.....	14
1.2.3 海洋浮游病毒的生态分布.....	17
1.2.4 海洋浮游病毒的多样性.....	21
1.3 海洋前噬菌体研究进展.....	26
1.3.1 前噬菌体对于宿主和噬菌体的意义.....	26
1.3.2 海洋细菌菌株和细菌群落的溶源特性.....	26
1.3.3 海洋前噬菌体基因组.....	27
1.4 海洋玫瑰杆菌 (<i>Roseobacter</i>) 以及其特异噬菌体 (Roseophage)	28
1.4.1 <i>Roseobacter</i> 的生态功能.....	28
1.4.2 <i>Roseobacter</i> 的生态分布和多样性.....	32
1.4.3 <i>Roseobacter</i> 的基因组研究进展.....	33
1.4.4 <i>Roseobacter</i> 基因组中基因转移子和前噬菌体的研究进展.....	35
1.4.5 <i>Roseobacter</i> 噬菌体 (Roseophage) 的研究进展	37
1.5 本论文的研究方向和意义.....	39
第二部分 海洋浮游病毒生态学研究	41
第二章 长江口浮游病毒的生态分布研究	42
2.1 前言	42
2.2 材料和方法	44
2.2.1 采样站位描述和采样	44
2.2.2 环境参数的检测	44
2.2.3 流式细胞检测	46
2.2.4 数据统计分析	46
2.3 结果	47
2.3.1 环境因子四季和空间分布的差异	47
2.3.2 浮游细菌和浮游病毒丰度的季节和空间分布	49
2.3.3 浮游病毒的分布同环境因子的关系	52

2.4 讨论.....	53
2.4.1 V-I 类群浮游病毒	53
2.4.2 细菌对浮游病毒丰度的调控.....	53
2.4.3 温度和营养盐对病毒分布和 VBR 值的影响	54
2.4.4 长江口特殊的浮游病毒的时空分布特征.....	54
2.5 本章总结和研究展望.....	57
第三章 东海赤潮围隔过程中细菌和浮游病毒的动态变化	58
3.1 前言	58
3.2 材料和方法.....	59
3.2.1 实验条件.....	59
3.2.2 流式细胞检测.....	60
3.2.3 浮游植物, 叶绿素和营养盐分析方法.....	60
3.3 结果.....	60
3.3.1 环境因子的变化.....	60
3.3.2 叶绿素 a 和浮游植物的变化.....	61
3.3.3 浮游细菌和总浮游病毒丰度的动态变化.....	61
3.4 讨论.....	66
3.4.1 营养盐和浮游植物的动态变化.....	66
3.4.2 赤潮发生过程中浮游病毒的动态变化.....	67
3.4.3 病毒对于藻类死亡率的贡献.....	68
3.4.4 赤潮发生过程中细菌和噬菌体的动态变化.....	68
3.5 本章总结和研究展望.....	70
第三部分 海洋玫瑰杆菌多样性研究	71
第四章 基因转移子 g5 基因揭示海洋 <i>Roseobacter</i> 和 <i>Rhodobacter</i> 的多样性.....	72
4.1 前言	73
4.2 材料和方法.....	74
4.2.1 样品的采集和环境 DNA 的提取.....	74
4.2.2 环境参数的测定.....	75
4.2.3 细菌的分离纯化和鉴定.....	76
4.2.4 GTA-g5 基因特异引物的设计和 PCR 扩增	78
4.2.5 克隆文库的建立和测序.....	80
4.2.6 GTA- g5 基因的系统发育进化分析	81
4.2.7 数据分析.....	81
4.2.8 核酸序列的收录号.....	82
4.3 结果和讨论.....	82
4.3.1 <i>Roseobacter</i> 和 <i>Rhodobacter</i> 菌株的分离和鉴定	83
4.3.2 GTA-g5 引物的测试	83
4.3.3 Chesapeake 中多样以及独特的 <i>Roseobacter</i> 组成	85
4.3.4 冬季 g5 基因在 Chesapeake Bay 空间分布的差异性	87

