

DOI:10.3969/j.issn.1003-5060.2026.02.010

# 拟南芥 *MED18* 启动子的克隆及其遗传转化分析

陈逸凡, 樊婷婷, 宋慧, 张景, 叶敏

(合肥工业大学 食品与生物工程学院, 安徽 合肥 230601)

**摘要:**近年来,由碱性碳酸盐土壤诱发植物缺铁黄化的现象十分普遍,其严重制约着该类土壤上的作物生产力。*MED18* 是植物中介体复合物的一个多功能亚基,参与调控植物生长发育和抗逆境胁迫等多种复杂的生理过程。文章以拟南芥为研究材料,利用聚合酶链式反应(polymerase chain reaction,PCR)扩增 *MED18* 基因启动子片段,通过同源重组方法成功构建出 *ProMED18:GUS* 融合表达载体;采用浸花法将 *ProMED18:GUS* 载体转入拟南芥植株中,并通过分子鉴定筛选出 *ProMED18:GUS* 转基因植株。研究结果为探究缺铁胁迫下 *MED18* 基因的功能提供了重要的参考依据。

**关键词:**拟南芥; *MED18* 基因; 转基因植株; 缺铁胁迫

**中图分类号:**Q943.2 **文献标志码:**A **文章编号:**1003-5060(2026)02-0209-06

## Cloning of *Arabidopsis MED18* promoter and analysis of its genetic transformation

CHEN Yifan, FAN Tingting, SONG Hui, ZHANG Jing, YE Min

(School of Food and Biological Engineering, Hefei University of Technology, Hefei 230601, China)

**Abstract:** In recent years, the phenomenon of plant iron deficiency and yellowing induced by alkaline carbonate soil has become increasingly prevalent, which seriously restricts crop productivity in this type of soil. Mediator18 (*MED18*) is a multifunctional subunit of plant mediator complexes, involved in regulating various complex physiological processes such as plant growth and development and resistance to stress. This paper used *Arabidopsis thaliana* as the research material, amplified the *MED18* gene promoter fragment using polymerase chain reaction (PCR), and successfully constructed the *ProMED18:GUS* fusion expression vector through homologous recombination method. The *ProMED18:GUS* vector was transferred into *Arabidopsis thaliana* plants using the floral dip method, and the *ProMED18:GUS* transgenic plants were screened through molecular identification, providing important reference for exploring the function of the *MED18* gene under iron deficiency stress.

**Key words:** *Arabidopsis thaliana*; *MED18* gene; transgenic plants; iron deficiency stress

## 0 引言

随着人类社会的高速发展,植物生长环境受到不同程度的影响,使得农作物的产量和品质受到极大制约<sup>[1]</sup>。近年来,研究发现缺铁胁迫是影响植物生长和发育的重要原因之一,因此针对植

物缺铁胁迫的抗逆研究至关重要。

土壤养分中金属铁离子的获取对植物的生存至关重要。铁作为植物生长发育所必需的矿质营养元素,在植物体的光合作用、呼吸作用、氮的固定、蛋白质和核酸的合成等诸多生理代谢过程的电子传递链或酶促反应中发挥着极为重要的作

收稿日期:2023-11-23;修回日期:2023-12-05

基金项目:国家自然科学基金资助项目(31872803);中央高校基本科研业务专项资金资助项目(JZ2023HGQB0167)

作者简介:陈逸凡(1997—),男,安徽合肥人,合肥工业大学硕士生;

樊婷婷(1984—),女,内蒙古包头人,博士,合肥工业大学副教授,硕士生导师,通信作者,E-mail: fantting@hfut.edu.cn.

