

ISSN 1000-0933  
CN 11-2031/Q

# 生态学报

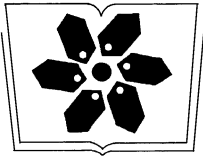
## Acta Ecologica Sinica



第32卷 第4期 Vol.32 No.4 2012

中国生态学学会  
中国科学院生态环境研究中心  
科学出版社

主办  
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

# 生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 32 卷 第 4 期      2012 年 2 月      (半月刊)

## 目 次

固垦对南汇东滩湿地大型底栖动物的影响.....	马长安,徐霖林,田伟,等	(1007)
基于 ArcView-WOE 的下辽河平原地下水生态系统健康评价 .....	孙才志,杨磊	(1016)
京郊典型集约化“农田-畜牧”生产系统氮素流动特征 .....	侯勇,高志岭,马文奇,等	(1028)
不同辐射条件下苹果叶片净光合速率模拟.....	高照全,冯社章,张显川,等	(1037)
藏北高原典型植被样区物候变化及其对气候变化的响应.....	宋春桥,游松财,柯灵红,等	(1045)
祁连山中段林草交错带土壤水热特征及其对气象要素的响应 .....	唐振兴,何志斌,刘鹄	(1056)
祁连山青海云杉林冠生态水文效应及其影响因素.....	田风霞,赵传燕,冯兆东,等	(1066)
呼伦贝尔沙地樟子松年轮生长对气候变化的响应.....	尚建勋,时忠杰,高吉喜,等	(1077)
结合激光雷达分析上海地区一次连续浮尘天气过程.....	马井会,顾松强,陈敏,等	(1085)
福建中部近海浮游动物数量分布与水团变化的关系 .....	田丰歌,徐兆礼	(1097)
香港巨牡蛎和长牡蛎幼虫及稚贝的表型性状.....	张跃环,王昭萍,闫喜武,等	(1105)
东海原甲藻与中肋骨条藻的种间竞争特征.....	李慧,王江涛	(1115)
起始生物量比对 3 种海洋微藻种间竞争的影响.....	魏杰,赵文,杨为东,等	(1124)
不同磷条件下塔玛亚历山大藻氮的生态幅.....	文世勇,宋琍琍,龙华,等	(1133)
秦岭天然次生油松林冠层降雨再分配特征及延滞效应.....	陈书军,陈存根,邹伯才,等	(1142)
伊犁河谷北坡垂直分布格局及其与环境的关系——一种特殊的双峰分布格局.....	田中平,庄丽,李建贵	(1151)
濒危种四合木与其近缘种霸王水分关系参数和光合特性的比较.....	石松利,王迎春,周红兵,等	(1163)
干旱胁迫下黄土高原 4 种乡土禾草抗氧化特性 .....	单长卷,韩蕊莲,梁宗锁	(1174)
施加角担子菌 B6 对连作西瓜土壤微环境和西瓜生长的影响 .....	肖逸,王兴祥,王宏伟,等	(1185)
内蒙古典型草原区芨芨草群落适生境.....	张翼飞,王炜,梁存柱,等	(1193)
盐渍化灌区土壤盐分的时空变异特征及其与地下水埋深的关系.....	管孝艳,王少丽,高占义,等	(1202)
黄土高原水蚀风蚀交错区坡地土壤剖面饱和导水率空间异质性.....	刘春利,胡伟,贾宏福,等	(1211)
松嫩平原玉米带农田土壤氮密度时空格局.....	张春华,王宗明,居为民,等	(1220)
小麦冬性强弱评价体系的建立.....	王鹏,张春庆,陈化榜,等	(1230)
唐家河自然保护区高山姬鼠和中华姬鼠夏季生境选择的比较.....	黎运喜,张泽钧,孙宜然,等	(1241)
西花蓟马在 6 种蔬菜寄主上的实验种群生命表 .....	曹宇,鄧军锐,孔译贤	(1249)
同位素富集-稀释法研究食性转变对鱼类不同组织 N 同位素转化率的影响 .....	曾庆飞,谷孝鸿,毛志刚,等	(1257)
基于生态网络分析的南京主城区重要生态斑块识别.....	许文雯,孙翔,朱晓东,等	(1264)
珠三角城市绿地 CO <sub>2</sub> 通量的季节特征.....	孙春健,王春林,申双和,等	(1273)
污染场地地下水渗流场模拟与评价——以柘城县为例.....	吴以中,朱沁园,刘宁,等	(1283)
<b>专论与综述</b>		
湿地退化研究进展.....	韩大勇,杨永兴,杨杨,等	(1293)
绿洲农田氮素积累与淋溶研究述评 .....	杨荣,苏永中,王雪峰	(1308)
<b>问题讨论</b>		
抗辐射菌 <i>Deinococcus radiodurans</i> 的多样性 .....	屠振力,方俐晶,王家刚	(1318)
平茬措施对柠条生理特征及土壤水分的影响 .....	杨永胜,卜崇峰,高国雄	(1327)
<b>研究简报</b>		
祁连山典型灌丛降雨截留特征.....	刘章文,陈仁升,宋耀选,等	(1337)
野生鸭儿芹种子休眠特性及破除方法.....	喻梅,周守标,吴晓艳,等	(1347)



**封面图说:** 遗鸥群飞来——遗鸥意即“遗落之鸥”(几乎是最后才被发现的新的鸥种,因此得名)。1931年,瑞典动物学家隆伯格撰文记述在中国额济纳采到了标本。1987年,中国的鸟类学家在鄂尔多斯的桃力庙获得了一对遗鸥的标本。1990年春夏之交,发现了湖心各岛上大量的遗鸥种群。近年来的每年夏季,大约全球 90% 以上的遗鸥都会到陕西省神木县境内的沙漠淡水湖-红碱淖上聚集。遗鸥——国家一级重点保护、CITES 附录一物种。

**彩图提供:** 陈建伟教授 国家林业局 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb2011101070029

屠振力, 方俐晶, 王家刚. 抗辐射菌 *Deinococcus radiodurans* 的多样性. 生态学报, 2012, 32(4): 1318-1326.

Tu Z L, Fang L J, Wang J G. The diversity of the radio-resistant bacteria *Deinococcus radiodurans*. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(4): 1318-1326.

## 抗辐射菌 *Deinococcus radiodurans* 的多样性

屠振力\*, 方俐晶, 王家刚

(浙江大学动物科学学院, 杭州 310029)

**摘要:** 抗辐射菌 *Deinococcus radiodurans* 是一种对电离辐射和其他 DNA 损伤因子具有极强抵抗能力的细菌, 是研究 DNA 损伤与修复的模式生物。综述了国内外在抗辐射菌研究上取得的最新研究成果, 从生存环境、对 DNA 损伤因子的抗性、抗性机理及其损伤修复关联基因等方面报道了抗辐射菌的多样性, 并探讨了该细菌高效正确的 DNA 损伤修复机理的相关研究成果在生命科学、农业、环境修复及医学等领域的应用前景。

**关键词:** 抗辐射菌; 辐射抗性; *Deinococcus radiodurans*; DNA 损伤修复; 多样性

### The diversity of the radio-resistant bacteria *Deinococcus radiodurans*

TU Zhenli\*, FANG Lijing, WANG Jiagang

College of Animal Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China

**Abstract:** Some terrestrial microorganisms can survive in extremely severe environments, such as high temperature, high salinity, strongly acidic, or strongly alkaline conditions. Elucidation of the adaptive mechanisms of these extremophiles to extreme environments will provide meaningful insights into the evolution and diversity of organisms. *Deinococcus radiodurans*, a representative radioresistant bacterium, are extremely resistant to ionizing radiation and other DNA-damaging factors. The D37 of *D. radiodurans* is 7 kGy, for example, while that of *Escherichia coli* is only 40 Gy. The tolerance of *D. radiodurans* to radiation is due to high DNA repair rates, high antioxidant activity, specialized cell structures, and uncommon intracellular environments; this bacterium is considered a model organism in the study of DNA damage and repair. This paper summarizes the recent research on the diversity of radioresistant bacteria, including their environments, factors that influence resistance to DNA damage, mechanisms of DNA damage and repair, and central repair genes, which are associated with the repair of double-stranded DNA breaks in *Deinococcus radiodurans*. The potential applications of this knowledge to life sciences, agriculture, contaminative environmental biorepair, and medicine are also discussed.

