

# 海洋玫瑰杆菌病毒的研究进展

## Research progresses of marine roseophage

甄卓<sup>1,2</sup>, 张永雨<sup>2,3</sup>, 刘静雯<sup>1</sup>

(1. 集美大学 生物工程学院, 福建 厦门 361021; 2. 中国科学院 城市环境研究所, 福建 厦门 361021; 3. 厦门大学近海海洋环境科学国家重点实验室, 福建 厦门 361005)

中图分类号: Q939.48 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2013)12-0112-06

玫瑰杆菌(*Roseobacter*)是由生理功能各异的细菌所组成的一大类 $\alpha$ -变形细菌类群<sup>[1]</sup>。它们在海洋中分布广泛,且丰度较高,尤其在近海与极地海洋中,这一类细菌在整个微生物群落中所占的比例可高达25%<sup>[1-3]</sup>。玫瑰杆菌在海洋中几乎无处不在,覆盖了大部分海洋生态区域,包括生活在浮游藻类、沉积物、海冰和海洋无脊椎动物身上等<sup>[4-5]</sup>。玫瑰杆菌属的很多成员在全球碳、硫循环以及气候变化中起着重要作用,例如玫瑰杆菌中的一些细菌具有好氧不产氧光合作用的生理功能,一些细菌具有氧化温室气体CO的功能,它们在海洋碳循环中起着重要作用;一些细菌可以与藻类共生,通过降解藻类渗透物,释放可以影响全球气候的气体——二甲基硫(DMS),因此在全球气候变化及硫循环中发挥着重要作用<sup>[1,6]</sup>。此外,玫瑰杆菌个体还具有一些其他重要特性,如可分解痕量金属、可与藻类及后生动物共生、促进产生具有生物活性的次级代谢产物、参与群体效应等,玫瑰杆菌属中的很多细菌易于在实验室内培养,因此成为研究海洋细菌生理生态的重要材料<sup>[1,7]</sup>。另外,研究表明许多玫瑰杆菌还可能与藻华发生与消亡过程有关<sup>[4,8-9]</sup>。

鉴于玫瑰杆菌具有上述的重要特点与功能,围绕该属细菌人们开展了大量的研究工作,目前玫瑰杆菌已成为海洋细菌中被人们研究最多的细菌类群之一,已对40多株玫瑰杆菌菌株进行了全基因组测序,在玫瑰杆菌的遗传与新陈代谢以及种群多样性等方面取得了很大的研究进展<sup>[10]</sup>。尽管围绕玫瑰杆菌已经开展了大量的研究工作,但是对另一个非常重要的方面,即能够感染这一重要细菌类群的病毒的研究却较为薄弱。到目前为止,仅有少数玫瑰杆菌病毒得到分离,然而仅仅对这几株病毒的研究就突

显出玫瑰杆菌病毒的重要特性。

由于病毒(主要为噬菌体)是海洋环境中丰度最高的生物体,是决定细菌死亡率的重要因素之一<sup>[11]</sup>,并通过微食物环介导海洋环境的物质循环和能量流动<sup>[12]</sup>,另外,它们还参与调节细菌群落结构与功能,促进细菌进化,影响细菌的生态动力学过程<sup>[11-13]</sup>。因此,对海洋中某些具有重要生态环境意义的细菌类群进行生理生态方面的研究并对其生态功能进行评价时,海水中能够感染这些细菌类群的噬菌体也是一个不可或缺的考察因素。它有助于人们对细菌的生态动力学过程得以更全面系统的了解。

作者对目前已报道的少数玫瑰杆菌病毒,围绕其基本生命特征、基因组成以及与宿主间相互关系等方面进行了简要概述,旨在使人们充分认识玫瑰杆菌病毒研究的重要意义,深化对海洋病毒生命特征及其重要生态意义的了解。

