

# 棘胸蛙谷氧还蛋白基因家族的克隆及表达分析

蓝丽珍<sup>1,2,3</sup> 华宝玉<sup>1,2</sup> 傅明骏<sup>1,2\*</sup>

1 龙岩学院

2 龙岩学院预防兽医学与生物技术福建省高校重点实验室

3 福建师范大学生命科学学院/福建省发育与神经生物重点实验室

DOI:10.12238/as.v8i1.2670

**[摘要]** 本研究鉴定和分析了棘胸蛙(*Quasipaa spinosa*)谷氧还蛋白基因家族(QsGrx1、QsGrx2、QsGrx3和QsGrx5),并研究该基因家族在棘胸蛙物种中的表达规律。通过实时荧光定量分析Grx基因家族在各组织中的表达量情况,研究棘胸蛙Grx基因家族在两种病原菌作用下的表达调控规律。结果发现Grx基因家族均含有Glutaredoxin结构域,QsGrx3还存在Thioredoxin结构域,除QsGrx5外均含有糖基化位点及配体,通过三维结构建模的发现蛋白质结构均由五个 $\alpha$ 螺旋和四个 $\beta$ 片组成。实时荧光定量分析表明各基因(QsGrx1、QsGrx2、QsGrx3和QsGrx5)分别在肾脏,脾脏和胃,肺和精巢,精巢中表达量最高,肌肉中表达量最低。QsGrx1和QsGrx3对弗氏柠檬酸杆菌反应较小,QsGrx2和QsGrx5分别在弗氏柠檬酸杆菌注射后72h和12h、72h mRNA相对表达量最高;在布氏柠檬酸杆菌注射前期QsGrx1和QsGrx3反应较明显,而后期QsGrx2和QsGrx5反应较明显。结果表明棘胸蛙的Grx基因家族在氧化还原稳态以及宿主先天免疫防御系统中起着至关重要的作用。

**[关键词]** 棘胸蛙; 谷氧还蛋白; 微生物胁迫; 基因表达分析

中图分类号: Q93 文献标识码: A

## Cloning and expression analysis of glutaredoxin gene family in *Quasipaa spinosa* under *Citrobacter* stress

Lizhen Lan<sup>1,2,3</sup> Baoyu Hua<sup>1,2</sup> Mingjun Fu<sup>1,2\*</sup>

1 College of Life Science, Longyan University

2 Key Laboratory of Fujian Universities Preventive Veterinary Medicine and Biotechnology

3 College of Life Sciences, Fujian normal university

**[Abstract]** In this study, the glutaredoxin genes family of *Quasipaa spinosa* (QsGrx1, QsGrx2, QsGrx3 and QsGrx5) were identified, and the expression of these genes family were investigated in the species of *Q. Spinosa*. The expression of Grx genes family in various tissues was quantitatively analyzed by real-time fluorescence to study the regulation of Grx gene family expression under the action of two kinds of bacteria. The results showed that Grx gene family all contain Glutaredoxin domain, QsGrx3 also has Thioredoxin domain, except QsGrx5 contain glycosylation sites and ligands, through three-dimensional structural modeling found that the protein structure is composed of five  $\alpha$  helix and four  $\beta$  pieces. Real-time fluorescence quantitative analysis showed that QsGrx1, QsGrx2, QsGrx3 and QsGrx5 were expressed in kidney, spleen and stomach, lung and testis, respectively, with the highest expression in testis and the lowest expression in muscles. QsGrx1 and QsGrx3 showed little reaction to *Citrobacillus fredii*, and the mRNA relative expression levels of QsGrx2 and QsGrx5 were the highest at 72h, 12h and 72h after injection of *Citrobacillus Fredii*, respectively. The reaction of QsGrx1 and QsGrx3 was more obvious in the early stage, and QsGrx2 and QsGrx5 was more obvious in the late stage. The results suggest that the Grx family plays an important role in REDOX homeostasis and the host innate immune defense system.