**Key Words:** radio-resistant bacteria; radio-resistant; *Deinococcus radiodurans*; DNA damage and repair; diversity

抗辐射菌 *Deinococcus radiodurans* R1 是 1956 年由美国科学家 Anderson 等从辐射灭菌后变质的肉类罐头中分离出来的一种非病原性粉红色球菌, 对电离辐射具有很高的放射线抵抗性, 同时对其他 DNA 损伤因子(紫外线、干燥和过氧化氢)等也具有极强的抵抗能力, 是研究 DNA 损伤与修复的模式生物。自从 *D. radiodurans* 被发现以来, 抗辐射菌倍受世界各国的微生物学家、放射生物学家和肿瘤研究者的重视。近年来, 陆续从土壤、鱼类、动物的粪便以及露天温泉等处分离得到了一些抗辐射的菌种, 并且在抗辐射菌的

**基金项目:** 国家自然科学基金项目(30770650); 浙江省教育厅基金项目(Y201016298, G20040392); 浙江省自然科学基金项目(Y305224); 浙江省“钱江人才计划”项目(2006R10001); 教育部留学回国人员科研启动基金项目(J20040269)

收稿日期: 2011-01-07; 修订日期: 2011-10-31

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: tuzl@zju.edu.cn

DNA 损伤修复机制和抗逆性基因的研究方面取得了很大的进展。早在 1999 年研究人员就已经完成了 *D. radiodurans* R1 基因组的全部测序工作<sup>[1]</sup>, 但从全部基因组序列中并不能解释其高效正确的损伤修复的原因。进行抗辐射菌的生存环境及其抗性机理等的研究, 对于揭示抗辐射菌高效正确的 DNA 损伤修复机制及其对极端环境的耐性机理等具有非常重要的意义。本文综述了国内外抗辐射菌研究的最新研究成果, 从生存环境、对 DNA 损伤因子的抗性、抗性机理及其损伤修复关联基因等方面论述了抗辐射菌 *D. radiodurans* 的多样性, 并探讨了该细菌高效正确的 DNA 损伤修复机理的研究成果在生命科学、农业、环境修复及医学等领域的应用前景。

## 1 来源的多样性

自 1956 年美国科学家发现第一个抗辐射菌以后, 证实具有放射线抵抗性的细菌种类很多, 现已鉴定的抗辐射菌大致有如下几种: *D. radiodurans* 是美国科学家 Anderson 等从  $\gamma$ -射线辐照灭菌后变质的肉类罐头中发现的一种粉红色的、直径在 1.5—3.0  $\mu\text{m}$  的球菌, 最适生长温度为 30  $^{\circ}\text{C}$ ; *D. radiopugnance* 由 Davis 等从经  $\gamma$ -射线照射的大头鱼的鱼块上分离得到的、大小约为 0.8—1.3  $\mu\text{m}$  的橙色-褐色球菌, 最适生长温度为 25—30  $^{\circ}\text{C}$ ; *D. radiophilus* 由 Lewis 从  $\gamma$ -射线照射的鲸鱼身上分离得到的橙色-红色的、大小约为 1.3—1.7  $\mu\text{m}$  的球菌, 最适生长温度为 30—37  $^{\circ}\text{C}$ 。 *D. grandis* 由 Oyaizu 等<sup>[2]</sup>从象的粪便及鲤鱼体表等处分离得到的红色的、大小约为 0.6—1.2  $\mu\text{m}$  × 1.5—4.0  $\mu\text{m}$  的杆状菌, 最适生长温度为 26—30  $^{\circ}\text{C}$ 。 *D. proteolyticus* 由 Kobatake 等<sup>[3]</sup>在放射线抗性菌筛选时从骆驼的粪中发现的、大小约为 0.8—1.3  $\mu\text{m}$  的红色球菌, 最适生长温度为 30—37  $^{\circ}\text{C}$ ; Ferreira 等<sup>[4]</sup>从温泉中分离得到了抗辐射球菌 *D. geothermalis* 和 *D. murrayi*, 直径约为 0.4—0.5  $\mu\text{m}$ , 最适生长温度为 45—50  $^{\circ}\text{C}$ 。我国的吕星等<sup>[5]</sup>从北京地区公园湖岸土壤中分离到 1 株橙红色杆状抗辐射菌 RR53312, 菌体大小为 0.6  $\mu\text{m}$  × 1.6  $\mu\text{m}$ , 略大于日本学者报道的 *D. grandis* 菌, 16S rDNA 序列分析表明其与 *D. grandis* 菌高度同源, 并可能是该菌属中的一个新种, 但有待进一步证实。

已经发现并进行鉴定的代表性抗辐射菌种的来源、分离地区和时间等见表 1。目前对于抗辐射菌的损伤因子抗性及其放射线抵抗性机理研究等主要以 *D. radiodurans* 为研究对象, 而对于其他抗辐射菌的研究报道很少。本文主要综述有关 *D. radiodurans* 的研究成果。

表 1 代表性的抗辐射菌及其来源

Table 1 Representative the radio-resistant bacteria and its separation source

菌种 Species	D <sub>37</sub> Value	分离源 Separation source	地区 Country	分离时间 Separation time	发现者 Detector
<i>Deinococcus radiodurans</i>	7000 Gy	牛肉罐头	美国	1956	Anderson
<i>Deinococcus radiopugnans</i>	2300 Gy	大头鱼的鱼块	美国	1963	Davis
<i>Deinococcus radiophilus</i>	13000 Gy	鲸鱼	印度	1971	Lewis
<i>Deinococcus grandis</i>	3600 Gy (D <sub>10</sub> )	象的粪、鲤鱼体表	日本	1987	Oyaizu
<i>Deinococcus proteolyticus</i>	14000 Gy	骆驼的粪	日本	1973	Kobatake
<i>Deinococcus geothermalis</i>	4000 Gy (D <sub>10</sub> )	温泉	葡萄牙	1997	Ferreira
<i>Deinococcus murrayi</i>	8200 Gy (D <sub>10</sub> )	温泉	意大利	1997	Ferreira
RR53312 菌	7000 Gy	公园土壤	中国	2003	吕星
<i>Escherichia coli</i>	40 Gy				

## 2 DNA 损伤因子抗性的多样性

抗辐射菌对多种 DNA 损伤因子具有极强的抵抗能力。据报道: 指数生长期 *D. radiodurans* 对  $\gamma$ -射线表现出极强的抗性, 存活最高剂量是 15 kGy (相当于日本广岛原子弹爆炸剂量的 1000 倍以上), 而 *E. coli* 在 0.15 kGy 照射剂量下只有 10% 的生存率; 指数生长期的 *D. radiodurans* 的 D<sub>37</sub> 为 6 kGy 左右, 且受照射后的损伤 DNA 能在几—十几小时之内完全修复<sup>[6-7]</sup>。 *D. radiodurans* 野生型菌株对紫外线 (UV, 254 nm) 辐射也具有抗性, 指数生长期 *D. radiodurans* 的存活最高剂量是 1000 J/m<sup>2</sup>, D<sub>37</sub> 为 550—600 J/m<sup>2</sup>, 而 *E. coli* 的 D<sub>37</sub>