### 1 海洋病毒对细菌群落结构与功能的重要影响

病毒在海洋中是丰度最大的生物体,总量约 $4 \times 10^{30}$ 个<sup>[14]</sup>,且大多数为噬菌体。不同环境中其平均含量(约 $10^7 \sim 10^8$ 个/mL)往往超过其宿主数目(约 $10^6$ 个/mL)约至少1个数量级<sup>[15-16]</sup>。它们对细菌群落结构与生理生态功能具有重要影响:(1)通过“消灭优

收稿日期: 2012-05-23; 修回日期: 2012-10-23

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(41006087); 国家海洋公益性行业专项(201305027); 福建省自然科学基金资助项目(2010J01261); 厦门市科技计划项目(3502Z20132014); 厦门大学近海海洋环境科学国家重点实验室访问学者基金(MELRS1206)

作者简介: 甄卓(1986-),女,河北石家庄人,硕士研究生,主要从事海洋微生物学研究,电话: 13799774612, E-mail: zhuozhen@iue.ac.cn; 刘静雯,通信作者, E-mail: jwlsbch@163.com

胜者”途径限制群落中优势菌群的过度繁殖,进而调节群落中不同细菌种群之间的平衡<sup>[17-18]</sup>,维持群落组成的多样性;(2)病毒通过裂解宿主细菌释放出大量溶解有机物,可被其他异养细菌重新利用,促进物质在不同微生物间的循环,影响海洋生物地球化学过程<sup>[19]</sup>,此外,噬菌体在裂解细菌过程中还可释放酶来影响海洋微环境<sup>[20]</sup>;(3)噬菌体作为不同微生物间水平基因转移的载体可促进微生物与其自身的协同进化<sup>[21-23]</sup>。研究海洋病毒,尤其是那些感染有着重要生态地位与功能的宿主微生物的病毒,有助于了解宿主与其病毒间的相互关系,为全面认识和评价重要细菌类群的生态动力学过程与意义提供参考。

## 2 玫瑰杆菌病毒研究现状

海洋玫瑰杆菌具有重要的生态地位,然而对于在很大程度上能影响其生理生态功能的病毒却了解较少,目前仅有少量关于玫瑰杆菌病毒的研究报道,研究内容主要集中于玫瑰杆菌病毒的分离与鉴定、基因组成分析、侵染宿主的过程与机制、以及宿主抗病毒感染机制与协同进化机制等。然而,仅仅这些为数不多的有关玫瑰杆菌病毒的研究报道,就充分展示了玫瑰杆菌病毒的一些独特特征及其重要的研究价值。

### 2.1 玫瑰杆菌 SIO67 与其噬菌体

Rohwer 等<sup>[20]</sup>于 2000 年分离到一株可以侵染玫瑰杆菌 SIO67 的噬菌体——玫瑰杆菌病毒 SIO1(图 1-A、1-B、1-C),并对其全基因组进行了测序。这也是关于玫瑰杆菌病毒的第一篇报道。该病毒基因组是由 39906-bp 的双链 DNA 分子组成,包含 30 个开放阅读框,其 DNA 复制相关蛋白(如 DNA 聚合酶、引发酶与脱氧核糖核酸内切酶 I)的编码基因与大肠杆菌噬菌体 T3 和 T7 的 DNA 复制蛋白的编码基因序列非常相似,但是玫瑰杆菌病毒 SIO1 的基因组中却没有类似噬菌体 T3 和 T7 中对调控生命周期起关键作用的 RNA 聚合酶基因,也没有发现与其他噬菌体同源的结构蛋白基因。这个结果验证了噬菌体结构的镶嵌性特点,同时表明海洋噬菌体和非海洋噬菌体在基因组结构上具有一定的同源性<sup>[20]</sup>。

此后在近 10 年的时间内关于玫瑰杆菌病毒的研究一直处于空白状态,直到 2009 年才陆续出现几篇关于玫瑰杆菌病毒的研究报道。Angly 等<sup>[24]</sup>在加利福尼亚近海又分离到 4 株能够感染玫瑰杆菌 SIO6 的玫瑰杆