4.3.5 Chesapeake Bay 冬季和夏季不同 <i>g5</i> 基因型组成	89
4.3.6 16SrRNA 基因和 <i>g5</i> 基因多样性比较	90
4.4 本章总结和研究展望	92
第四部分 海洋玫瑰杆菌溶源特性研究	93
第五章 海洋玫瑰杆菌 <i>Roseovarius nubinhibens</i> ISM 基因组中前噬菌体的识别鉴定和比较基因组分析	94
5.1 前言	95
5.2 材料和方法	96
5.2.1 宿主菌的培养	96
5.2.2 诱导实验和类病毒颗粒 (VLPs) 的计数	96
5.2.3 诱导 VLPs 的纯化	97
5.2.4 诱导 VLPs 的电镜观测	97
5.2.5 脉冲场凝胶电泳(PFGE)分析	97
5.2.6 引物设计和 PCR 扩增	98
5.2.7 诱导出 VLPs 的总蛋白的 SDS-PAGE 分析	99
5.2.8 序列分析	99
5.3 结果和讨论	100
5.3.1 ISM 释放可诱导的类病毒颗粒 (VLPs) 及其形态	100
5.3.2 PFGE 分析	101
5.3.3 ISM 基因组中的前噬菌体识别和鉴定	101
5.3.4 前噬菌体 ISM-pro1 的基因组分析	103
5.3.5 与 ISM-pro1 和相近的前噬菌体比较基因组学分析	107
5.3.6 小片段 DNA 基因组 VLPs	107
5.4 本章总结和研究展望	108
第五部分 海洋玫瑰杆菌噬菌体的生物学研究和基因组学研究	112
第六章 海洋玫瑰杆菌噬菌体分离, 纯化和基本生物学特性研究	113
6.1 前言	113
6.2 材料与方法	114
6.2.1 宿主细菌的培养和噬菌体的分离	114
6.2.2 噬菌体电镜观测	115
6.2.3 噬菌体交叉感染实验	115
6.2.4 噬菌体生长曲线	116
6.2.5 噬菌体浓缩纯化和噬菌体 DNA 的准备	116
6.2.6 脉冲场凝胶电泳(PFGE)分析	117
6.2.7 噬菌体 DNA 限制性酶切分析	117
6.2.8 噬菌体总蛋白的 SDS-PAGE 分析	118
6.3 结果和讨论	118
6.3.1 噬菌体的分离以及噬菌斑的形态	118
6.3.2 噬菌体的形态和宿主特异性	118

6.3.3 噬菌体的生长曲线.....	119
6.3.4 噬菌体的基因组大小分析.....	121
6.3.5 噬菌体的蛋白分析.....	121
6.3.6 噬菌体的基因组 DNA 的酶切分析	122
6.4 本章总结和研究展望.....	123
第七章 两株玫瑰杆菌噬菌体的全基因组序列分析	124
7.1 前言	124
7.2 材料和方法.....	125
7.2.1 噬菌体基因组测序.....	125
7.2.2 噬菌体基因组序列的分析.....	126
7.2.3 基因进化分析.....	127
7.2.4 GOS 数据库搜索.....	127
7.2.5 噬菌体基因组序列的收录号.....	127
7.3 结果和讨论.....	127
7.3.1 DSS3Φ2 和 EE36Φ1 基因组的基本特征	127
7.3.2 噬菌体主要 ORF 的结构和功能分析	128
7.4 本章总结与研究展望.....	143
总结与展望.....	144
参考文献.....	147
博士期间学术论文情况	178
致谢.....	179