用<sup>[2-5]</sup>。虽然铁在土壤中的丰度很高,但大多以生物有效性低的氧化态形式存在,特别是在石灰性土壤中,高 pH 值和高重碳酸盐含量严重降低了土壤中铁的有效利用率,而土壤中铁的利用率降低不仅会使农作物产量和品质下降,同时也会导致人类获取铁主要来源的植食性食物中铁含量的降低,从而使人类患缺铁性疾病的概率增加进而影响人类的健康<sup>[6-7]</sup>。因此如何提高作物对缺铁胁迫的耐受和对铁的吸收,已经成为农业生产进一步研究的重点,也是当前生命科学研究的热点。

研究表明,当遭受外界缺铁胁迫时,植物主要采取以下 2 种策略吸收土壤中的铁:① 单子叶禾本科植物对于铁的吸收主要依赖于高效的螯合机制<sup>[8]</sup>;② 非禾本科植物在缺铁的情况下首先会向根系分泌有机小分子以活化根系铁,然后再分别在  $Fe^{3+}$  还原系统和  $Fe^{2+}$  转运作用下促进根系对铁的吸收<sup>[9]</sup>。近年来,已有一些参与调控植物铁转运和吸收的基因被发现,如 *MED25*、*PYE*、*MYB10*、*MYB72*、*bHLH104*、*bHLH121*、*FIT*、*IRT1*、*FRO2*、*bHLH34* 等<sup>[10]</sup>。

有研究报道,拟南芥 *MED18* 基因为转录中介体亚基蛋白,可以通过与不同转录因子相互作用,从而参与调控植物生长发育、免疫和抗逆境胁迫等不同的生理过程<sup>[11]</sup>。本文通过构建拟南芥 *ProMED18:GUS* 植株来研究 *MED18* 基因在缺铁胁迫下的表达模式及其对缺铁胁迫的响应,为后续研究植物缺铁胁迫的作用机制提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

#### 1.1.1 植物材料

本研究所采用的野生型植物材料均为模式植物拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 中的哥伦比亚生态型 (Columbia, Col), 购于美国拟南芥种质资源中心,并在本实验室进行繁殖育种。

#### 1.1.2 载体与菌株

本实验所选的植物表达载体为 pART27-GUS;所使用的菌株为大肠杆菌 DH5 $\alpha$ 、农杆菌 GV3101。

#### 1.1.3 主要试剂

本实验所用试剂有:限制性内切酶 *Kpn* I (NEB) 和 *Hind* III (NEB); Prime STAR HS DNA Polymerase (TaKaRa); Taq PCR Master Mix (Sangon Biotech); 异丙醇、无水乙醇、十二烷

基硫酸钠 (sodium dodecyl sulfate, SDS)、Tris-HCl、氯仿等。

### 1.2 实验方法

#### 1.2.1 拟南芥的种植与 DNA 的粗提取

黑土经过高温、高压灭菌后,将蛭石、黑土、珍珠岩按照 9 : 3 : 1 的比例拌匀并调制为种植用土;用花盆盛装土壤,将花盆置于装满营养液的托盘中,利用水对土壤的毛细管效应将土壤浸湿;将种子用牙签轻轻点播至土壤表面,在花盆上覆盖一层保鲜膜以提供一种保温、保湿的生长环境以利于种子萌发;将其放置植物恒温培养室,培养条件为 25  $^{\circ}C$ ,每天光照 16 h;在种子萌发后及时揭去保鲜膜,并及时浇水以保证植株生长发育所需要的水分。约 4 周后取植株叶片并提取其 DNA,首先用液态氮快速冻结并研磨植物叶片至粉末状,快速移入 1.5 mL 的新 EP 管,加入 800  $\mu$ L 的 DNA 提取缓冲液并充分混匀,于离心机中以 12 000 r/min 的转速离心 10 min;离心结束后小心地将细胞上清液 200  $\mu$ L 转移至新的 EP 管,再加入 200  $\mu$ L 异丙醇溶液并混匀,以 12 000 r/min 的转速离心 10 min 后弃去所有细胞上清液,加入 800  $\mu$ L 的 80% 乙醇溶液并混匀,以 12 000 r/min 的转速离心 5 min 后弃去所有细胞上清液;将 EP 管置于室温放置大约 25 min,以尽快消除酒精;再加入 40  $\mu$ L 的双蒸水并迅速溶解,即植物 DNA 提取完成,将提取的 DNA 置于 -20  $^{\circ}C$  冰箱保存备用。