菌病毒 SIO1 噬菌体,并进行了基因组测序,通过基因注释与分析,以及与之前(1989 年)首次分离到的玫瑰杆菌病毒 SIO1 进行对比分析后发现这 5 株噬菌体的基因组在时间和空间上高度保守,核酸序列同源性高达 97%,主要的不同之处集中于蛋白质编码区,且大部分是由于同义突变造成,只有其中的一株噬菌体在假尾部蛋白的编码基因区域发生了较大变化,使得其宿主范围得以扩大。遗憾的是虽然当前生物信息学迅速发展,基因库也不断完善,但是目前我们仍然无法做到将噬菌体的全部基因序列与其生物学功能进行一一对应。

### 2.2 玫瑰杆菌反硝化菌 OCh114 (*Roseobacter denitrificans* OCh114)与其噬菌体

好氧不产氧光合异养细菌(AAPB)在全球海洋碳和能量循环中具有独特的作用<sup>[25-26]</sup>。而玫瑰杆菌反硝化菌 OCh114 是首个发现的具有好氧不产氧光合异养特征的细菌<sup>[27-28]</sup>,并成为该细菌功能类群的一个模式菌株<sup>[29]</sup>。

Zhang 等<sup>[30]</sup>以玫瑰杆菌反硝化菌 OCh114 作为宿主菌,自中国南海分离到一株感染特异性较高的噬菌体 RDJLΦ1(图 1-D),其双链 DNA 基因组约为 60 kb,有一个等面体头部(直径约为 60 nm),一个长的易弯曲但不可伸缩的尾部(长约 170 nm、宽约 9 nm),属于病毒分类上的长尾病毒科(Siphophage)。感染宿主菌时,其潜伏期约为 80 min,每个细胞裂解时的病毒释放量(即 Burst size)约为 230 个。另外,还发现该噬菌体基因组 DNA 碱基可能存在某种类型的修饰,使其对一些常见的限制性内切酶产生了抗性,进而能够逃避宿主的限制/修饰防御系统<sup>[31]</sup>,成功完成噬菌体的感染周期。另外一个非常有趣的发现,即在 RDJLΦ1 的 12 个结构蛋白质中,有两个被鉴定为其宿主蛋白质,且这两种蛋白质的含量在整个噬菌体蛋白组成中占有较大的比例<sup>[30]</sup>。在噬菌体中含有宿主蛋白的这一现象极为罕见,该文章为首次报道,但目前对少量宿主蛋白是如何包裹进入噬菌体,以及它们在噬菌体内是否具有生物学功能还尚未得知,有待于进一步研究<sup>[30]</sup>。

在细菌与病毒的长期斗争中,一方面病毒通过感染可引起宿主的大量死亡,另一方面,一些宿主在病毒的感染压力下,可能自发或诱发产生某种突变,从而可有效抵御病毒侵染。Huang 等<sup>[32]</sup>即分离到一株可以抵制噬菌体 RDJLΦ1 感染的玫瑰杆菌反硝

化菌 OCh114 的突变菌株 M1, 利用传统的病毒学研究方法, 结合比较蛋白质组学技术, 对其抗病毒感染的机制进行了研究, 利用吸附动力学实验表明吸附抑制是宿主菌对病毒产生抗性的主要原因。进而通过对野生型与突变菌株的蛋白质组对比分析后得知几种膜蛋白(主要为外面孔蛋白)的表达量显著下调, 推测这几种下调的膜蛋白除了在细胞内行使重要的生理功能外, 可能亦充当病毒感染时的吸附受体, 它们的消失使得病毒无法顺利吸附到细菌表面, 从而将病毒拒之胞外<sup>[31]</sup>。该研究增加了人们对海洋细菌抗病毒感染机制的认识和了解。