仅为  $30 \text{ J/m}^2$ ; Hansen<sup>[8]</sup> 的研究表明, 该菌在 UV 辐射后造成损伤的过程中, 首先诱发  $\alpha$ 、 $\beta$ 、 $\gamma$  和  $\delta$  4 种蛋白质的合成, 并推测这 4 种蛋白质可能是 4 种修复酶。 *D. radiodurans* 对丝裂霉素 (MTC)、亚硝酸、羟胺、N-甲基-N-硝基-N-亚硝基胍 (MNNG) 等强氧化剂和一些化学诱变剂有较强的抗性, 用这些试剂对 *D. radiodurans* 培养基进行处理, 即使是致死剂量也不会导致突变率增加; Moseley<sup>[9]</sup> 的研究还发现,  $250 \mu\text{g/mL}$  的丝裂霉素处理在 *D. radiodurans* 的每条 DNA 链上可引起 300 处的交联, 但在适宜的培养条件下, 细胞仍可以对其进行完全修复而存活下来。该菌对干燥也显示惊人的抗性, 电离辐射敏感株对干燥也很敏感, DNA 凝胶电泳结果表明, 6 个星期的干燥脱水过程产生的 DSBs 数量与  $5.2 \text{ kGy}$  剂量的电离辐射产生的 DSBs (Double Strand Break) 相同, 辐射敏感株缺失修复损伤 DNA 的能力, 因此干燥条件也会对其产生致命的影响, 这表明 *D. radiodurans* 的辐射抗性与干燥抗性机制具有相关性<sup>[10-11]</sup>。笔者在重离子射线照射后抗辐射菌 *D. radiodurans* 基因组 DNA 的损伤修复时间的研究进一步表明: *D. radiodurans* 对高 LET (Linear energy transfer) 的重离子射线也同样显示惊人的抗性, 照射后的修复过程也与 X-射线及  $\gamma$ -射线的修复过程相似<sup>[12]</sup>。

### 3 抗性机理的多样性

#### 3.1 特殊的基因组结构

整个抗辐射菌 *D. radiodurans* 的完整基因组序列包括两条染色体 ( $2.65 \text{ Mb}$ 、 $412 \text{ kb}$ ) 一个巨型质粒 ( $177 \text{ kb}$ ) 和一个小质粒 ( $41 \text{ kb}$ ), 共携有 3195 个可预测基因, 这种独特的基因组结构可能是其超强耐辐射能力的一个重要因素<sup>[1]</sup>。

#### 3.2 特殊的细胞及细胞壁结构

通过扫描电镜观察发现, *D. radiodurans* 细胞内存在两条垂直的界线, 使得每个细胞形成四分结构, 每个部分包含等量 DNA; 透射电镜观察也显示在细胞的膜状结构上存在通道, 且膜状结构将每个细胞分成 4 个腔状结构, 染色质在每个腔内形成独特的环形结构。这种罕见的 DNA 的腔室化分布以及核状体的环形结构可能与 *D. radiodurans* 超强辐射抗性有关<sup>[13]</sup>。但 Zimmerman<sup>[14]</sup> 等的研究结果与此相反, 认为核区类环状结构和极端辐射抗性之间并没有明显的相关性。 *D. radiodurans* 的细胞壁结构与其他微生物的也极不相同, Baumeister 等<sup>[15]</sup> 用三维电子显微技术对该菌细胞壁的特异性研究发现, 该菌具备一层被称为 HPI (hexagonally packed intermediate) 层的规则对称的表面层, HPI 层紧密地与其细胞壁结合在一起, 其具有异乎寻常的抗化学干扰物的性能。 Tian 等<sup>[16]</sup> 及 Rajpurohit 和 Misra<sup>[17]</sup> 认为 *D. radiodurans* 的超强辐射抗性可能与该菌特殊的膜蛋白有关。也有学者报道 *D. radiodurans* 超强的辐射抗性与细胞膜及细胞壁中存在的红色色素样物质有关, 如 Carbonneau 等<sup>[18]</sup> 的研究表明: *D. radiodurans* 中的脂溶性类胡萝卜素可以清除部分  $\text{H}_2\text{O}_2$  和  $\text{OH}\cdot$ ; Leamm 等<sup>[19]</sup> 从 *D. radiodurans* 的代谢产物中分离得到一个新的类胡萝卜素物质, 命名为 Deinoxanthin, 能够有效的清除单线态氧, 具有很强的抗紫外辐射能力<sup>[20-23]</sup>, 但有关该菌体的类胡萝卜素和抗氧化酶之间的协同作用关系, 还有待进一步深入研究。

#### 3.3 高活性的保护酶

抗辐射菌 *D. radiodurans* 的超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化氢酶 (CAT) 和过氧化物酶 (POD) 等保护酶的高含量也是其辐射抗性极强的一个原因。在正常条件下, 抗辐射菌 *D. radiodurans* 细胞中 SOD 的活性比大肠杆菌高出 6 倍, CAT 的活性更是比对照的大肠杆菌高出 30 多倍<sup>[24-27]</sup>; *D. radiodurans* 对自由基引起的 DNA 氧化损伤的抑制作用明显, 具有自由基清除能力和对 DNA 氧化损伤的保护作用<sup>[28]</sup>; Misra 等<sup>[29]</sup> 证实 *D. radiodurans* 的吡咯苯醌-苯醌合成酶 (PQQ) 基因能在大肠杆菌中表达, 并发现这些细胞具有较强的抗氧化能力, 而 PQQ 能够保护质粒 DNA 和蛋白质免受  $\gamma$ -射线引起的氧化损伤。

#### 3.4 奇特的离子浓度

有研究发现<sup>[30-32]</sup>,  $\text{Mn}^{2+}$  的聚集可以增强 *D. radiodurans* 的抗辐射能力, 当 *D. radiodurans* 处于缺乏  $\text{Mn}^{2+}$  的培养条件时, 其电离辐射抗性明显下降; 多数电离辐射产生的 DNA 损伤是由活性氧的产生和水的解离导致的,  $\text{Mn}^{2+}$  通过清除细胞内的活性氧来实现保护作用。 Daly 等<sup>[47]</sup> 推测  $\text{Mn}^{2+}$  离子的富集有助于清除过氧化物

以及在电离辐射过程中损伤剂所产生的氧化物。

### 3.5 特殊的损伤修复蛋白质

现有的大量研究表明,抗辐射菌 *D. radiodurans* 的超强的 DNA 切断修复能力应该归功于其体内存在的特殊的 DNA 切断损伤的修复蛋白质,该类 DNA 损伤修复蛋白质除了大肠杆菌等生物在对切断的双链 DNA 进行修复时出现的蛋白质以外,还有该菌所特有的如 *recA*、*pprA*、*recR*、*ruvB*、*pprI* 及 *pprM* 等主要基因表达的修复蛋白质也参与修复<sup>[33-34]</sup>。

根据各学者的研究结果,概括抗辐射菌 *D. radiodurans* 对放射线及其他 DNA 损伤因子的抗性机理如图 1 所示。

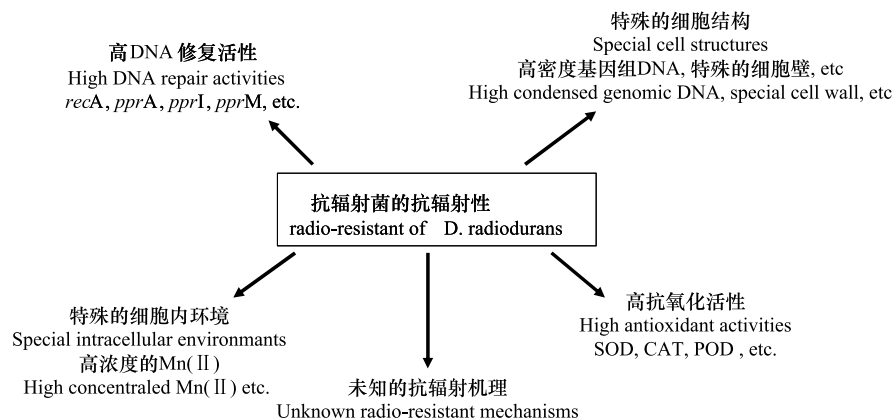


图 1 抗辐射菌可能的 DNA 损伤修复机理

Fig. 1 Possible radio-resistant mechanisms of *D. radiodurans*

## 4 DNA 损伤修复关联基因的多样性

抗辐射菌 *D. radiodurans* 具有超强的 DNA 切断修复能力,自 1956 年美国科学家 Anderson 等发现第一个抗辐射菌以来,这种超强的 DNA 切断修复能力吸引人们去研究其潜在修复机制以及寻找与修复有关的特殊基因或酶。现有的研究表明,在对切断的双链 DNA 进行修复时,除了大肠杆菌等生物在对切断的双链 DNA 进行修复时出现的蛋白质以外,还有该菌所特有的修复蛋白质也参与修复,这些主要的 DNA 损伤修复基因如下:

### 4.1 *polA* 基因

*polA* 基因是从对放射线、UV 表现较高敏感性,而对丝裂霉素 C 表现不敏感的 *D. radiodurans* 变异株 303 株和 UV17 株中克隆得到的<sup>[35]</sup>,让大肠杆菌的 DNA 连接酶 I 基因在 303 株中表达,可使 303 株的 DNA 修复能力恢复到野生型的水平<sup>[36]</sup>。

### 4.2 *recA* 基因

在抗辐射菌的高放射线敏感株 *rec30* 中导入包含野生型的 *recA* 基因的 DNA 片段,可以提高其 DNA 的修复能力<sup>[37]</sup>,*D. radiodurans* 受照射后 *RecA* 蛋白质的量增加<sup>[38]</sup>,由此推理该菌可能存在某种诱导机制<sup>[39-41]</sup>。

### 4.3 *ruvB* 基因

*ruvB* 基因是从对于放射线、UV、丝裂霉素 C 等都较不敏感的抗辐射菌变异株 KM2191 中克隆得到的<sup>[42]</sup>,和大肠杆菌的 *RuvB* 蛋白质相同,具有依存 ATP 的 DNA 连接酶的作用,与 DNA 的重组修复有关,其与大肠杆菌 *ruvB* 基因的不同点是不与 *ruvA* 基因连接。

### 4.4 *lexA* 同源基因

在分析抗辐射菌 *D. radiodurans* 的 *pprA* 基因的下游时发现了 *lexA* 同源基因<sup>[43-44]</sup>,与其他物种的 *LexA* 有很高的同源性,精制的 *LexA* 蛋白质具有和 *lexA* 同源基因的启动子领域结合的能力。在 *lexA* 同源基因破

坏株中, *recA* 基因和 *pprA* 基因的表达诱导没有受影响, *D. radiodurans* 的 DNA 修复基因的表达控制中可能存在没有 *lexA* 同源基因参与的未知机制。

#### 4.5 *recN* 基因

从抗辐射菌高放射线敏感变异株 KR4128 中克隆了 *recN* 基因<sup>[45]</sup>, *recN* 基因的 3' 末端附近的第 1498 个碱基 G 突变为 T (*recN1498*), 这个突变引起 *RecN* 蛋白质的 C 末端的 47 个残基缺失, 在 KR4128 株的 *recN1498* 变异基因的 5' 末端附近插入药剂抗性基因而制成的基因破坏株的放射线敏感性和 KR4128 株没有差异, 由此得出 *RecN* 蛋白质的 C 末端是 *RecN* 蛋白质的功能上所不可缺少的部分。

#### 4.6 *recR* 基因

*recR* 基因是从对放射线、UV 表现抗性, 而对丝裂霉素 C 表现感受性的抗辐射菌变异株 KH586 中克隆得到的<sup>[46]</sup>, KH586 株的 *recR* 基因在结构基因内的 3' 末端附近存在一个碱基过剩引起的移码突变, 因为这个变异在 *RecR* 蛋白质的 C 末端领域产生很大的变化, 通过导入野生型的基因, KH586 株对丝裂霉素 C 的抗性可以回复到野生型的水平, 由此暗示抗辐射菌和大肠杆菌同样存在的 *recR* 基因参与的 *recF* 经路。

#### 4.7 *pprA* 基因

*pprA* 基因是从抗辐射菌高放射线敏感株 KH311 中发现的, 和已知的基因完全没有相同性, 基因的第 149 个碱基 G 突变为 A<sup>[47]</sup>, 通过导入野生型的基因后 KH311 株对  $\gamma$ -射线、UV、丝裂霉素 C 的敏感性回复到 *D. radiodurans* 的野生型水平。利用 PprA 抗体分析  $\gamma$ -射线、UV、丝裂霉素 C 等处理的抗辐射菌, 发现细胞内的 PprA 蛋白质量都增加。

#### 4.8 *pprI* 基因

是从对放射线、UV、丝裂霉素 C 等都很敏感的抗辐射菌突变株 KH840 中克隆得到<sup>[48]</sup>, KH840 株的基因组中存在插入因子 IS830 的转移, 因为 IS8301 的插入, 受影响的基因调控 *recA* 基因和 *pprA* 基因的表达。*PprI* 可通过调控 *D. radiodurans* 细菌的 *recA* 及 *pprA* 等基因的表达而加速对电离辐射引起的 DNA 损伤修复。*D. radiodurans* 中 *pprI* 基因的缺失使其对电离辐射极其敏感, 它在大肠杆菌中的外源表达也增强了细胞的抗辐射和抗氧化能力。

#### 4.9 *pprM* 基因

是分析来自抗辐射菌放射线抵抗性株 R1 的 *pprI* 的功能时发现的<sup>[34]</sup>, 是一个依靠 *PprI* 的 DNA 损伤反应的调制器, 与冷休克蛋白质 (cold shock protein, Csp) 同源, 缺失 *pprM* 基因的 *D. radiodurans* 对  $\gamma$ -射线变得敏感, *PprM* 调控 *PprA* 的反应, 而不调控 *RecA* 反应; *pprA* 及 *pprM* 双重破坏的 *D. radiodurans* 比 *pprA* 或 *pprM* 单一破坏的 *D. radiodurans* 显示更高的敏感性, *PprM* 可能是一种调控除 *pprA* 之外的重要蛋白质。

根据上述研究成果, 结合本研究室的研究结果, 构思了抗辐射菌中 DNA 链的切断损伤修复关联主基因的相互作用关系, 结果如图 2。

### 5 应用的多样性

#### 5.1 生命科学

抗辐射菌 *D. radiodurans* 的超强的 DNA 切断修复能力应该归功于其体内存在的特殊的 DNA 切断损伤的修复蛋白质<sup>[33-34]</sup>, 这些蛋白质为外在性 DNA 结合蛋白质, 能在大肠杆菌中运送切断的 DNA 片段, 刺激依赖

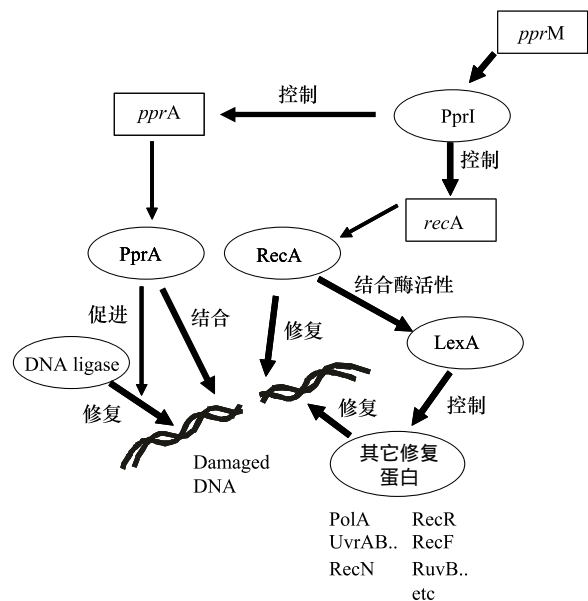


图 2 抗辐射菌中 DNA 链的切断损伤修复关联主基因的相互作用

Fig. 2 The interaction of central repair genes, which correlated with the repair of DNA double strand break in *D. radiodurans*