#### 1.2.2 PCR 扩增目的片段

在 TAIR 网站上查询到 *MED18* 基因的启动子序列,用 Primer premier 软件设计目的片段引物。

上游引物序列为:

ACGCGTTGGGAGCTCGGTACCTGGAGAAA  
ACATGCCATGCA;

下游引物序列为:

CCTCAGATCTACCATAAGCTTTGAGCTAT  
CACAAAATCTCTCAATTTAA。

该引物由生工生物工程(上海)股份有限公司合成,酶切位点为 *Kpn* I / *Hind* III;以提取的野生型拟南芥 DNA 为模板,使用高保真酶 Prime-STAR MAX premix 进行聚合酶链式反应 (polymerase chain reaction, PCR) 克隆目的片段,反应体系为 50  $\mu$ L。反应程序条件设置为:98  $^{\circ}C$  预热 10 min;98  $^{\circ}C$  变性 30 s、56  $^{\circ}C$  退火 2 min、72  $^{\circ}C$  延伸 10 min,37 个反应循环。将 PCR 产物进行琼

脂糖凝胶电泳观察其扩增是否成功,产物分子量大小是否正确。进行琼脂糖凝胶回收纯化得到目的基因片段,并与酶切后的 *GUS* 质粒进行同源重组得到 *ProMED18:GUS* 连接产物。

### 1.2.3 大肠杆菌的转化

于  $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$  冰箱中取出已制作并保存好的大肠杆菌感受态细胞,取  $5\text{ }\mu\text{L}$  连接产物加入感受态细胞内,迅速置于冰上孵育  $30\text{ min}$  后,转移至  $42\text{ }^{\circ}\text{C}$  的热浴锅中热激  $50\text{ s}$ ,再迅速置于冰上  $5\text{ min}$ ;加入  $700\text{ }\mu\text{L}$  的无抗性 LB 液体培养基,以  $37\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $200\text{ r/min}$  的条件振荡培养  $1\text{ h}$  后,将培养浑浊的大肠杆菌菌液均匀地涂布于含壮观霉素的固体 LB 培养基上,并将培养基放入  $37\text{ }^{\circ}\text{C}$  的恒温培养箱中倒置培养  $24\text{ h}$ ,之后挑菌进行 PCR 鉴定,对鉴定出的阳性表达菌株送测序后进行序列比对,序列比对正确的菌株即为构建成功的载体菌株。

### 1.2.4 电激法转化农杆菌

于  $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$  冰箱中取出制作好的农杆菌感受态细胞后,将 *ProMED18:GUS* 重组质粒和农杆菌感受态细胞加入电激杯后进行电转,电转仪条件设置为电压  $1\text{ }800\text{ V}$ 、电脉冲  $25\text{ }\mu\text{F}$ ,启动电转仪。电激完毕后,将菌液从电激杯内转移至含有  $700\text{ }\mu\text{L}$  无抗性液体 LB 培养基的 EP 管内,在  $28\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $200\text{ r/min}$  的摇床中振荡培养  $24\text{ h}$  后,将培养浑浊的农杆菌菌液均匀地涂布于含壮观霉素和庆大霉素的固体 LB 培养基上,并将培养基放入  $28\text{ }^{\circ}\text{C}$  的恒温培养箱中,倒置培养  $72\text{ h}$  后进行挑菌,所挑菌株进行 PCR 鉴定,确定其为阳性菌落后,用  $50\%$  的甘油溶液进行保菌,并置于  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$  冰箱储存备用。