Zhang 等<sup>[33]</sup>运用原位实时原子力显微镜技术(atomic force microscopy, AFM)结合蛋白质组学技术, 研究了宿主玫瑰杆菌反硝化菌 OCh114 被噬菌体 RDJLΦ1 感染期间宿主细胞的表面形态及蛋白质组成的动态变化。研究表明, 当加入病毒后 100 分钟细菌表面开始出现裂解迹象, 随后细胞表面出现多个孔洞, 20 分钟后细菌被完全瓦解, 释放出本身内含物及子代病毒。病毒感染不同时间点的 2D-PAGE 结果表明 91 个蛋白发生了显著变化, 主要集中于感染的前 30 min 内, 然而直到被病毒感染 80 min 左右时, 宿主才开始瓦解并释放出子代噬菌体, 说明 RDJLΦ1 病毒的装配相对于在宿主内合成组件需要更多的时间; 另外, 细胞裂解过程中会释放大量的胞内可溶性物质, 包括蛋白质与核酸等溶解有机碳, 对于促进海洋碳循环有着重要意义。

### 2.3 *Silicibacter pomeroyi* DSS-3 和亚硫酸盐杆菌(*Sulfitobacter* sp.)EE-36 与其噬菌体

*S. pomeroyi* DSS-3 和亚硫酸盐杆菌 EE-36 是玫瑰杆菌家族中的重要成员, *S. pomeroyi* DSS-3 含有很多玫瑰杆菌属的重要生理代谢特征, 如参与一氧化碳氧化、硫氧化还原、芳香环降解、以及产生多种次级代谢产物等, 因而成为研究海洋玫瑰杆菌生理生态学特征的一种模式菌株<sup>[34]</sup>。而亚硫酸盐杆菌 EE-36 对无机硫的氧化活动非常活跃, 成为在沿海环境中研究硫循环的模式生物(Roseobase: <http://www.roseobase.org/>)。

Zhao 等<sup>[35]</sup>自美国切萨匹克湾中分离到分别能够感染 *S. pomeroyi* DSS-3 和亚硫酸盐杆菌 EE-36 的噬菌体 DSS3Φ2(图 1-E)和 EE36Φ1(图 1-F)。两株噬菌体在形态上比较类似, 均有一个 20 面体头部(直径约

为 70 nm)和一个较短的尾部(长约 26 nm), 在分类上隶属于短尾病毒科, 其基因组亦均为 70 kb 左右的双链 DNA 分子。另外, 两株病毒的潜伏期分别为 2 h 和 3 h, 但其单个细胞裂解时的病毒释放量差异较大, 分别为 350 和 1500 个。尤为值得一提的是这两株病毒在形态与基因组结构上与从大肠杆菌 K12 分离到的一种 N4 病毒非常相似。N4 病毒较为罕见, 截至目前关于 N4 病毒的研究报道仅有一篇, 噬菌体 DSS3Φ2 和 EE36Φ1 中大约有 85% 的开放阅读框与 N4 病毒同源, 彼此的基因组结构非常相似。DSS3Φ2 和 EE36Φ1 含有高度保守的 N4-like 噬菌体 DNA 复制系统, 包含 DNA 解旋酶、DNA 聚合酶、单链 DNA 结合蛋白和 gp43 基因。在所有鉴定的开放阅读框中这两株玫瑰杆菌噬菌体的 26 个开放阅读框与 N4-like 的基因有紧密相关性, 它们与 N4 病毒有共同的 DNA 新陈代谢和复制基因、转录基因、结构基因和感染宿主基因等。另外, 它们还均含有 virion-encapsidated RNA 聚合酶(vRNAP)基因。据报道, 在 DSS3Φ2 和 EE36Φ1 之前, N4 是已发现的唯一一个含有这种基因的噬菌体<sup>[36]</sup>。这篇文章是继 40 多年前首次从城市污水中分离到噬菌体 N4 后<sup>[37]</sup>, 第二篇关于 N4-like 噬菌体的报道, 也是首次从海洋环境中分离到 N4-like 噬菌体<sup>[35]</sup>。除 N4-like 基因外, DSS3Φ2 和 EE36Φ1 还含有与其宿主类似的基因, 如核苷酸还原酶和硫氧还蛋白, 表明玫瑰杆菌与其病毒之间在长期的斗争过程中可通过基因转移协同进化<sup>[35]</sup>。