ATP 和 NAD 的 DNA 末端的连接反应<sup>[43, 48-49]</sup>。有学者利用这些 DNA 损伤修复蛋白质已经进行了 DNA 连接反应促进效果的应用研究<sup>[47]</sup>, 并已开发出了 DNA 连接反应促进试剂盒。

## 5.2 动植物的抗性育种

研究发现, 抗辐射与抗干燥是高度相关的<sup>[50]</sup>, 辐射和干燥胁迫都会诱导一些与 DNA 修复有关的不同基因的高表达<sup>[51]</sup>。Sghaiier<sup>[52]</sup>认为, 抗辐射菌对干燥的高抗性特点是其对辐射适应过程的一个衍生结果, 研究抗辐射菌基因的功能, 对于进行动植物抗病育种具有广阔的应用前景。例如, DR1709 属于 *Nramp* 家族, 该家族基因可通过转运金属离子而使生物体产生抗病菌侵染的能力<sup>[53]</sup>, *Nramp1* 基因通过将金属离子运出内吞小体而使细菌无法合成防御酶系, 从而有利于活性氧杀死细菌, 使细胞抗菌<sup>[54-55]</sup>。研究抗辐射菌这些基因的功能, 有可能通过生物技术合成人类新型的抗生素药品, 还可以培育广谱的抗病或金属离子高效吸收转运的动植物新品种。抗辐射菌抗干燥的特点是因为其在干燥脱水的过程中限制了蛋白质的氧化, 从而使其对干燥产生抗性<sup>[56]</sup>, 将 DR1172 和 DRB0118 突变后, 突变体对干燥高度敏感, 但是对电离辐射的抗性没有显著变化。研究这两个基因的功能和特点, 能够为植物抗干旱蛋白的功能提供新的线索。Battista 等认为抗辐射菌可以作为研究高等植物抗干旱的一个模式物种<sup>[57]</sup>。对抗辐射菌基因组中抗干旱基因的详细研究, 对于进行植物干旱抗性改造具有重要的应用前景。

## 5.3 肿瘤治疗

癌症患者在进行辐射治疗的过程中, 辐射不仅杀死了肿瘤细胞, 也杀死了正常的细胞。为了使辐射在杀死肿瘤细胞的同时, 不破坏正常细胞, 现在提出的解决方法之一是将辐射抗性极强的基因导入到骨髓细胞内, 增强骨髓细胞对射线的耐受性, 提高放射应用剂量杀伤体内残存的肿瘤细胞的效果, 但需要注意的是抗辐射菌基因表达的蛋白对人而言是异体蛋白, 有可能会引起过敏反应, 在实际运用时检测其是否会诱导过敏反应是必要的<sup>[58]</sup>。研究筛选抗辐射菌抗性基因表达的、对人体没有过敏反应的蛋白质或寻找抗辐射菌的抗性基因在人类基因组中的同源基因, 对于临床治疗肿瘤具有很强的应用价值。

## 5.4 环境修复

核武器生产及不适当运用所带来的核废物会造成地下水及土壤的污染, 核电站活动等也会产生大量的核废料。抗辐射菌的研究结果可运用于对放射性污染的环境修复中。如将重金属抗性基因转化到抗辐射菌中构建工程菌, 能够将放射性废物中的重金属转变为毒性较低的溶解度较低的化合物形式。例如, 汞抗性基因 *merA*, 编码汞离子还原酶, 能够将剧毒的硫醇类反应的 Hg(II) 还原为毒性低得多的近于惰性的单原子的挥发性的 Hg(0)。插入 *merA* 的抗辐射菌工程菌能够在放射性与 Hg(II) 浓度都高于放射性废物堆放点的相应值的条件下正常生长, 而且同时能够有效地将 Hg(II) 还原为毒性较低的近于惰性的单原子的挥发性的 Hg(0)<sup>[59]</sup>。PhoN 是一个编码非特异性酸性磷酸酶的基因, PhoN 能够水解有机磷, 释放出无机磷, 能够与重金属发生反应使重金属以不溶的重金属磷酸盐的形式沉淀在细胞表面。构建含有 PhoN 基因的抗辐射菌后发现, 该工程菌能够表达有活性的 PhoN 蛋白, 在放射性照射后仍然能够保持铀沉淀的生物活性<sup>[60]</sup>。同时由于抗辐射菌易于被染色体 DNA 和质粒 DNA 自然转化, 它也被改造而运用于清除甲苯、氯苯、3, 4-二氯-1-丁烯等有机废料<sup>[59]</sup>。相信随着抗辐射球菌耐辐射机制研究的深入, 它将在生命科学与环境保护方面具有广阔的应用前景。

## 6 展望

本文分别从生存环境、对 DNA 损伤因子的抗性、抗性机理及其损伤修复关联基因等多个方面报道了抗辐射菌 *D. radiodurans* 多样性的最新研究进展。现已从土壤、鱼类、动物的粪及露天温泉等处分离得到了抗辐射菌, 而且抗辐射菌对电离辐射、紫外线、干燥和过氧化氢等一些 DNA 损伤因子都具有极强的抗性, 最近的研究表明, 该菌对高 LET 的重离子射线也具有同样的抗性<sup>[12]</sup>。这种抗辐射菌的来源多样性及抗性多样性为抗辐射菌的开发及其利用提供了广阔的空间。抗辐射菌的抗性机理表现出多样性, 该菌对放射线及 DNA 损伤因子的抗性不能简单归因于某一个方面, 这种独特的抗性是细胞内所有因素综合调控的结果, 该细菌



中还存在大量未知的抗性机理、特别是功能未知的基因极有可能是在辐射抗性方面起着关键性的作用。

目前正利用已经构建的穿梭载体<sup>[61]</sup>进行具有高荧光素酶活性的抗辐射菌及放射线剂量的生物检测用报告质粒的构建;进行抗辐射菌中高效正确 DNA 损伤修复机理、抗辐射菌由来的 DNA 断裂损伤修复蛋白质的筛选及其应用等方面的研究。

在分子水平深入研究 DNA 损伤修复的机制不但具有重要的理论意义,还具有广泛的实际应用价值,如该菌的极端抗性机制对于癌症的形成机制研究及其治疗、阐明老化现象等将提供一定的理论指导;利用基因改造的抗辐射菌进行环境修复具有良好的应用前景;抗辐射菌的超强辐射抗性亦被期望用于转染哺乳动物细胞使其能抗辐射损伤或纯化修复蛋白用于辐射防护及放射治疗等;抗辐射菌的功能基因对于进行动植物抗病育种也具有广阔的应用前景。