Contents

Chinese abstract	I
Abstract	III
Part I Review and thesis design	1
Chapter 1 Preface	2
1.1 Basic structure and major type of marine virus	2
1.1.1 Marine virus morphotypes	2
1.1.2 Viral life cycles	5
1.2 Ecology of marine virus	6
1.2.1 Ecological importance of marine virus	6
1.2.2 Methods for enumerating viruses in water samples	14
1.2.3 Distribution and dynamic of marine virus	17
1.2.4 Diversity of marine virus	21
1.3 Marine prophage	26
1.3.1 The importance of prophage	26
1.3.2 Lysogency in marine bacteria isolates and bacterial community	26
1.3.3 Marine prophage genomics	27
1.4 Marine <i>Roseobacter</i> and Roseophage	28
1.4.1 Ecological importance of <i>Roseobacter</i>	28
1.4.2 Ecological distribution and genetic diversity of <i>Roseobacter</i>	32
1.4.3 <i>Roseobacter</i> genomes	33
1.4.4 Gene transfer agent (GTA) and prophage in <i>Roseobacter</i> genome	35
1.4.5 Roseophage	37
Part II Ecology study of marine virus	41
Chapter 2 The distribution and dynamic of virus in the Yangtze river estuary	42
2.1 Introduction	42
2.2 Materials and methods	44
2.2.1 Description of the study area and sampling	44
2.2.2 Environmental variables	44
2.2.3 Flow cytometric analysis	46
2.2.4 Statistical analysis	46
2.3 Results	47
2.3.1 Variation of environmental variables	47
2.3.2 Variation of bacteria and virus	49

2.3.3 Viral abundance and environmental parameters.....	52
2.4 Discussion.....	53
2.4.1 V-I group	53
2.4.2 Viral abundance was related to bacterial abundance	53
2.4.3 The impact of temperature and nutrient.....	54
2.4.4 Unique virus temporal dynamic	54
2.5 Conclusion and outlook	57
Chapter 3 Dynamics of bacterial and viral community during a mesocosm bloom	58
3.1 Introduction.....	58
3.2 Materials and methods	59
3.2.1 Experimental design and sampling	59
3.2.2 Flow cytometric analysis	60
3.2.3 Phytoplankton and Chlorophyll <i>a</i>	60
3.3 Results.....	60
3.3.1 The variation of environmental/phyticchemical variables.....	60
3.3.2 Chl <i>a</i> and phytoplankton.....	61
3.3.3 Abundance of bacteria and virus.....	61
3.4 Discussion.....	66
3.4.1 Dynamic of nutrients and algae	66
3.4.2 Dynamic of virus in the nutrients enriched mesocosm	67
3.4.3 Estimate of the viral contribution to the algal mortality	68
3.4.4 Depiction of the relationships among the different microbial groups	68
3.5 Conclusion and outlook	70
Part III Diversity of marine <i>Roseobacter</i>	71
Chapter 4 Diversity of <i>Roseobacter</i> and <i>Rhodobacter</i> populations in Chesapeake Bay	72
4.1 Introduction.....	73
4.2 Materials and methods	74
4.2.1 Sample collection and microbial DNA preparation.....	74
4.2.2 Environmental variables	75
4.2.3 Isolation of <i>Roseobacter</i> and <i>Rhodobacter</i>	76
4.2.4 GTA-g5 Primer design and PCR amplification	78
4.2.5 Clone library construction and sequencing.....	80
4.2.6 GTA- g5 phylogenetic analysis.....	81
4.2.7 Statistical analyses	81
4.2.8 Nucleotide sequence accession numbers	82
4.3 Results and discussion	82
4.3.1 <i>Roseobacter</i> and <i>Rhodobacter</i> isolates	83