**[Key words]** *Quasipaa spinosa*; Glutaredoxin; Microbial stress; Gene expression analysis

## 引言

谷氧还蛋白Glutaredoxin(Grx)是含有半胱氨酸活性位点,对谷胱甘肽依赖性的硫醇二硫化物氧化还原酶。Grx根据其活性位点基序可分为两个主要组别。具有经典二硫醇CPY/FC基序的I类Grx,以氧化还原活性三肽谷胱甘肽(GSH)为底物催化可逆硫醇-二硫化物交换反应:一个谷胱甘肽位点在氧化半反应期间与谷胱甘肽化二硫化物底物(GSSR)相互作用,另一个谷胱甘肽激活位点在还原半反应期间与还原谷胱甘肽(GSH)相互作用<sup>[1]</sup>。通过去谷胱甘肽基化,进而催化谷胱甘肽依赖性氧化还原调节,故二硫醇Grxs在硫醇氧化还原控制、氧化还原信号传导和氧化应激反应中具有重要作用<sup>[2]</sup>。研究证实SsGrx1在石斑鱼先天免疫保护中发挥着至关重要的作用<sup>[3]</sup>。在氨氮暴露的对虾中发现LvGrx2表达水平的明显升高,证实LvGrx2参与了氧化防御和抗氧化系统的调节<sup>[4]</sup>。II类Grx含有一个或多个具有保守的Cys-Gly-Phe-Ser活性位点基序的Grx折叠特征,也被称作单硫醇或CGFS型Grx。与I类Grx不同的是,II类Grx在标准硫醇-二硫化物氧化还原酶测定中酶无活性,但与铁代谢关系密切<sup>[5]</sup>。Grx可逆地结合Fe-S簇,Grx单体通常将其结构上的CGFS活性位点与两个GSH分子提供的Cys残基在表面结合,并连接上 $[2Fe-2S]^{2+}$ 簇配体,结合上铁硫簇的谷胱甘肽与另一谷胱甘肽结合在同一位点,将谷胱甘肽固定在Grx1-谷胱甘肽混合二硫化物中<sup>[6]</sup>。斑马鱼中Grx5耗竭导致严重的血液学表型,表明分化红细胞中的血红蛋白产生通过Fe-S簇组装进行调节<sup>[7]</sup>。

柠檬酸杆菌属(Citrobacter)是一类条件性致病菌,广泛分布于水体、土壤和动物体内,极易引起人畜共患病。弗氏柠檬酸杆菌(Citrobacter frazier)作为柠檬酸杆菌属主要致病菌之一,在感染后的银鲈中表现为再生性贫血和白细胞减少<sup>[8]</sup>。布氏柠檬酸杆菌(Citrobacter braakii)感染青鱼后表现为鱼体发黑,肛门红肿且腹部有出血点,体表黏液增多<sup>[9]</sup>。浙江丽水某棘胸蛙养殖场白内障病蛙中分离出布氏柠檬酸杆菌,并通过人工回归感染重现白内障基本症状,证明布氏柠檬酸杆菌是主要致病病原菌<sup>[10]</sup>。

两栖动物对环境变化敏感,随着近年气候变化、紫外辐射加强、环境污染、疾病、生物入侵、人为过度捕获等原因,野生棘胸蛙数量急剧下降。人工养殖棘胸蛙是目前保护野生型最有效的方法之一,随着棘胸蛙的相关生物学研究和研制技术出现较大的突破,棘胸蛙成为极具潜力的养殖品种。但在养殖过程也存在一些问题,最突出的问题就是优质种蛙缺乏,导致许多种蛙的后代大多数抗病性弱,环境适应能力差,生长速度慢,严重影响养殖效益。

本研究在棘胸蛙转录组测序中筛选出QsGrx1、QsGrx2、QsGrx3和QsGrx5等棘胸蛙Grx家族基因进行基因克隆出全长序列,并阐述其在发育过程中和在各种组织中的表达。通过研究在棘胸蛙不同组织中的分布特征以及受到微生物刺激后的响应规律,深入了解两栖动物不同亚型Grx的生理功能,为Grx家族在病原体感染的先天免疫系统的重要性提供理论依据,为促进棘

胸蛙养殖业的健康、可持续发展提供助力。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验样品

棘胸蛙取自福建省龙岩市某棘胸蛙养殖场,暂养于实验室内的天然矿泉水中,控制水温为棘胸蛙生存的自然水温 $22^{\circ}\text{C}+2^{\circ}\text{C}$ ,定时投喂、换水,实验开始后不再喂食。取重250g左右、健康有活力的棘胸蛙个体进行解剖,设置三个平行实验。取心、脑、肾、肝、胃、脾、肠、肺、肌肉、性腺等验证各组织表达情况实验。微生物感染实验中,以 $1\times 10^5\text{CFU/mL}$ 菌液浓度分别注射弗氏柠檬酸杆菌(*C. frazier*)和布氏柠檬酸杆菌(*C. braakii*)到棘胸蛙腹腔中,于注射后0、3、6、12、24、48、72、96小时的各组中随机采集肝组织。