### 1.2.5 浸花法侵染拟南芥

侵染缓冲液的配制:称取蔗糖  $6\text{ g}$ 、 $1/2\text{MS}$  培养基粉末  $0.218\text{ g}$ 、MES 粉末  $0.05\text{ g}$ ,用  $100\text{ mL}$  的双蒸水溶解。将鉴定保存的阳性农杆菌菌种加入  $10\text{ mL}$  含有庆大霉素和壮观霉素的液体 LB 培养基中,并以  $28\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $200\text{ r/min}$  的转速振荡培养至菌液的  $\text{OD}_{600}$  为  $0.5\sim 0.8$ ,以  $5\text{ }000\text{ r/min}$  转速离心  $10\text{ min}$ ,去上清。用  $5\text{ mL}$  的侵染缓冲液重悬菌体沉淀,并以  $5\text{ }000\text{ r/min}$  转速离心  $10\text{ min}$  后,弃上清,以侵染缓冲液重悬菌体,稀释至  $\text{OD}_{600}$  为  $0.5\sim 0.8$ ,在侵染时再加入最终体积分数为  $0.02\%$  的 SilwetL-77。

剪去拟南芥已完成授粉的花和果荚,将花序完全浸入侵染菌液中浸泡  $30\text{ s}$ ,用保鲜膜包住花

序,将植株黑暗处理  $24\text{ h}$  后揭去保鲜膜并置于恒温光照培养室中培养。 $1$  周后进行第  $2$  次侵染,即可收获转基因材料的种子。

### 1.2.6 阳性转基因拟南芥株系的筛选与鉴定

将新采收的种子置于  $37\text{ }^{\circ}\text{C}$  恒温培养箱干燥  $1$  周后,放入  $4\text{ }^{\circ}\text{C}$  冰箱中春化  $4\text{ d}$ ,取春化后的部分种子于无菌超净台内用  $0.1\%$  的氯化汞溶液冲洗种子  $1$  次,再用超纯水冲洗种子  $3$  遍后,将冲洗的种子均匀地播撒于含有卡纳霉素的  $1/2\text{MS}$  固体培养基上,春化  $3\text{ d}$  后,置于光照培养箱中培育  $3$  周后选择叶片较嫩绿、植物根系较长的植物移栽至土培盆中。

在植物生长  $4$  周后剪取嫩叶并进行 DNA 提取鉴定,并将鉴定为阳性的植物进行单株收种。将子代种子点播于含有卡纳霉素的  $1/2\text{MS}$  固体培养基上,并继续进行抗性分离筛选实验,以筛选出纯合的阳性转基因植物。

### 1.2.7 GUS 染色

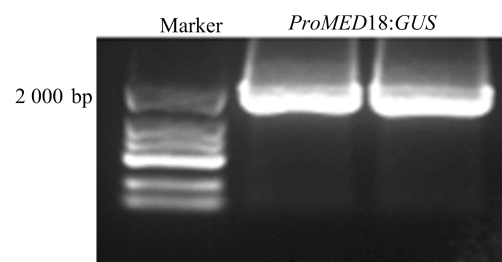
将筛选后所获得的纯合体转基因 *ProMED18:GUS* 的种子点播于 MS 培养基中,春化  $3\text{ d}$  后,置于植物培养室中培育  $7\text{ d}$ ;然后移取  $1/2$  的幼苗置于缺铁 MS 培养基中培养  $3\text{ d}$ ,将全部苗取出并浸入在 GUS 染色液中,再用  $75\%$  的酒精溶液进行脱色;最后观察 GUS 的染色结果。

## 2 结果与分析

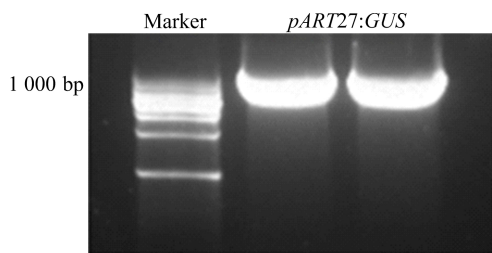
### 2.1 *ProMED18:GUS* 载体的构建

#### 2.1.1 扩增 *MED18* 基因启动子片段

以野生型拟南芥 DNA 为模板,利用 PCR 扩增 *MED18* 基因启动子片段,结果如图 1a 所示。从图 1a 可以看出,扩增片段大小为  $2\text{ }000\text{ bp}$ ,其结果与预期的启动子序列大小一致。随后对 *pART27:GUS* 载体的大肠杆菌进行质粒小提,并使用限制性内切酶 *Kpn* I/*Hind* III 对提取的质粒进行双酶切后胶回收,酶切结果如图 1b 所示。