## References:

- [ 1 ] White O, Eisen J A, Heidelberg J F, Hickey E K, Peterson J D, Dodson R J, Haft D H, Gwinn M L, Nelson W C, Richardson D L, Moffat K S, Qin H, Jiang L, Pamphile W, Crosby M, Shen M, Vamathevan J J, Lam P, McDonald L, Utterback T, Zalewski C, Makarova K S, Aravind L, Daly M J, Minton K W, Fleischmann R D, Ketchum K A, Nelson K E, Salzberg S, Smith H O, Venter J C, Fraser C M. Genome sequence of the radioresistant bacterium *Deinococcus radiodurans* R1. *Science*, 1999, 286(5444): 1571-1577.
- [ 2 ] Oyaizu H, Stackebrandt E, Schleifer K H, Ludwig W, Pohla H, Ito H, Hirata A, Oyaizu Y, Komagata K. A radiation-resistant rod-shaped bacterium, *Deinobacter grandis* gen. nov., sp. nov., with peptidoglycan containing ornithine. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1987, 37: 62-67.
- [ 3 ] Kobatake M, Tanabe S, Hasegawa S. New *Micrococcus* radioresistant red pigment, isolated from *Lama glama* feces, and its use as microbiological indicator of radiosterilization. *Comptes Rendus des Séances de la Société de Biologie et de ses Filiales*, 1973, 167(10): 1506-1510.
- [ 4 ] Ferreira A C, Nobre M F, Rainey F A, Silva M T, Wait R, Burghardt J, Chung A P, da Costa M S. *Deinococcus geothermalis* sp. nov. and *Deinococcus murrayi* sp. nov., two extremely radiation-resistant and slightly thermophilic species from hot springs. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1997, 47(4): 939-947.
- [ 5 ] Lü X, Xing R, Zhou X, Liu Q, Zheng H. Isolation and characterization of a novel radiation-resistant rod-shaped bacterium. *Acta Microbiologica Sinica*, 2003, 43(3): 301-307.
- [ 6 ] Battista J R. DNA repair in *Deinococcus radiodurans*//Nickoloff J A, Hoekstra M F, eds. *DNA Damage and Repair, Volume 1: DNA Repair in Prokaryotes and Lower Eukaryotes*. Totowa: Humana Press, 1998: 287-303.
- [ 7 ] Lin J Y, Qi R, Aston C, Jing J P, Anantharaman T S, Mishra B, White O, Daly M J, Minton K W, Venter J C, Schwartz D C. Whole-genome shotgun optical mapping of *Deinococcus radiodurans*. *Science*, 1999, 285(5433): 1558-1562.
- [ 8 ] Hansen M T. Four proteins synthesized in response to deoxyribonucleic acid damage in *Micrococcus radiodurans*. *Journal of Bacteriology*, 1980, 141(1): 81-86.
- [ 9 ] Moseley B E. Photobiology and radiobiology of *Micrococcus (Deinococcus) radiodurans*. *Photochemistry Photobiology Reviews*, 1983, 7: 223-274.
- [ 10 ] Battista J R, Earl A M, Park M J. Why is *Deinococcus radiodurans* so resistant to ionizing radiation?. *Trends in Microbiology*, 1999, 7(9): 362-365.
- [ 11 ] Mattimore V, Battista J R. Radioresistance of *Deinococcus radiodurans*: functions necessary to survive ionizing radiation are also necessary to survive prolonged desiccation. *Journal of Bacteriology*, 1996, 178(3): 633-637.
- [ 12 ] Tu Z L, Shi M X. Genome DNA damage repairing time of the *Deinococcus radiodurans* after heavy ion beam irradiation. *Journal of Microbiology*, 2006, 26(6): 19-22.
- [ 13 ] Levin-Zaidman S, Englander J, Shimoni E, Sharma A K, Minton K W, Minsky A. Ringlike structure of the *Deinococcus radiodurans* genome: a key to radioresistance? *Science*, 2003, 299(5604): 254-256.
- [ 14 ] Zimmerman J M, Battista J R. A ring-like nucleoid is not necessary for radioresistance in the *Deinococcaceae*. *BMC Microbiology*, 2005, 5(1): 17-17.
- [ 15 ] Baumeister W, Barth M, Hegerl R, Guckenberger R, Hahn M, Saxton W O. Three-dimensional structure of the regular surface layer (HPI layer) of *Deinococcus radiodurans*. *Journal of Molecular Biology*, 1986, 187(2): 241-250.
- [ 16 ] Tian B, Wang H, Ma X Q, Hu Y P, Sun Z T, Shen S C, Wang F, Hua Y J. Proteomic analysis of membrane proteins from a radioresistant and moderate thermophilic bacterium *Deinococcus geothermalis*. *Molecular Biosystems*, 2010, 6(10): 2068-2077.
- [ 17 ] Rajpurohit Y S, Misra H S. Characterization of a DNA damage-inducible membrane protein kinase from *Deinococcus radiodurans* and its role in

- bacterial radioresistance and DNA strand break repair. *Molecular Microbiology*, 2010, 77(6): 1470-1482.
- [18] Carbonneau M A, Melin A M, Perromat A, Clerc M. The action of free radicals on *Deinococcus radiodurans* carotenoids. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 1989, 275(1): 244-251.
- [19] Lemee L, Peuchant E, Clerc M, Brunner M, Pfander H. Deinoxanthin: a new carotenoid isolated from *Deinococcus radiodurans*. *Tetrahedron*, 1997, 53(3): 919-926.
- [20] Saito T, Ohyama Y, Ide H, Ohta S, Yamamoto O. A carotenoid pigment of the radioresistant bacterium *Deinococcus radiodurans*. *Microbios*, 1998, 95(381): 79-90.
- [21] Yang Q, Zhang X L, Zhang L, Dai J, Zhang J X, Jiao B H. Effects of carotenoids on the radioresistance of the extremely radioresistant bacterium *Deinococcus radiodurans*. *Progress in Biochemistry and Biophysics*, 2009, 36(6): 715-721.
- [22] Tian B, Sun Z, Shen S, Wang H, Jiao J, Wang L, Hu Y, Hua Y. Effects of carotenoids from *Deinococcus radiodurans* on protein oxidation. *Letters in Applied Microbiology*, 2009, 49(6): 689-694.
- [23] Tian B, Hua Y J. Carotenoid biosynthesis in extremophilic *Deinococcus-Thermus* bacteria. *Trends in Microbiology*, 2010, 18(11): 512-520.
- [24] Ito H, Iizuka H. Characterization of radiation-resistant species of *Pseudomonas radiora* and patterns of catalase activities. *Agriculture and Biological Chemistry*, 1980, 44(6): 1315-1320.
- [25] Cox M M, Battista J R. *Deinococcus radiodurans*: the consummate survivor. *Nature Reviews Microbiology*, 2005, 3(11): 882-892.
- [26] Chou F I, Tan S T. Manganese (II) induces cell division and increases in superoxide dismutase and catalase activities in an aging deinococcal culture. *Journal of Bacteriology*, 1990, 172(4): 2029-2035.
- [27] Markillie L M, Varnum S M, Hradecky P, Wong K K. Targeted mutagenesis by duplication insertion in the radioresistant bacterium *Deinococcus radiodurans*: radiation sensitivities of catalase (*katA*) and superoxide dismutase (*sodA*) mutants. *Journal of Bacteriology*, 1999, 181(2): 666-669.
- [28] Tian B, Wu Y Y, Sheng D H, Zheng Z G, Gao G J, Hua Y J. Chemiluminescence assay for reactive oxygen species scavenging activities and inhibition on oxidative damage of DNA in *Deinococcus radiodurans*. *Luminescence*, 2004, 19(2): 78-84.
- [29] Misra H S, Khairnar N P, Barik A, Indira Priyadarsini K, Mohan H, Apte S K. Pyrroloquinoline-quinone: a reactive oxygen species scavenger in bacteria. *FEBS Letters*, 2004, 578(1): 26-30.
- [30] Daly M J, Gaidamakova E K, Matrosova V Y, Vasilenko A, Zhai M, Venkateswaran A, Hess M, Omelchenko M V, Kostandarithes H M, Makarova K S, Wackett L P, Fredrickson J K, Ghosal D. Accumulation of Mn(II) in *Deinococcus radiodurans* facilitates gamma-radiation resistance. *Science*, 2004, 306(5698): 1025-1028.
- [31] Chang S H, Shu H Y, Li Z W, Wang Y P, Chen L H, Hua Y J, Qin G Y. Disruption of manganese ions Mn(II) transporter genes DR1709 or DR2523 in extremely radio-resistant bacterium *Deinococcus radiodurans*. *Acta Microbiologica Sinica*, 2009, 49(4): 438-444.
- [32] Shu H Y, Tian B M. Function analysis of two Mn(II) ion transporter genes (DR1709 and DR2523) in *Deinococcus radiodurans*. *African Journal of Biotechnology*, 2010, 9(19): 2742-2747.
- [33] Shi M X, Tu Z L. Research progress on central genes of DNA repair in radiation resistant *Deinococcus radiodurans*. *Acta Laser Biology Sinica*, 2007, 16(3): 374-378.
- [34] Ohba H, Satoh K, Sghaier H, Yanagisawa T, Narumi I. Identification of PprM: a modulator of the PprI-dependent DNA damage response in *Deinococcus radiodurans*. *Extremophiles*, 2009, 13(3): 471-479.
- [35] Gutman P D, Fuchs P, Ouyang L, Minton K W. Identification, sequencing, and target mutagenesis of a DNA polymerase gene required for the extreme radioresistance of *Deinococcus radiodurans*. *Journal of Bacteriology*, 1993, 175: 3581-3590.
- [36] Gutman P D, Fuchs P, Minton K W. Restoration of the DNA damage resistance of *Deinococcus radiodurans* DNA polymerase mutants by *Escherichia coli* DNA polymerase I and Klenow fragment. *Mutation Research*, 1994, 314(1): 87-97.
- [37] Narumi I, Satoh K, Kikuchi M, Funayama T, Kitayama S, Yanagisawa T, Watanabe H, Yamamoto K. Molecular analysis of the *Deinococcus radiodurans* *recA* locus and identification of a mutation site in a DNA repair-deficient mutant, *rec30*. *Mutation Research/DNA Repair*, 1999, 435(3): 233-243.
- [38] Carroll J D, Daly M J, Minton K W. Expression of *recA* in *Deinococcus radiodurans*. *Journal of Bacteriology*, 1996, 178(1): 130-135.
- [39] Schlesinger D J. Role of RecA in DNA damage repair in *Deinococcus radiodurans*. *FEMS Microbiology Letters*, 2007, 274(2): 342-347.
- [40] Repar J, Cvjetan S, Slade D, Radman M, Zahradka D, Zahradka K. RecA protein assures fidelity of DNA repair and genome stability in *Deinococcus radiodurans*. *DNA Repair*, 2010, 9(11): 1151-1161.
- [41] Sheng D H, Li M F, Jiao J D, Sheng X H, Deng W Q, Hua Y J. Repression of *recA* induction by RecX is independent of the RecA protein in *Deinococcus radiodurans*. *Journal of Bacteriology*, 2010, 192(13): 3540-3544.
- [42] Kitayama S, Kohoroku M, Takagi A, Itoh H. Mutation of *D. radiodurans* in a gene homologous to *ruvB* of *E. coli*. *Mutation Research/DNA*