4.3.2 Testing the g5 primers	83
4.3.3 Diverse and unique <i>Roseobacter</i> in the Chesapeake Bay	85
4.3.4 Variation of GTA capsid genotypes along the Chesapeake Bay	87
4.3.5 Distinct GTA capsid genotypes are found between winter and summer...	89
4.3.6 Congruency between the 16S rRNA gene and g5 gene markers	90
4.4 Conclusion and outlook	92
Part IV Lysogenic characteristics of marine <i>Roseobacter</i>.....	93
Chapter 5 The identification of a prophage in <i>Roseovarius nubinhibens</i>	
ISM genome.....	94
5.1 Introduction.....	95
5.2 Materials and methods	96
5.2.1 Bacterial strain and medium.	96
5.2.2 Mitomycin C induction and VLPs counts with SYBR gold.....	96
5.2.3 Purification of induced VLPs.....	97
5.2.4 Transmission electron microscopy (TEM)	97
5.2.5 PFGE.....	97
5.2.6 Primer design and PCR amplification.....	98
5.2.7 Analysis of ISM induced VLP protein.....	99
5.2.8 Sequence analysis	99
5.3 Results and discussion	100
5.3.1 ISM produces inducible VLPs and their morphologies.....	100
5.3.2 Genome sizes	101
5.3.3 Identification of a putative prophage in the ISM genome	101
5.3.4 Genome analysis of prophage ISM-pro1	103
5.3.5 Genomic comparison between ISM-pro1 and its relatives	107
5.3.6 Small size of encapsidated DNA.	107
5.4 Conclusion and outlook	108
Part V The study of marine Roseophage	112
Chapter 6 Isolation and characterization of Roseophages.....	115
6.1 Introduction.....	113
6.2 Materials and methods	114
6.2.1 <i>Roseobacter</i> strains and isolation of phages	114
6.2.2 TEM	115
6.2.3 Cross infection	115
6.2.4 Growth curve	116
6.2.5 Purification of phage particles and DNA extraction	116
6.2.6 PFGE.....	117
6.2.7 Enzyme digestion of phage DNA	117
6.2.8 SDS-PAGE analysis of phage protein	118

6.3 Results and discussion	118
6.3.1 Phage isolation and plaque morphology	118
6.3.2 Host specification.....	118
6.3.3 Growth curves.....	119
6.3.4 Phage genome sizes	121
6.3.5 Phage protein analysis.....	121
6.3.6 Enzyme digestion of phage DNA	122
6.4 Conclusion and outlook	123
 Chapter 7 Genome sequences of two roseophages.....	124
7.1 Introduction.....	124
7.2 Materials and methods	125
7.2.1 Genome sequencing.....	125
7.2.2 Genome annotation and analyses.....	126
7.2.3 Phylogenetic analysis.....	127
7.2.4 GOS database search.....	127
7.2.5 Genome sequences accession numbers.....	127
7.3 Results and discussion	127
7.3.1 General genomic features of DSS3Φ2 and EE36Φ1	127
7.3.2 Major ORFs	128
7.4 Conclusion and outlook	143
 Conclusion and outlook	144
 References.....	147
 Publications.....	178
 Acknowledgements.....	179

摘要

病毒是海洋中丰度最大，多样性最为丰富的组成。浮游病毒在整个海洋微生物生态过程和海洋物质能量循环中都起着非常重要的作用。为了深入认识海洋浮游病毒的生态分布特征，理解病毒的生态重要性，本论文首先对典型河口海洋生态系统的病毒的分布和动态变化进行生态调查。本论文另一部分的研究是以海洋环境中一个非常重要的细菌类群—玫瑰杆菌 (*Roseobacter*) 为研究宿主，对其进行病毒相关的系列研究。研究对象包括*Roseobacter*基因组中的基因转移子(GTA) 和前噬菌体 (prophage)，以及感染*Roseobacter*的特异噬菌体—Roseophage。本论文主要研究结果是：

(1) 研究长江口海洋浮游病毒的生态分布以及时空的动态变化。结果显示长江口浮游病毒的丰度在 6.75×10^5 – 1.68×10^7 particles/ml之间，病毒丰度同细菌丰度具有相关性，同叶绿素和其他环境因子没有明显的相关性。研究发现长江口海区浮游病毒分布有着不同于其他海洋环境的特殊季节变化特征，除了在夏季，冬季也出现病毒丰度的高值。深入分析表明冬季高丰度病毒受多因子调控，细菌丰度不再是影响浮游病毒丰度的主要因子，人为活动排放含高丰度病毒颗粒的污水成为影响冬季长江口浮游病毒生态分布的关键因子。