### 1.2 方法

采用Trizol法提取棘胸蛙各组织以及微生物感染样品的总RNA,用南京诺唯赞生物科技公司的RNA提取试剂盒(FastPure® Cell/Tissue Total RNA Isolation Kit V2)和逆转录试剂盒合成cDNA,SYBR qPCR试剂盒(chamQ Universal SYBR qPCR Master Mix)使用荧光定量PCR仪分析棘胸蛙Grx基因家族组织分布特征及对微生物感染响应特征。

根据棘胸蛙转录组筛选出Grx基因家族序列设计引物定量PCR扩增cDNA条件设置为 $95^{\circ}\text{C}3\text{min}$ 、 $95^{\circ}\text{C}10\text{s}$ 、 $60^{\circ}\text{C}30\text{s}$ ;40个循环周期。以GAPDH为内参基因用比较 $2^{-\Delta\Delta\text{Cq}}$ 的计算方法将数据进行归一化。采用单因素方差分析(One-Way ANOVA), $P<0.05$ 表现为存在显著性差异。

### 1.3 生物信息学分析

利用ExPASy网站(ExPASy-Compute pI/Mw tool)对其序列展开分析;NetPhos-3.1(NetPhos-3.1-Services-DTU Health Tech)和NetNGlyc-1.0(NetNGlyc-1.0-Services-DTU Health Tech)预测可能的磷酸化位点和糖基化位点。TMHMM-2.0(TMhmm-2.0-Services-DTU Health Tech)和SignalP-5.0(SignalP-5.0-Services-DTU Health Tech)进行跨膜蛋白和信号肽预测。二级结构预测使用NPS@SOPMA secondary structure prediction(NPS@:SOPMA secondary structure prediction(ibcp.fr))预测。运用SMART(SMART: Main page(emb1.de))网站对结构域进行预测,并使用IBS 1.0软件作图。利用SWISS-MODEL网站(<https://www.swissmodel.expasy.org/>)进行三维结构预测。

## 2 结果

### 2.1 Grx基因家族生物信息学分析

Grx1的序列长度、开放阅读框、蛋白长度、分子量以及等电点分别是484bp、324bp、107aa、11973.95kDa以及7.60;Grx2的序列长度、开放阅读框、蛋白长度、分子量以及等电点分别是1159bp、480bp、159aa、17556.13kDa以及8.16;Grx3的序列长度、开放阅读框、蛋白长度、分子量以及等电点分别是1483bp、975bp、324aa、36319.89kDa以及5.57;Grx5的序列长度、开放阅读框、蛋白长度、分子量以及等电点分别是843bp、425bp、141aa、15675.38kDa以及8.60。

## 2.2 二级结构及结构域的预测

Grx基因家族的二级结构由 $\alpha$ -螺旋、 $\beta$ -折叠、延伸链和 irregular loops 四部分组成, 多是以 $\alpha$ -螺旋和延伸链为主(图1A)。预测结果得出四个基因N端均由 $\alpha$ -螺旋开始, C端除QsGrx1是以 $\alpha$ -螺旋结尾以外其余三个基因均由无规卷曲结尾。

使用SMART网站预测结果表明Grx基因均存在有Glutaredoxin结构域, 其中QsGrx3有两个Glutaredoxin结构域和一个Thioredoxin结构域, Glutaredoxin结构域分别在第137-201位点之间和第239-303位点之间, Thioredoxin结构域在第5-106位点之间。QsGrx1、2、3的Glutaredoxin结构域分别位于第15-80位点、第68-130位点、第38-103位点。