(a) 目的片段



(b) 双酶切质粒

图 1 目的片段和双酶切后的质粒电泳图

### 2.1.2 重组质粒转化大肠杆菌

用 ClonExpress II One Step Cloning Kit 中的重组酶将纯化后的 DNA 片段与酶切的 GUS 载体进行连接,再利用热激法将连接产物转化至大肠杆菌感受态细胞中,并将大肠杆菌液涂布于含有壮观霉素抗性的 LB 培养皿中,24 h 后挑取单克隆菌株于含有壮观霉素抗性的液体 LB 培养基中进行震荡培育。利用载体引物进行 PCR 鉴定,结果如图 2 所示,选择鉴定正确的阳性菌落送测序。图 2 中,泳道 1~泳道 10 表示大肠杆菌菌落。

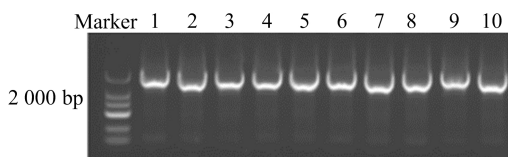


图 2 大肠杆菌阳性克隆鉴定结果

### 2.2 *ProMED18:GUS* 重组载体转化及侵染

将测序正确的 *ProMED18:GUS* 大肠杆菌进行质粒小提后,将 *ProMED18:GUS* 重组质粒用电激法转化至 GV3101 农杆菌内,将转化后的农杆菌液涂布在含庆大霉素和壮观霉素的固体 LB 培养基上,培养 72 h 后对其挑菌并进行 PCR 鉴定,结果如图 3 所示。图 3 中,泳道 1~泳道 10 表示农杆菌菌落。随后选择 PCR 扩增片段大小正确的阳性农杆菌菌株侵染野生型拟南芥。

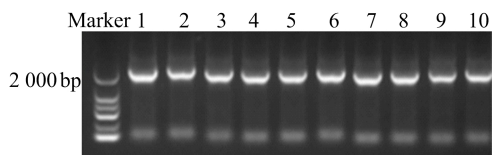


图 3 农杆菌阳性克隆鉴定结果

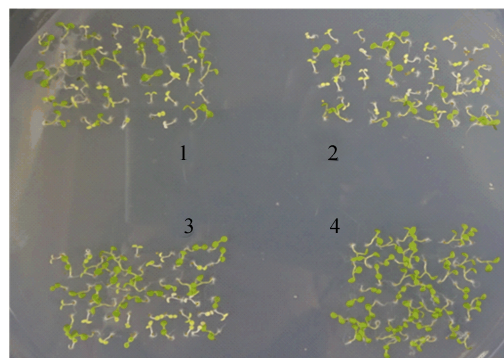
### 2.3 *ProMED18:GUS* 转基因植株的筛选鉴定

将侵染后收到的种子置于 37 °C 培养箱中 1 周,再放于 4 °C 冰箱中春化 4 d 后,将种子均匀

播撒在含有 50 mg/L 卡那霉素抗性的 1/2MS 培养基上并春化 3 d 后,置于光照培养箱中培养 3 周,结果如图 4a 所示。

挑取在筛选板上长势强健、根长叶绿的植株(图 4a 中红色箭头所指),将其移栽到土培盆中,待植物生长 4 周后,采集叶片并进行 DNA 提取及 PCR 鉴定,收集鉴定正确的阳性植株种子。将收集的种子播撒于含有 50 mg/L 卡那霉素抗性的 1/2MS 培养基上进行二次筛选,随后移栽长势强健、根长叶绿的植株,待植物生长 4 周后,采集叶片并进行 DNA 提取及 PCR 鉴定,将鉴定正确的阳性植株进行单株收种。

将收集的种子进行烘干春化及抗性(卡那霉素)分离处理,结果如图 4b 所示,可以看出,在第 2 代阳性植株中除 4 号外,1、2、3 号均存在不能正常生长的植物幼苗,因此,4 号阳性植株可以初步确定为 *ProMED18:GUS* 纯合体转基因植株。