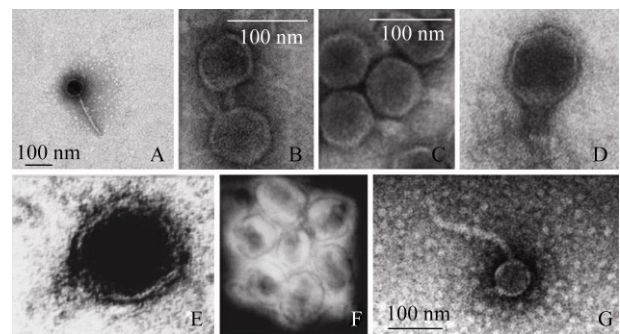


图 1 玫瑰杆菌噬菌体的电镜图

A. 噬菌体 RDJLΦ1 电镜图, 标尺为 100nm<sup>[30]</sup>; B. DSS3Φ2 透射电镜图, 标尺为 100nm<sup>[35]</sup>; C. EE36Φ1 透射电镜图, 标尺为 100nm<sup>[35]</sup>; D、E. Roseophage SIO1 电镜图 1%戊二醛固定, 2%乙酸双氧铀染色<sup>[20]</sup>; F. Roseophage SIO1 电镜图没固定, 2%磷酸铀染色<sup>[20]</sup>; G. Roseophage Φ1 透射电镜图, 标尺为 100 nm<sup>[38]</sup>

Zhang 等<sup>[38]</sup>亦从美国切萨匹克湾水体中分离到一株可以感染 *S. Pomeroyi* DSS-3 的噬菌体 Φ1(图

1-G)。噬菌体  $\Phi 1$  是一株长尾病毒, 具有一个等面体头部(直径约为 70 nm)和一个不可伸缩的长尾(约 142 nm), 其双链 DNA 基因组大小约为 63.5 kb。与此同时, 作者也获得了一株对该噬菌体感染具有抗性的宿主突变株 M1, 并利用比较蛋白质组学技术对 M1 的抗病毒机理进行了研究, 发现 4 种在胞内可以大量表达的蛋白质的某种碱性化修饰可能赋予了 M1 对噬菌体的抗性。虽然对 M1 中的 4 种蛋白质发生了何种修饰作用, 作者并未给出明确答案, 但我们可从中得出结论, 细菌亦可以通过胞内某种蛋白质的修饰途径来实现对噬菌体感染的抗性。

## 2.4 GTA 基因在玫瑰杆菌病毒中的发现

基因转移因子(Gene transfer agent, GTA)是存在于一些海洋细菌, 尤其是海洋红细菌(*Rhodobacter*)和玫瑰杆菌中的一类小的类似噬菌体颗粒的结构物质, GTA 在胞内的形成过程中, 可以随机将大约 14.5 kb 的细菌基因组片段包裹到自身结构中去<sup>[39]</sup>。成熟的 GTA 结构被宿主细菌释放后游离于自然海水中, 进而可以被其他细菌所接受, 从而使得这些被随机包裹的基因片段可在不同细胞之间进行传递, 促进这一类群细菌基因组的不断协同进化<sup>[40-41]</sup>。

Huang 等<sup>[42]</sup>在对能够感染玫瑰杆菌反硝化菌 OCh114 的玫瑰杆菌噬菌体 RDJL $\Phi 1$  进行全基因组序列分析时, 发现变形菌纲(proteobacteria)中 GTA 的进化证据。RDJL $\Phi 1$  中有 4 个开放阅读框和荚膜红细菌(*Rhodobacter capsulatus*)产生的 GTA(RcGTA)基因具有很高的同源性<sup>[43-44]</sup>。作者进而对含有 RcGTA-like 基因的 77 个细菌基因组进行了基于 RcGTA-like 基因的系统进化分析, 发现 RcGTA-like 基因的 No.12-15 似乎是一个较保守的基因片段, 并且它们亦能存在于一些噬菌体或前噬菌体中。RcGTA-like 基因组群由两个模块组成, 有趣的是: 迄今, 这两个 RcGTA-like 基因的模块区域在噬菌体中均是单独存在, 暗示这两个区域的接合点可能正是整个 GTA 基因重组的关键点。Lang 等<sup>[43,45]</sup>指出 RcGTA-like 基因可能是前噬菌体的残余部分。在变形菌纲中, 这个前噬菌体祖先可能通过丢失掉一些参与 DNA 复制和调节的基因片段, 逐渐进化为 RcGTA 的前体, 之后再经过垂直遗传, 最后各自独立进化出相距甚远的分支。