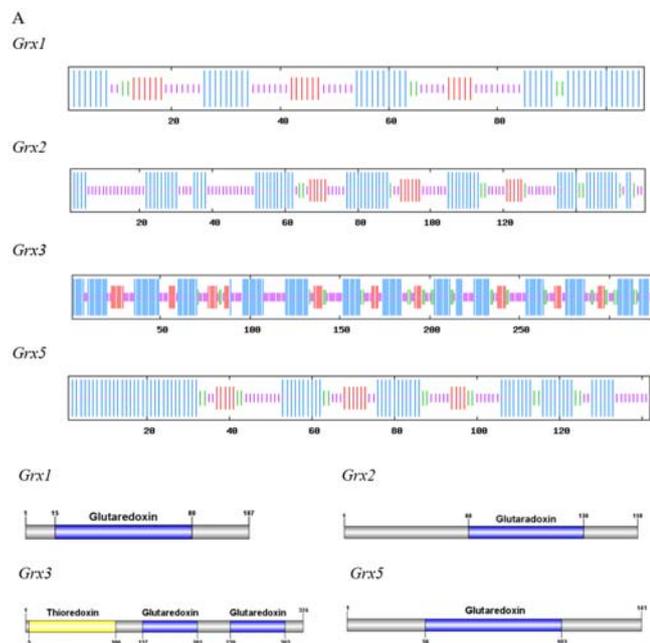


图1 Grx基因家族二级结构及结构域预测

注: 图A为Grx基因家族的二级结构预测图, 蓝色部分为 $\alpha$ -螺旋, 红色部分是延伸链, 绿色为 $\beta$ -折叠, 紫色为无规卷曲。图B为采用IBS 1.0软件所做的Grx基因家族结构域预测图, 结构域名称均表示在图中。

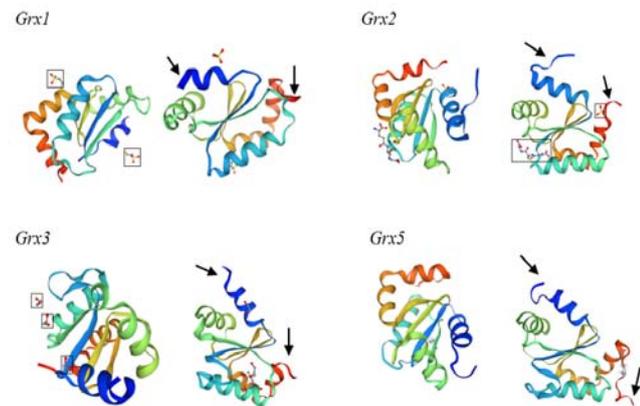


图2 Grx基因家族的三级结构模型

注: 每个方框内左边为正面的立体视图, 右边为旋转90°的立体视图方框框住部分为该基因特有的配体, 箭头处蓝色端为序列N端, 橙色端为序列C端。

## 2.3 三级结构预测

利用SWISS-MODEL网站对QsGrx基因家族的三级蛋白模型进行同源建模预测, 结果发现Grx基因家族的三级结构外形近似, 都是功能域内部由4条 $\beta$ -折叠、外部由5个 $\alpha$ -螺旋组成(见图2)。其中QsGrx1发现两个为1-硫代乙烷磺酸的配体, QsGrx2发现一个谷胱甘肽配体和一个硫酸根配体, QsGrx3发现三个1-2乙醇配体, 而QsGrx5未发现有配体。

## 2.4 系统进化树分析

为了研究棘胸蛙Grx基因与其他物种之间系统发育关系, 各基因于NCBI进行Blastp比对, 分别在两栖类、鱼类、爬行类、鸟类及哺乳类中筛选出部分物种, 利用MEGA 5.0软件以邻近法构建了发育树, 于ITOL网站内美化进化树。Grx基因在各物种中均有存在, Grx1和Grx2各属一支, Grx3和Grx5同属一大支, 已发现的QsGrx2、QsGrx3、QsGrx5均与林蛙(*Rana temporaria*)同属一支, 表明在进化历程上林蛙和棘胸蛙的物种差异较小, 亲缘相近。