(a) *ProMED18:GUS* 阳性植株(b) *ProMED18:GUS* 阳性植株纯合体图 4 *ProMED18:GUS* 转基因植株的筛选鉴定

### 2.4 缺铁胁迫诱导下 *MED18* 基因的表达模式

为探究 *MED18* 基因是否对植物缺铁胁迫有响应,将筛选得到的 *ProMED18:GUS* 纯合体转基因植株点种于 MS 培养基上培养 7 d 后,将一半的幼苗移植到缺铁 MS 培养基上培养 3 d 后,分别将 MS 培养基(正常组)与缺铁 MS 培养基处

理的 *ProMED18:GUS* 幼苗进行 GUS 染色,结果如图 5 所示。通过观察植物幼苗叶,发现缺铁胁迫下的植物叶的染色程度显著高于正常处理组,说明缺铁胁迫处理的 GUS 活性明显高于正常处理组,同时也进一步说明该基因在缺铁胁迫下表达量出现上调。结果表明 *MED18* 基因可能响应植物缺铁胁迫,为探究 *MED18* 基因参与植物缺铁胁迫提供了有力的科学依据。

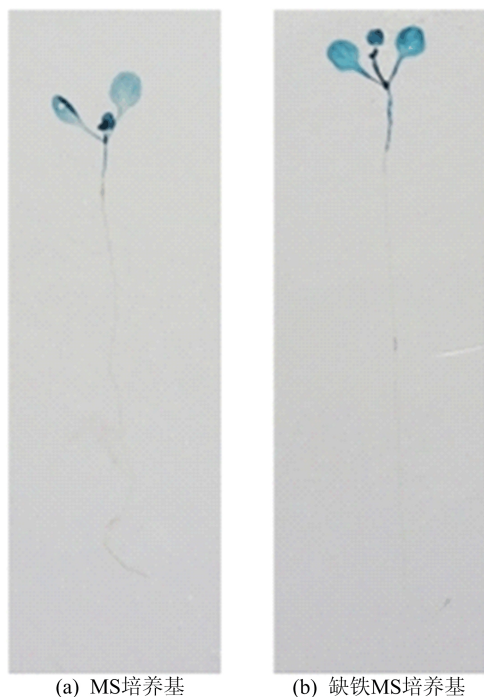


图 5 *ProMED18:GUS* 转基因植株 GUS 染色

### 3 讨 论

研究报道,铁元素是地壳中四大元素之一,其总质量分数已占到 1%~5%,部分地区土壤中微量元素质量分数已超过 5%。虽然土壤中含有大量的铁元素,但由于受到土壤 pH 值和氧化还原电位的影响,导致土壤的酸碱度和含氧量等产生差异,进而使土壤中微量元素的存在形式发生相应的变化<sup>[12]</sup>。在 pH 值偏低、还原性较强的酸性土壤中,铁元素主要以供植物直接吸收利用的  $Fe^{2+}$  形式存在;在 pH 值偏高、还原性低的石灰性土壤 (pH 值为 7.4~8.5) 中,铁元素一般以不溶的氧化铁和不溶的氢氧化铁形式存在,植物在生长发育过程中无法摄取和利用,这也是造成植物缺铁问题的主要原因之一<sup>[13]</sup>。植物缺铁不仅会影响植物的生长发育,还会间接导致人类无法摄取足够的铁元素,影响正常生理活动的完成,进而引起

抵抗力下降、缺铁性贫血发病率增加等问题。因此,如何有效提高植物对铁の利用效率及增强植物对缺铁胁迫的耐受性具有重要意义。

*MED* 是真核生物中高度保守的一类重要的多亚基转录共激活因子<sup>[14]</sup>,其主要功能是在转录过程中起着连接转录因子 (TFs) 和 RNA 聚合酶 II (RNA polymerase II) 的桥梁作用,该类中介因子参与调控植物发育和抗性过程中重要基因的表达。研究发现, *MED14* 参与细胞的增殖<sup>[15]</sup>, *MED8* 参与调控植物的开花途径<sup>[16]</sup>, *MED25* 在乙烯信号途径中作为正调控因子调节植物缺铁反应<sup>[17]</sup>。缺铁胁迫下 *MED25* 突变体相比野生型表现出敏感的遗传表型,说明 *MED25* 是植物缺铁反应的正调节剂。