- Rapair, 1997, 385(2): 151-157.
- [43] Narumi I, Satoh K, Kikuchi M, Funayama T, Yanagisawa T, Kobayashi Y, Watanabe H, Yamamoto K. The LexA protein from *Deinococcus radiodurans* is not involved in RecA induction following  $\gamma$  irradiation. *Journal of Bacteriology*, 2001, 183(23): 6951-6956.
- [44] Satoh K, Ohba H, Sghaier H, Narumi I. Down-regulation of radioresistance by LexA2 in *Deinococcus radiodurans*. *Microbiology*, 2006, 152(11): 3217-3226.
- [45] Funayama T, Narumi I, Kikuchi M, Kitayama S, Watanabe H, Yamamoto K. Identification and disruption analysis of the *recN* gene in the extremely radioresistant bacterium *Deinococcus radiodurans*. *Mutation Research/DNA Repair*, 1999, 435(2): 151-161.
- [46] Kitayama S, Narumi I, Kikuchi M, Watanabe H. Mutation in *recR* gene of *Deinococcus radiodurans* and possible involvement of its product in the repair of DNA interstrand cross-links. *Mutation Research/DNA Repair*, 2000, 461(3): 179-187.
- [47] Narumi I, Satou K, Cui S, Funayama T, Kitayama S, Watanabe H. PprA: a novel protein from *Deinococcus radiodurans* that stimulates DNA ligation. *Molecular Microbiology*, 2004, 54(1): 278-285.
- [48] Hua Y, Narumi I, Gao G, Tian B, Satoh K, Kitayama S, Shen B. PprI: a general switch responsible for extreme radioresistance of *Deinococcus radiodurans*. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2003, 306(2): 354-360.
- [49] Murakami M, Narumi I, Satoh K, Furukawa A, Hayata I. Analysis of interaction between DNA and *Deinococcus radiodurans* PprA protein by atomic force microscopy. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Proteins and Proteomics*, 2006, 1764(1): 20-23.
- [50] Chanal A, Chapon V, Benzerara K, Barakat M, Christen R, Achouak W, Barras F, Heulin T. The desert of Tataouine: an extreme environment that hosts a wide diversity of microorganisms and radiotolerant bacteria. *Environmental Microbiology*, 2006, 8(3): 514-525.
- [51] Tanaka M, Earl A M, Howell H A, Park M J, Eisen J A, Peterson S N, Battista J R. Analysis of *Deinococcus radiodurans*'s transcriptional response to ionizing radiation and desiccation reveals novel proteins that contribute to extreme radioresistance. *Genetics*, 2004, 168(1): 21-33.
- [52] Sghaier H, Narumi I, Satou K, Ohba H, Mitomo H. Problems with the current deinococcal hypothesis: an alternative theory. *Theory in Biosciences*, 2007, 126(1): 43-45.
- [53] Qi J L, Han Z H, Yin L P. Nramp gene families and their role. *Acta Microbiologica Sinica*, 2003, 43(2): 293-297.
- [54] Fleming M D, Trenor C C, Su M A, Foerzler D, Beier D R, Dietrich W F, Andrews N C. Microcytic anaemia mice have a mutation in *Nramp2*, a candidate iron transporter gene. *Nature Genetics*, 1997, 16(4): 383-386.
- [55] Super F, Supekova L, Nelson H, Nelson N. A yeast manganese transporter related to the macrophage protein involved in conferring resistance to mycobacteria. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1996, 93(10): 5105-5110.
- [56] Fredrickson J K, Li S M, Gaidamakova E K, Matrosova V Y, Zhai M, Sulloway H M, Scholten J C, Brown M G, Balkwill D L, Daly M J. Protein oxidation: key to bacterial desiccation resistance? *Multidisciplinary Journal of Microbial Ecology*, 2008, 2(4): 393-403.
- [57] Battista J R, Park M J, McLemore A E. Inactivation of two homologues of proteins presumed to be involved in the desiccation tolerance of plants sensitizes *Deinococcus radiodurans* R1 to desiccation. *Cryobiology*, 2001, 43(2): 133-139.
- [58] Greenberger J S. Gene therapy for radiation protection. *Gene Therapy*, 1999, 6(9): 1495-1496.
- [59] Brim H, McFarlan S C, Fredrickson J K, Minton K W, Zhai M, Wackett L P, Daly M J. Engineering *Deinococcus radiodurans* for metal remediation in radioactive waste environments. *Nature Biotechnology*, 2000, 18(1): 85-90.
- [60] Appukuttan D, Rao A S, Apte S K. Engineering of *Deinococcus radiodurans* R1 for bioprecipitation of uranium from dilute nuclear waste. *Applied and Environmental Microbiology*, 2006, 72(12): 7873-7878.
- [61] Satoh K, Tu Z L, Ohba Z, Narumi I. Development of versatile shuttle vectors for *Deinococcus grandis*. *Plasmid*, 2009, 62(1): 1-9.