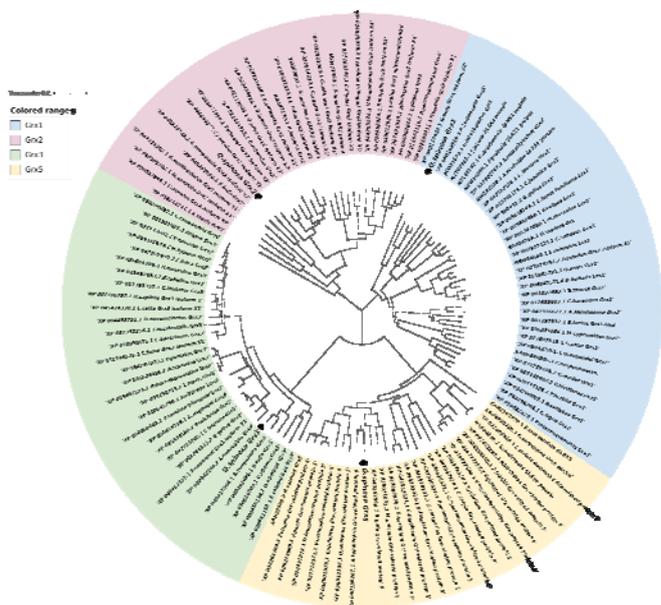


图3 Grx基因家族系统进化树

注: 各物种颜色标识如图例所示, 图中标有黑色圆点的分支为棘胸蛙Grx基因家族基因。

## 2.5 不同组织中Grx基因的相对表达

以GAPDH为内参, QsGrx1在肾脏中相对表达量最高, 与其他组织在统计学分析上存在有显著差异, 其次在肺中相对表达量较高(如图4A)。QsGrx2在脾脏和胃中相对表达量最高。QsGrx3在肺和精巢中的相对表达量都极高, 其次为肝脏(如图4C)。QsGrx5在精巢中相对表达量最高, 且在QsGrx5各组织之间的相对表达量差异相较于其他三个基因的要差异大(如图4D)。