*MED18* 作为中介体的一个亚基,可以通过与特定转录因子相互作用调控下游靶基因的转录,进而影响植物多种复杂的生理过程。本研究构建了 *ProMED18:GUS* 转基因植株,通过 GUS 染色实验发现,缺铁胁迫下 *MED18* 基因能够被显著诱导表达,说明该基因参与植物缺铁反应的调控,并且可能作为正调节因子应答植物缺铁胁迫。该研究可为后期探究 *MED18* 基因对植物缺铁胁迫响应的作用机制提供重要的参考依据。

### [参 考 文 献]

- [1] TORABIAN S, ABRIZ F S, ALAAE T. Hydrochar mitigates salt toxicity and oxidative stress in maize plants[J]. Archives of Agronomy and Soil Science, 2020, 67 (8): 1104-1118.
- [2] HINDT N M, GUERINOT L M. Getting a sense for signals; regulation of the plant iron deficiency response[J]. Biochimica et Biophysica Acta-Molecular Cell Research, 2012, 1823(9):1521-1530.
- [3] THOMINE S, VERT G. Iron transport in plants: better be safe than sorry[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2013, 16(3):322-327.
- [4] JEONG J, MERKOVICH A, CLYNE M, et al. Directing iron transport in dicots; regulation of iron acquisition and translocation[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2017, 39:106-113.
- [5] HURRELL R, EGLI L. Iron bioavailability and dietary reference values [J]. American Journal of Clinical Nutrition, 2010, 91(5):1461S-1467S.
- [6] BEARD J L, DAWSON H, PINERO D J. Iron metabolism; a comprehensive review [J]. Nutrition Reviews, 1996, 54(10):295-317.

(下转第 219 页)

- [6] LI Q M, YANG X R, ZHA X Q, et al. Protective effects of three flavonoids from *Dendrobium huoshanense* flowers on alcohol-induced hepatocyte injury via activating Nrf2 and inhibiting NF- $\kappa$ B pathways[J]. *Chemistry & Biodiversity*, 2022, 19(8):e202200471.
- [7] WANG H Y, LI Q M, YU N J, et al. *Dendrobium huoshanense* polysaccharide regulates hepatic glucose homeostasis and pancreatic  $\beta$ -cell function in type 2 diabetic mice[J]. *Carbohydrate Polymers*, 2019, 211:39-48.
- [8] LI Q M, JIANG H, ZHA X Q, et al. Anti-inflammatory bibenzyls from the stems of *Dendrobium huoshanense* via bioassay guided isolation[J]. *Natural Product Research*, 2018, 34(4):1-4.
- [9] 苏双巧, 江慧, 李强明, 等. 霍山石斛茎化学成分及其抗炎活性研究[J]. *中国中药杂志*, 2020, 45(14):3452-3458.
- [10] SOARES C L R, WILAIRATANA P, SILVA L R, et al. Biochemical aspects of the inflammatory process: A narrative review[J]. *Biomedicine & Pharmacotherapy*, 2023, 168:115764.
- [11] DING Y, CHEN Q. The NF- $\kappa$ B pathway: a focus on inflammatory responses in spinal cord injury[J]. *Molecular Neurobiology*, 2023, 60(9):5292-5308.
- [12] CHU C, LI T, PEDERSEN H A, et al. Antidiabetic constituents of *Dendrobium officinale* as determined by high-resolution profiling of radical scavenging and  $\alpha$ -glucosidase and  $\alpha$ -amylase inhibition combined with HPLC-PDA-HRMS-SPE-NMR analysis[J]. *Phytochemistry Letters*, 2019, 31:47-52.
- [13] TANG C, CHEN Y, HUANG J, et al. The roles of inflammatory mediators and immunocytes in tendinopathy[J]. *National Library of Medicine*, 2018, 14:23-33.
- [14] ZHU X, HUANG B, ZHAO F, et al. p38-mediated FOXN3 phosphorylation modulates lung inflammation and injury through the NF- $\kappa$ B signaling pathway[J]. *Nucleic Acids Research*, 2023, 51(5):2195-2214.
- [15] GUO C, YANG L, WAN C X, et al. Anti-neuroinflammatory effect of Sophoraflavanone G from *Sophora alopecuroides* in LPS-activated BV2 microglia by MAPK, JAK/STAT and Nrf2/HO-1 signaling pathways[J]. *Phytomedicine*, 2016, 23(13):1629-1637.
- [16] CHEN W, ZHANG Y, WANG Z, et al. Dapagliflozin alleviates myocardial ischemia/reperfusion injury by reducing ferroptosis via MAPK signaling inhibition[J]. *Frontiers in Pharmacology*, 2023, 14:1078205.
- [17] 韩婷婷, 史家欣, 李小民. Akt 下游蛋白调控炎症介质表达机制的研究进展[J]. *南京医科大学学报(自然科学版)*, 2018, 38(6):853-857.
- [18] 徐佳雯, 沈佳红, 温雨欣, 等. 组胺 H<sub>1</sub> 受体激动剂通过 Akt/NF- $\kappa$ B 通路抑制脂多糖诱导的星形胶质细胞炎症反应[J]. *中国药理学通报*, 2024, 40(2):317-323.
- [19] HE Y, SUN M M, ZHANG G G, et al. Targeting PI3K/Akt signal transduction for cancer therapy [J]. *Signal Transduction and Targeted Therapy*, 2021, 6(1):425.