## 3 结语

通过以上对不同玫瑰杆菌病毒的介绍, 可以得知目前已分离的玫瑰杆菌病毒都具有一个对称的头

部和长短不一的尾部, 隶属于长尾或短尾病毒科, 并含有一个大小约为几十 kb 的双链 DNA 基因组。另外, 在基因和蛋白质结构组成上, 玫瑰杆菌病毒各具特色, 如在噬菌体中发现宿主同源蛋白和基因、N4-like 基因、GTA-like 基因等一些新奇的现象, 暗示了玫瑰杆菌病毒丰富的基因多样性和结构镶嵌性特点, 同时表明玫瑰杆菌病毒可能在不同宿主微生物间的基因转移和协同进化中发挥着重要作用。

此外, 在玫瑰杆菌与病毒的长期斗争过程中, 玫瑰杆菌较易获得对病毒侵染的抗性突变, 其中宿主胞内某些蛋白质的碱性修饰或细胞膜表面某些关键蛋白(潜在受体)的缺失亦是抵抗病毒侵染的一种有效方式。

关于玫瑰杆菌病毒报道虽为数不多, 但却凸显了这一病毒类群具有较高的生物多样性, 并可能以多种不同的方式与其宿主之间发生着相互作用。目前限制人们对玫瑰杆菌病毒的生理生态学特征进行系统全面了解的最大瓶颈即是实验室内缺乏一定数量的宿主-病毒体系用于开展深入研究, 因此建立更多的玫瑰杆菌宿主-病毒体系, 在对病毒进行常规的生物学鉴定基础上, 利用不断发展的先进 DNA 测序技术对病毒与其宿主的全基因组进行测定与比较分析, 了解玫瑰杆菌病毒的基因镶嵌性特征及其与宿主间的水平基因转移与协同进化机制, 将大大加深人们对海洋病毒多样性及其复杂生物学特征的认识。同时, 围绕宿主与病毒之间的相互关系, 如病毒对宿主的诱导突变机制以及病毒自身的突变、病毒裂解对宿主群落结构与生理生态功能的影响、以及由病毒裂解引起宿主细胞向外释放的胞内可溶性有机碳物质的定性定量等开展深入研究, 将有助于揭示更多关于海洋病毒及其与宿主间相互关系的未知领域, 增加了解病毒在促进海洋碳循环中的重要作用, 加深人们对病毒在海洋中重要生态地位与功能的认识。

### 参考文献:

- [1] Wagner-Döbler I, Biebl H. Environmental biology of the marine *Roseobacter* lineage[J]. Annual Review of Microbiology, 2006, 60: 255-280.
- [2] Selje N, Simon M, Brinkhoff T. A newly discovered *Roseobacter* cluster in temperate and polar oceans[J]. Nature, 2004, 427(6973): 445-448.
- [3] Suzuki M T, Preston C M, Chavez F P, et al. Quantita-