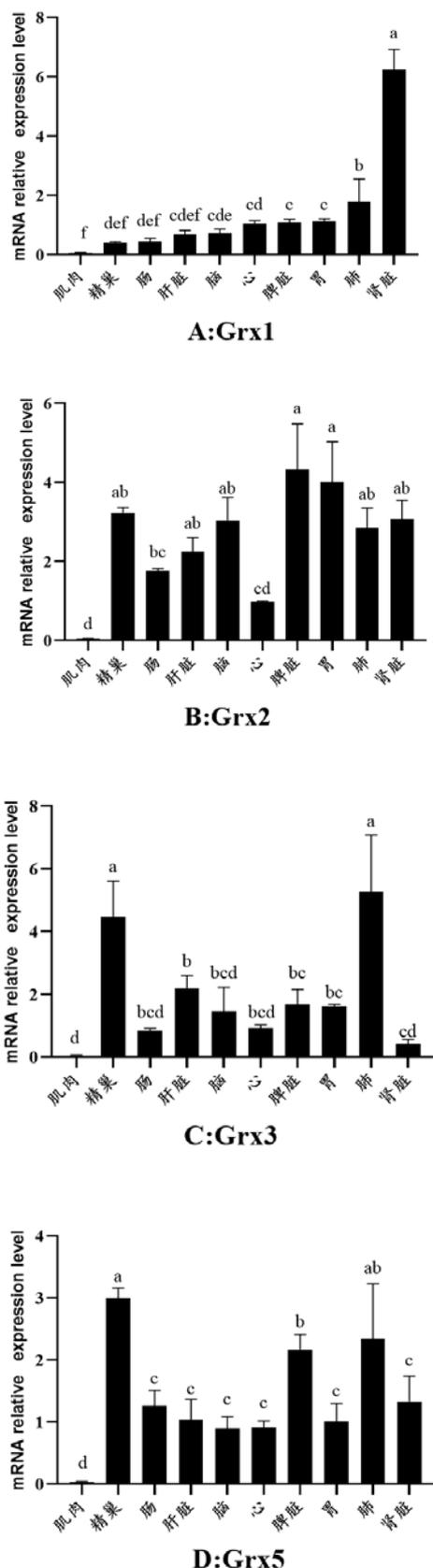


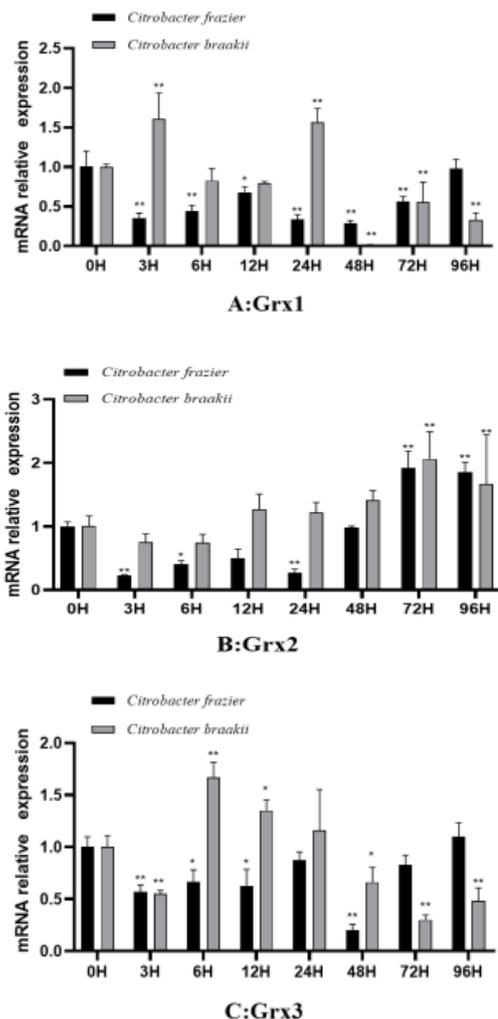
图4 Grx基因家族各组织的RNA 相对表达量

注: a、b、c、d等字母符号代表棘胸蛙Grx基因在不同组织中相对表达量的差异显著性,即统计学显著性 $P < 0.05$ 。

### 2.6 不同时期细菌注射后Grx基因家族的应激表现

已注射两种不同菌株的棘胸蛙中肝脏mRNA的相对表达量变化结果如图5所示, QsGrx 1基因在弗氏柠檬酸杆菌注射后各时间段mRNA相对表达量正向变化不大, 该基因对该菌反应不强烈, 而在布氏柠檬酸杆菌注射后发现3h和24h时活性增强, mRNA变化量最高, 与其它时间段的相对表达量存在显著性差异(图5A)。在QsGrx 2基因中发现注射弗氏柠檬酸杆菌后, 菌的活性随时间变化逐渐增强并在72h时菌的活性最高, 且在24h后该菌依旧对该基因保持高作用; 注射布氏柠檬酸杆菌后发现各时间段mRNA相对表达量总趋势上升并在72h时达到高峰后小幅度降低(图5B)。

QsGrx3基因在弗氏柠檬酸杆菌注射后mRNA相对表达量总趋势上升, 在48h时发生显著性下降; 布氏柠檬酸杆菌刺激后先升后降, 在注射后6h就mRNA相对表达量达到最高峰, 并随时间延长降低(图5C)。QsGrx5基因在弗氏柠檬酸杆菌注射后该菌在12h时表现出活性, 但在72h时活性最强; 布氏柠檬酸杆菌刺激后mRNA相对表达量在0h-96h间都为上升趋势, 但在12h和72h时出现小部分回落(图5D)。



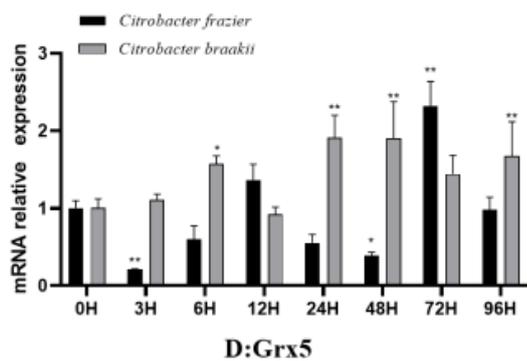


图5 Grx基因家族各时间段肝脏RNA 相对表达量

注: \*、\*\*表示弗氏柠檬酸杆菌和布氏柠檬酸杆菌注射后各时间段与0h相比较, \*表示  $P < 0.05$ , \*\*表示  $P < 0.01$ 。

### 3 讨论

本研究成功克隆出棘胸蛙的Grx1、Grx2、Grx3及Grx5基因, 本研究结果表明Grx1、Grx2同存在CXXC结构, 两端有保守的半胱氨酸残基, 可识别谷胱甘肽相互作用, 但中间-X-X-的氨基酸残基在不同物种中不同。有研究支持不同的残基为pK提供的稳定硫酸盐电荷的氢键数量不同这一观点<sup>[11]</sup>。Grx3及Grx5同存在CGFS活性结构, 在筛选出的原核动物中十分保守, 符合以往报道的Grx3、Grx5特征。可以发现, Grx3具有独特的结构域结构, 由一个N端Trx同源结构域和两个类似于Grx的串联重复结构域组成, 与经典的Grx相比, 它们的催化位点具有两个氧化还原活性半胱氨酸。