#### 参考文献:

- [5] 吕星, 邢瑞云, 周绪斌, 刘琼明, 郑晖. 一种短杆状耐辐射菌的分离与鉴定. *微生物学报*, 2003, 43(3): 301-307.
- [12] 屠振力, 施美星. 重离子射线照射后抗辐射菌基因组 DNA 的损伤修复. *微生物学杂志*, 2006, 26(6): 19-22.
- [21] 杨桥, 张晓玲, 张磊, 代俊, 张俊祥, 焦炳华. 类胡萝卜素在耐辐射奇球菌辐射抗性中的作用. *生物化学与生物物理进展*, 2009, 36(6): 715-721.
- [33] 施美星, 屠振力. 抗辐射菌中 DNA 损伤修复主要基因群的研究进展. *激光生物学报*, 2007, 16(3): 374-378.
- [31] 常胜合, 舒海燕, 李宗伟, 王雁萍, 陈林海, 华跃进, 秦广雍. 耐辐射球菌基因 DR1709 与 DR2523 的突变分析. *微生物学报*, 2009, 49(4): 438-444.
- [53] 戚金亮, 韩振海, 印莉萍. Nramp 基因家族及其功能. *微生物学报*, 2003, 43(2): 293-297.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 32, No. 4 February, 2012 (Semimonthly)  
CONTENTS

The influence of a reclamation project on the macrobenthos of an East Nanhui tidal flat ..... MA Changan, XU Linlin, TIAN Wei, et al (1007)

Ecological health assessment of groundwater in the lower Liaohe River Plain using an ArcView-WOE technique ..... SUN Caizhi, YANG Lei (1016)

Nitrogen flows in intensive "crop-livestock" production systems typically for the peri-urban area of Beijing ..... HOU Yong, GAO Zhiling, MA Wenqi, et al (1028)

The simulation of leaf net photosynthetic rates in different radiation in apple canopy ..... GAO Zhaoquan, FENG Shezhang, ZHANG Xianchuan, et al (1037)

Phenological variation of typical vegetation types in northern Tibet and its response to climate changes ..... SONG Chunqiao, YOU Songcai, KE Linghong, et al (1045)

Soil moisture and temperature characteristics of forest-grassland ecotone in middle Qilian Mountains and the responses to meteorological factors ..... TANG Zhenxing, HE Zhibin, LIU Hu (1056)

Eco-hydrological effects of Qinghai spruce (*Picea crassifolia*) canopy and its influence factors in the Qilian Mountains ..... TIAN Fengxia, ZHAO Chuanyan, FENG Zhaodong, et al (1066)

Response of tree-ring width of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* to climate change in Hulunbuir sand land, China ..... SHANG Jianxun, SHI Zhongjie, GAO Jixi, et al (1077)

Analysis of a dust case using lidar in Shanghai ..... MA Jinghui, GU Songqiang, CHEN Min, et al (1085)

Relating the distribution of zooplankton abundance in the coastal waters of central Fujian Province to the seasonal variation of water masses ..... TIAN Fengge, XU Zhaoli (1097)

Phenotypic traits of both larvae and juvenile *Crasstrea hongkongensis* and *C. gigas* ..... ZHANG Yuehuan, WANG Zhaoping, YAN Xiwu, et al (1105)

Inter-specific competition between *Prorocentrum donghaiense* and *Skeletonema costatum* ..... LI Hui, WANG Jiangtao (1115)

Effects of initial biomass ratio on the interspecific competition outcome between three marine microalgae species ..... WEI Jie, ZHAO Wen, YANG Weidong, et al (1124)

On the ecological amplitude of nitrate of *Alexandrium tamarense* at different initial phosphate concentrations in laboratory cultures ..... WEN Shiyong, SONG Lili, LONG Hua, et al (1133)

Time lag effects and rainfall redistribution traits of the canopy of natural secondary *Pinus tabulaeformis* on precipitation in the Qinling Mountains, China ..... CHEN Shujun, CHEN Cungen, ZOU Bocai, et al (1142)

The vertical distribution of vegetation patterns and its relationship with environment factors at the northern slope of Ili River Valley: a bimodal distribution pattern ..... TIAN Zhongping, ZHUANG Li, LI Jianguo (1151)

Comparative analysis of water related parameters and photosynthetic characteristics in the endangered plant *Tetraena mongolica* Maxim. and the closely related *Zygophyllum xanthoxylon* (Bunge) Maxim. .... SHI Songli, WANG Yingchun, ZHOU Hongbing, et al (1163)

Antioxidant properties of four native grasses in Loess Plateau under drought stress ..... SHAN Changjuan, HAN Ruilian, LIANG Zongsuo (1174)

The effects of the addition of *Ceratobasidium stevensii* B6 and its growth on the soil microflora at a continuously cropped water-melon (*Citrullus lanatus*) site in China ..... XIAO Yi, WANG Xingxiang, WANG Hongwei, et al (1185)

Suitable habitat for the *Achnatherum splendens* community in typical steppe region of Inner Mongolia ..... ZHANG Yifei, WANG Wei, LIANG Cunzhu, et al (1193)

Spatio-temporal variability of soil salinity and its relationship with the depth to groundwater in salinization irrigation district ..... GUAN Xiaoyan, WANG Shaoli, GAO Zhanyi, et al (1202)

Spatial heterogeneity of soil saturated hydraulic conductivity on a slope of the wind-water erosion crisscross region on the Loess Plateau ..... LIU Chunli, HU Wei, JIA Hongfu, et al (1211)

Spatial and temporal variations of total nitrogen density in agricultural soils of the Songnen Plain Maize Belt ..... ZHANG Chunhua, WANG Zongming, JU Weimin, et al (1220)

The evaluation system of strength of winteriness in wheat ..... WANG Peng, ZHANG Chunqing, CHEN Huabang, et al (1230)

A comparison of summer habitats selected by sympatric *Apodemus chevrieri* and *Apodemus draco* in Tiangjiahe Nature Reserve, China ..... LI Yunxi, ZHANG Zejun, SUN Yiran, et al (1241)

Life tables for experimental populations of *Frankliniella occidentalis* on 6 vegetable host plants ..... CAO Yu, ZHI Junrui, KONG Yixian (1249)

Effect of diet switch on turnover rates of tissue nitrogen stable isotopes in fish based on the enrichment-dilution approach ..... ZENG Qingfei, GU Xiaohong, MAO Zhigang, et al (1257)

Recognition of important ecological nodes based on ecological networks analysis: A case study of urban district of Nanjing ..... XU Wenwen, SUN Xiang, ZHU Xiaodong, et al (1264)

Seasonal characteristics of CO<sub>2</sub> fluxes above urban green space in the Pearl River Delta, China ..... SUN Chunjian, WANG Chunlin, SHEN Shuanghe, et al (1273)

Simulation and evaluation of groundwater seepage in contaminated sites: case study of TuoCheng County ..... WU Yizhong, ZHU Qinyuan, LIU Ning, LU Genfa, DAI Mingzhoet al (1283)

**Review and Monograph**

Recent advances in wetland degradation research ..... HAN Dayong, YANG Yongxing, YANG Yang, LI Ke (1293)

A review concerning nitrogen accumulation and leaching in agro-ecosystems of oasis ..... YANG Rong, SU Yongzhong, WANG Xuefeng (1308)

**Discussion**

The diversity of the radio-resistant bacteria *Deinococcus radiodurans* ..... TU Zhenli, FANG Lijing, WANG Jiagang (1318)

Effect of pruning measure on physiology character and soil waters of *Caragana korshinskii* ..... YANG Yongsheng, BU Chongfeng, GAO Guoxiong (1327)

**Scientific Note**

Characteristics of rainfall interception for four typical shrubs in Qilian Mountain ..... LIU Zhangwen, CHEN Rensheng, SONG Yaoxuan, et al (1337)

Dormancy break approaches and property of dormant seeds of wild *Cryptotaenia japonica* ..... YU Mei, ZHOU Shoubiao, WU Xiaoyan, et al (1347)

# 《生态学报》2012 年征订启事

《生态学报》是中国生态学学会主办的自然科学高级学术期刊,创刊于 1981 年。主要报道生态学研究原始创新性科研成果,特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评介和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,280 页,国内定价 70 元/册,全年定价 1680 元。

国内邮发代号:82-7 国外邮发代号:M670 标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

编辑部主任 孔红梅 执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 32 卷 第 4 期 (2012 年 2 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 32 No. 4 2012

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add: 18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel: (010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief	FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add: 18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100071	Published by	Science Press Add: 16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100071 电话:(010)64034563 E-mail: journal@espg.net	Distributed by	Science Press Add: 16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel: (010)64034563 E-mail: journal@espg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add: P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933  
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元