- tive mapping of bacterioplankton populations in seawater: field tests across an upwelling plume in Monterey Bay[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2001, 24(2): 117-127.
- [4] González J M, Simo R, Massana R, et al. Bacterial community structure associated with a dimethylsulfoxide-producing North Atlantic algal bloom[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, 66(10): 4237-4246.
- [5] Inagaki F, Suzuki M, Takai K, et al. Microbial communities associated with geological horizons in coastal seafloor sediments from the Sea of Okhotsk[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2003, 69(12): 7224-7235.
- [6] Moran M A, González J M, Kiene R P. Linking a bacterial taxon to sulfur cycling in the sea: studies of the marine *Roseobacter* group[J]. *Geomicrobiology Journal*, 2003, 20(4): 375-388.
- [7] Buchan A, Gonzalez J M, Moran M A. Overview of the marine *Roseobacter* lineage[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71(10): 5665-5677.
- [8] Alavi M, Miller T, Erlandson K, et al. Bacterial community associated with *Pfiesteria*-like dinoflagellate cultures[J]. *Environmental Microbiology*, 2001, 3(6): 380-396.
- [9] West N J, Obernosterer I, Zemb O, et al. Major differences of bacterial diversity and activity inside and outside of a natural iron-fertilized phytoplankton bloom in the Southern Ocean[J]. *Environmental Microbiology*, 2008, 10(3): 738-756.
- [10] Brinkhoff T, Giebel H A, Simon M. Diversity, ecology, and genomics of the *Roseobacter* clade: a short overview[J]. *Archives of Microbiology*, 2008, 189(6): 531-539.
- [11] Zhang Y Y, Huang C X, Yang J, et al. Interactions between marine microorganisms and their phages[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2011, 56(17): 1770-1777.
- [12] 王慧, 柏仕杰, 蔡雯蔚, 等. 海洋病毒—海洋生态系统结构与功能的重要调控者[J]. *微生物学报*, 2009, 49(5): 551-559.
- [13] 张永雨, 黄春晓, 杨军, 等. 海洋微生物与噬菌体间的相互关系[J]. *科学通报*, 2011, 56(17): 1071-1079.
- [14] Sandaa R A. Burden or benefit? Virus host interactions in the marine environment[J]. *Research in Microbiology*, 2008, 159(5): 374-381.
- [15] Bergh O, Borsheim K Y, Bratbak G, et al. High abundance of viruses found in aquatic environments[J]. *Nature*, 1989, 340(6233): 467-468.
- [16] 焦念志. 海洋微生物生态学[M]. 北京: 科学出版社, 2006: 272-303.
- [17] Thingstad T F, Lignell R. Theoretical models for the control of bacterial growth rate, abundance, diversity and carbon demand[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 1997, 13(1): 19-27.
- [18] Jacquet S, Miki T, Noble R, et al. Viruses in aquatic ecosystems: important advancements of the last 20 years and prospects for the future in the field of microbial oceanography and limnology[J]. *Advances in Oceanography and Limnology*, 2010, 1(1): 71-101.
- [19] Azam F. Microbial control of oceanic carbon flux: The plot thickens[J]. *Science*, 1998, 280(5364): 694-696.
- [20] Rohwer F, Segall A, Steward G, et al. The complete genomic sequence of the marine phage Roseophage SIO1 shares homology with nonmarine phages[J]. *Limnology and Oceanography*, 2000, 45(2): 408-418.
- [21] Jiang S C, Paul J H. Gene transfer by transduction in the marine environment[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1998, 64(8): 2780-2787.
- [22] Fuhrman J A. Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects[J]. *Nature*, 1999, 399(6736): 541-548.
- [23] Canchaya C, Fournous G, Chibani-Chennoufi S, et al. Phage as agents of lateral gene transfer[J]. *Current Opinion in Microbiology*, 2003, 6(4): 417-424.
- [24] Angly F, Youle M, Nosrat B, et al. Genomic analysis of multiple Roseophage SIO1 strains[J]. *Environmental Microbiology*, 2009, 11(11): 2863-2873.
- [25] Jiao N Z, Zhang Y, Zeng Y H, et al. Distinct distribution pattern of abundance and diversity of aerobic anoxygenic phototrophic bacteria in the global ocean[J]. *Environmental Microbiology*, 2007, 9(12): 3091-3099.
- [26] Kolber Z S, Plumley F G, Lang A S, et al. Contribution