(责任编辑 闫杏丽)

## (上接第 213 页)

- [7] ZHAO M C, LIN Y J, CHEN H. Improving nutritional quality of rice for human health[J]. *Theoretical and Applied Genetics Theoretische und Angewandte Genetik*, 2020, 133(5):1397-1413.
- [8] CURIE C, PANAVIENE Z, LOULERGUE C, et al. Maize yellow stripe1 encodes a membrane protein directly involved in Fe(III) uptake[J]. *Nature*, 2001, 409(6818):346-349.
- [9] SANTI S, SCHMIDT W. Dissecting iron deficiency-induced proton extrusion in *Arabidopsis* roots[J]. *New Phytol*, 2009, 183(4):1072-1084.
- [10] GAO F, DUBOS C. Transcriptional integration of plant responses to iron availability[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(6):2056-2070.
- [11] LIAO C J, LAI Z, LEE S, et al. *Arabidopsis* HOOKLESS1 regulates responses to pathogens and abscisic acid through interaction with MED18 and acetylation of WRKY33 and ABI5 chromatin[J]. *Plant Cell*, 2016, 28(7):1662-1681.
- [12] ANBAR A D. Oceans elements and evolution[J]. *Science*, 2008, 322(5907):1481-1483.
- [13] BRUMBAROVA T, BAUER P, IVANOV R. Molecular mechanisms governing *Arabidopsis* iron uptake [J]. *Trends in Plant Science*, 2015, 20(2):124-133.
- [14] CONAWAY C R, CONAWAY W J. Function and regulation of the mediator complex[J]. *Current Opinion in Genetics & Development*, 2011, 21(2):225-230.
- [15] AUTRAN D, JONAK C, BELCRAM K, et al. Cell numbers and leaf development in *Arabidopsis*: a functional analysis of the STRUWWELPETER gene[J]. *Embo Journal*, 2002, 21(22):6036-6049.
- [16] CERDAN P D, CHORY J. Regulation of flowering time by light quality[J]. *Nature*, 2003, 423(6942):881-885.
- [17] BRUMBAROVA T, BAUER P, IVANOV R. Molecular mechanisms governing *Arabidopsis* iron uptake[J]. *Trends in Plant Science*, 2015, 20(2):124-133.

(责任编辑 闫杏丽)