同属于Trx超氧还家族的Grx同样具有由3个侧翼 $\alpha$ 螺旋和4个 $\beta$ 折叠片组成的Trx折叠, 但这个大家族的蛋白质却都没有共同的催化或生物学功能, 除了折叠和与含半胱氨酸的底物相互作用共同结合位点外, 在结构上几乎没有相似性<sup>[12]</sup>。Grx有3个活性区域, 即巯基-二硫键活性中心、GSH结合位点和疏水性表面区域。2.1.3中可以看出4个Grx蛋白外形近乎一致, 除Grx5各自又独有配体, 总体均贴合Grx的空间特征。

不同组织基因表达量结果分析可知二硫醇Grx1、Grx2结构和功能类似, 均在肾脏和肺中表达量相对较高。单硫醇的Grx3、Grx5主要在精巢和肺中相对表达量较高。肾实质细胞和免疫系统之间存在双向相互作用, 而改善氧化应激的二硫醇Grx1和Grx2在肾脏中表达量高符合生物体规律<sup>[13]</sup>。肺作为机体与直接外部环境接触的呼吸器官, 而棘胸蛙作为两栖动物, 其肺更容易受到损伤, 细菌感染是急性肺损伤(ALI)的主要原因<sup>[14]</sup>。铁诱导的睾丸功能障碍已得到充分证明且铁过载同样会导致组织损伤, 说明维持铁代谢的稳态十分重要, 而单硫醇的Grx3和Grx5本是维持铁稳态的重要小分子蛋白<sup>[15]</sup>, 为保证种族繁衍, 在精巢表达量高。

肝脏是生物体代谢和免疫功能的重要器官, 本研究通过注射弗氏柠檬酸杆菌和布氏柠檬酸杆菌研究Grx基因家族在肝脏组织中的应激表现, 由图6结果发现在弗氏柠檬酸杆菌的刺激

下, QsGrx1和QsGrx3两基因最高峰mRNA相对表达量与0h的mRNA相对表达量几乎不存在显著差异, 反应总体较为平稳, 说明该菌对该基因的影响较小; QsGrx2和QsGrx5反应较为明显, 在3h-96h期间QsGrx2对弗氏柠檬酸杆菌的作用不断加强, 并在72h时mRNA表达量达最高, 说明在该菌注射后72h左右活性最高, 此时QsGrx2基因被强烈刺激作用; QsGrx5基因的mRNA相对表达量变化趋势有明显的浮动, 是先后降再升再降, 猜测该菌是在12h左右就初步致病, 但在自身免疫作用治愈部分, 又在72h左右大规模爆发, 故而出现这种浮动。

相较于弗氏柠檬酸杆菌, 布氏柠檬酸杆菌致病性更为强烈, QsGrx家族各基因的最高峰mRNA表达量与0h mRNA表达量均存在显著差异性, 其中QsGrx1和QsGrx3在注射前期(0h-24h)作用较为明显, 两基因mRNA最高表达量分别是在3、24h和6h, 与石斑鱼SsGrx1基因在微生物侵染后血液和腮中作用变化相符<sup>[11]</sup>。而QsGrx2和QsGrx5在注射后期(48h-96h)作用更为明显, 与对虾PmGrx2在致病菌注射后表达应激表达相符<sup>[16]</sup>。

综上所述, 本研究克隆获得二硫醇的QsGrx1和QsGrx2及单硫醇的QsGrx3和QsGrx5 cDNA全长序列, 均存在典型的Trx折叠, 且其编码的蛋白均具有Grx家族典型的Glutaredoxin结构, QsGrx3还存在Thioredoxin结构域。实时荧光定量结果分析得到QsGrx1、QsGrx2、QsGrx3和QsGrx5分别在肾脏, 脾脏和胃, 肺和精巢, 精巢中表达量最高, 肌肉中表达量最低。布氏柠檬酸杆菌的致病性比弗氏柠檬酸杆菌强, 在弗氏柠檬酸杆菌注射后, 对QsGrx1和QsGrx3影响较小, QsGrx2和QsGrx5分别在72h和12h、72h mRNA相对表达量最高。QsGrx1和QsGrx3在布氏柠檬酸杆菌注射前期反应较强烈, QsGrx2和QsGrx5在布氏柠檬酸杆菌注射后期反应较强烈。结果证实了蛙的Grx家族在氧化还原稳态以及宿主先天免疫防御系统中起着至关重要的作用。