- of aerobic photoheterotrophic bacteria to the carbon cycle in the ocean[J]. *Science*, 2001, 292(5526): 2492-2495.
- [27] Harashima K, Nakada H. Carotenoids and ubiquinone in aerobically grown cells of an aerobic photosynthetic bacterium, *Erythrobacter* species OCh114[J]. *Agricultural Biology and Chemistry*, 1983, 47(5): 1057-1063.
- [28] Shiba T, Simidu U. *Erythrobacter longus* gen. nov., sp. nov., an aerobic bacterium which contains bacteriochlorophyll  $\alpha$ [J]. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1982, 32(2): 211-217.
- [29] Yurkov V V, Beatty J T. Aerobic anoxygenic phototrophic bacteria[J]. *Microbiological and Molecular Biology Reviews*, 1998, 62(3): 695-724.
- [30] Zhang Y Y, Jiao N Z. Roseophage RDJL $\Phi$ 1, Infecting the aerobic anoxygenic phototrophic Bacterium *Roseobacter denitrificans* OCh114[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2009, 75(6): 1745-1749.
- [31] Swingle W D, Sadekar S, Mastrian S D, et al. The complete genome sequence of *Roseobacter denitrificans* reveals a mixotrophic rather than photosynthetic metabolism[J]. *Journal of Bacteriology*, 2007, 189: 683-690.
- [32] Huang C X, Zhang Y Y, Jiao N Z. Phage resistance of a marine bacterium, *Roseobacter denitrificans* OCh114, as revealed by comparative proteomics[J]. *Current Microbiology*, 2010, 61(2): 141-147.
- [33] Zhang Y Y, Zhang F, Yang J, et al. Host responses of a marine bacterium, *Roseobacter denitrificans* OCh114, to phage infection[J]. *Archives of Microbiology*, 2012, 194(5): 323-330.
- [34] Moran M A, González J M, Kiene R P, et al. Genome sequence of *Silicibacter pomeroyi* reveals adaptations to the marine environment[J]. *Nature*, 2004, 432(7019): 910-913.
- [35] Zhao Y L, Wang K, Jiao N Z. Genome sequences of two novel phages infecting marine Roseobacters[J]. *Environmental Microbiology*, 2009, 11(8): 2055-2064.
- [36] Falco S C, Zehring W, Rothman-Denes L B. DNA-dependent RNA polymerase from bacteriophage N4 virions[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 1980, 255(9): 4339-4347.
- [37] Schito G C, Molina A M, Pesce A. Lysis and lysis inhibition with N4 Coliphage[J]. *Giornale di Microbiologia*, 1967(15): 229-244.
- [38] Zhang Y Y, Jiao N Z, Colquhoun D R, et al. Protein modifications related to phage resistance in a marine *Roseobacter*[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2009, 55(2): 203-207.
- [39] Lukashin A V, Borodovsky M. GeneMark.hmm: new solutions for gene finding[J]. *Nucleic Acids Research*, 1998, 26(4): 1107-1115.
- [40] Solioz M, Yen H C, Marris B. Release and uptake of gene transfer agent by *Rhodopseudomonas capsulata*[J]. *Journal of Bacteriology*, 1975, 123(2): 651-657.
- [41] Biers EJ, Wang K, Pennington C, et al. Occurrence and expression of gene transfer agent (GTA) genes in marine bacterioplankton[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2008, 74(10): 2933-2939.
- [42] Huang S J, Zhang Y Y, Chen F, et al. Complete genome sequence of a marine roseophage provides evidence into the evolution of gene transfer agents in alphaproteobacteria[J]. *Virology Journal*, 2011, 8: 124.
- [43] Lang A S, Beatty J T. Importance of widespread gene transfer agent genes in alpha-proteobacteria[J]. *Trends in Microbiology*, 2007, 15(2): 54-62.
- [44] Marrs B. Genetic recombination in *Rhodopseudomonas capsulata*[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1974, 71(3): 971-973.
- [45] Lang A S, Beatty J T. Evolutionary implications of phylogenetic analyses of the gene transfer agent (GTA) of *Rhodobacter capsulatus*[J]. *Journal of Molecular Evolution*, 2002, 55(5): 534-543.

(本文编辑: 谭雪静)