(2) 根据*Roseobacter*基因组中保守的基因转移子GTA-g5基因，设计兼并引物来研究*Roseobacter*和*Rhodobacter*在Chesapeake Bay的分子多样性。研究建立了四个代表不同季节和站位的克隆文库，共得到158条属于12个不同亚群的g5环境序列。分析表明在Chesapeake Bay g5基因具有很高的多样性，时空上有明显的差异，不同的盐度的站位之间差异很大，冬夏两季的优势类群差异也非常明显。比较冬季Chesapeake Bay *Roseobacter*的16S rRNA基因和GTA-g5基因分别构建的进化树发现两者之间有很大的相似性，表明在海洋环境里的*Roseobacter*和可培养的*Roseobacter*菌株一样都广泛的包含GTA基因。研究证实g5基因可以作为一个很有用的基因标记来研究自然海水中*Roseobacter*的多样性，同时也说明通过GTA介导的水平基因转移是一个维持这类细菌适应复杂多变的海洋环境的重要机制。

(3) 使用基因组分析的方法识别出*Roseovarius nubinhibens* ISM基因组中一个“隐藏”的前噬菌体，ISM-pro1。DNA和蛋白分析的方法都证实ISM-pro1是一个可被诱导，有功能的前噬菌体。在对ISM-pro1的基因组进行分析和重新注释后

发现大部分ISM-pro1的开放阅读框（ORFs）同Rhodobacterales细菌的基因同源，只有几个基因同其他已知噬菌体或前噬菌体的基因同源，且距离较远。比较基因组学分析显示同ISM-pro1相似的前噬菌体结构在其他一些Rhodobacterales细菌的基因组中也广泛存在。另外，发现ISM诱导出的类病毒颗粒（VLPs）中还有一些包含小基因组DNA的颗粒。这些VLPs有可能是细菌释放的GTA。我们的研究表明结合基因组分析和生物学实验来研究细菌的溶源特征是非常有必要的。

（4）研究分离纯化出四株感染*Silicibacter pomeroyi* DSS-3和*Sulfitobacter* sp. EE-36的噬菌体，并对它们的生物学特性进行研究。电镜观测显示有三株噬菌体属于短尾噬菌体并且彼此形态相似，另外一株属于长尾噬菌体。这四株噬菌体都为宿主特异。生长曲线显示DSS3Φ1的潜伏期约为2.5 h，爆发期约为6 h，爆发量约为30；DSS3Φ2的潜伏期约为3h，爆发期约为12 h，爆发量约为350；EE36Φ1的潜伏期约为2 h，爆发期约为10 h，爆发量约为1500。SDS-PAGE电泳显示三株短尾噬菌体具有非常相似的蛋白图谱，但它们基因组DNA的限制性酶切图谱有明显的差异。

（5）对DSS3Φ2和EE36Φ1两株噬菌体进行基因组测序和生物信息学分析。研究发现这两株噬菌体之间在基因组组成和结构上高度相似，并且它们都显示出同一株生理特性上具有许多特殊特性的大肠杆菌噬菌体N4的相似性。DSS3Φ2和EE36Φ1基因组大小分别为74.6和73.3 kb，它们的基因组中分别识别出81和79个ORF。两株噬菌体基因组中都有26个同N4同源的基因，包含同N4相似的保守的转录系统和DNA复制系统、DNA代谢相关基因、结构基因以及其他一些基因。DSS3Φ2和EE36Φ1还编码一些同宿主基因同源基因。这是首次关于感染海洋细菌N4-like噬菌体的报道，也是第二个关于N4-like噬菌体的报道。

关键词：海洋浮游病毒；玫瑰杆菌；前噬菌体；基因转移子；玫瑰杆菌噬菌体

Abstract

Viruses are the most abundant and diverse components of marine environment. Viruses have significant influences on marine biogeochemical and ecological processes. In order to better understand the dynamic of viral abundance, we performed a seasonal investigation on the abundance of virus in typical marine estuarine environment. We also performed some virus-related studies on an important marine bacterial group—*Roseobacter*, including Gene transfer agents (GTAs) and prophages in *Roseobacter* genomes, bacteriophages which infect *Roseobacter*. The main outcomes include:

(1) Seasonal investigation of virus dynamic was conducted in the Yangtze river estuarine area. Total viral abundance varied with season and location, ranging from 6.75×10^5 – 1.68×10^7 /ml. There was a close correlation between viral abundance and bacterial abundance but not chlorophyll-a or other environmental parameters. Viral abundance peaked in both summer and winter. However, the driving forces for the two peaks were different, the summer viral abundance peak coupled with the development of bacterial hosts, while the winter one seemed to be multi-factor controlled. The high virus-containing freshwater discharge turned out to be the first factor contributing to the high winter viral abundance in winter.