### 【基金项目】

福建省自然科学基金项目(2020J01370); 福建省高校“福建省高等学校新世纪优秀人才支持计划”(闽教科(2018)47号)。

### 【参考文献】

- [1]Begas P,Liedgens L,Mosler A,etal.Glutaredoxin catalysis requires two distinct glutathione interaction sites[J]. Nat Commun2017,8:14835.
- [2]Xiao Z,La Fontaine S,Bush AI,etal. Molecular Mechanisms of Glutaredoxin Enzymes: Versatile Hubs for Thio1-Disulfide Exchange between Protein Thiols and Glutathione[J]. J Mol Biol 2019,431(2):158-177.
- [3]Madusanka RK, Tharuka MDN, Liyanage DS, et al. Role of rockfish (*Sebastes schlegelii*) glutaredoxin 1 in innate immunity, and alleviation of cellular oxidative stress: Insights into localization, molecular characteristics, transcription, and function[J]. Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol 2020, 243-244:110432.
- [4]Zheng PH, Wang L, Wang AL, et al. cDNA cloning and

expression analysis of glutaredoxin (Grx) 2 in the Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei*[J]. *Fish Shellfish Immunol* 2019,86:662–671.

[5]Haunhorst P,Hanschmann E-M,Bräutigam L,et al. Crucial function of vertebrate glutaredoxin 3 (PICOT) in iron homeostasis and hemoglobin maturation[J]. *Molecular Biology of the Cell* 2013,24(12):1895–1903.

[6]Daniel T,Faruq HM, Laura Magdalena J, et al. Role of GSH and Iron-Sulfur Glutaredoxins in Iron Metabolism—Review[J]. *Molecules* 2020,25(17).

[7]Wingert RA, Galloway JL, Barut B, et al. Deficiency of glutaredoxin 5 reveals Fe-S clusters are required for vertebrate haem synthesis[J]. *Nature* 2005,436(7053):1035–1039.

[8]Bandeira Junior G, dos Santos AC, Souza CdF, et al. *Citrobacter freundii* infection in silver catfish (*Rhamdia quelen*): Hematological and histological alterations[J]. *Microbial Pathogenesis*2018,125:276–280.

[9]王家祯,耿昕颖,朱世馨.青鱼源布氏柠檬酸杆菌的分离鉴定及药敏试验[J].*中国兽医科学*2016,46(05):602–606.

[10]程晓云,郑芊芷,宋婷婷.棘胸蛙白内障病原鉴定及药敏试验[J].*浙江农业科学*2016,57(7):1141–1143,1151.

[11]Foloppe N, Nilsson L. The glutaredoxin -C-P-Y-C-motif: influence of peripheral residues[J]. *Structure* 2004, 12(2):289–300.

[12]Martin JL. Thioredoxin —a fold for all reasons[J]. *Structure*1995,3(3):245–250.

[13]Fu Y,Xiang Y, Li H, et al. Inflammation in kidney repair: Mechanism and therapeutic potential[J].*Pharmacology & Therapeutics* 2022, 237:108240.

[14]Li R, Zeng J, Ren T. Expression of DEL-1 in alveolar epithelial cells prevents lipopolysaccharide-induced inflammation, oxidative stress, and eosinophil recruitment in acute lung injury[J]. *International Immunopharmacology* 2022, 110: 108961.

[15]Doreswamy K, Muralidhara. Genotoxic consequences associated with oxidative damage in testis of mice subjected to iron intoxication[J].*Toxicology* 2005,206(1):169–178.

[16]Fan R, Li Y, Jiang S, et al. cDNA cloning and expression analysis of glutaredoxin 3 in black tiger shrimp *Penaeus monodon*[J].*Aquaculture International* 2021,29(6):2661–2679.

#### 作者简介:

蓝丽珍(1999.06-),女,汉族,福建龙岩人,在读硕士研究生,研究方向:生物化学与分子生物学。

华宝玉(1982.12-),女,汉族,福建龙岩人,硕士,高级实验师,研究方向:生物化学与分子生物学。

#### \*通讯作者:

傅明骏(1983.03-),男,汉族,福建龙岩人,博士,副教授,研究方向:动物学。