(2) The genetic diversity of *Roseobacter* and *Rhodobacter* was studied in Chesapeake Bay by using a specific PCR primer set targeting the conserved GTA major capsid protein gene (*g5*). Four *g5* clone libraries were constructed from microbial assemblages representing different regions and seasons of the bay. In total, 12 *g5* clusters could be identified among 158 clones. The composition of *g5* sequences varied dramatically along the bay, and a distinct *Roseobacter* population composition between winter and summer was observed. The congruence between *g5* and 16S rRNA gene phylogenies indicates that *g5* may serve as a useful genetic marker to investigate diversity and abundance of *Roseobacter* in natural environments. The presence of *g5* gene in the natural populations of *Roseobacter* and *Rhodobacter* implies that genetic exchange through GTA transduction could be an important

mechanism for maintaining the metabolic flexibility of these bacteria groups.

(3) A “hidden” prophage (ISM-pro1) was identified in *Roseovarius nubinhibens* ISM genome by using genomic analysis method. We demonstrated that ISM-pro1 is an inducible and functional prophage by using DNA and protein approaches. Genomic analysis and reannotation showed that most of the ISM-pro1 open reading frames (ORFs) display the highest sequence similarity with Rhodobacterales bacterial genes and some ORFs are only distantly related to genes of other known phages or prophages. Comparative genomic analyses indicated that ISM-pro1-like prophage structures are also present in other Rhodobacterales genomes. In addition, the lysis of ISM by ISM-pro1 appeared to increase the production of GTAs. Our study suggests that a combination of *in silico* genomic analyses and experimental laboratory work is needed to fully understand the lysogenic features of a given bacterium.

(4) Four Roseophages that infect *Silicibacter pomeroyi* DSS-3 and *Sulfitobacter* sp. EE-36 were isolated and characterized in terms of morphology, genome size, protein fingerprint, host range and growth curve. Among these Roseophages, three are podoviruses, the other one is siphovirus. All these Roseophages are host specific. SDS-PAGE and PFGE analysis showed that three podoviruses have similar protein fingerprinting profiles and genome sizes. However, restriction enzyme digestion profiles showed that these Roseophages are different from each other.

(5) The genomes of DSS3Φ2 and EE36Φ1 were sequenced and analyzed. Overall, the two Roseophages are highly closely related and they both resemble bacteriophage N4 in terms of genomic structure. The genome sizes of DSS3Φ2 and EE36Φ1 are 74.6 and 73.3 kb, respectively. Both ophages contain 26 N4-like genes, including a large virion-encapsidated RNA polymerase gene (> 10 kb), a conserved DNA replication module, DNA metabolism genes, structural genes and some other genes. Both phages possess several genes that are most similar to the genes in roseobacters. This is the first report of N4-like phages infecting marine bacteria and the second report of N4-like phage since the discovery of phage N4 40 years ago.

Key words: Marine virus; *Roseobacter*; Prophage; Gene transfer agent; Roseophages

第一部分 文献综述与论文设计

厦门大学博硕士论文摘要库

Degree papers are in the "[Xiamen University Electronic Theses and Dissertations Database](#)". Full texts are available in the following ways:

1. If your library is a CALIS member libraries, please log on <http://etd.calis.edu.cn/> and submit requests online, or consult the interlibrary loan department in your library.
2. For users of non-CALIS member libraries, please mail to etd@xmu.edu.cn for delivery details.

厦门大学博硕士论文摘要库