

# 甜荞麦脂肪酸脱氢酶基因(*FeFAD*)家族的鉴定与分析

赵训超, 魏玉磊, 丁冬, 刘梦, 盖胜男, 张今杰, 邵文静, 李嘉欣, 徐晶宇\*

(黑龙江八一农垦大学农学院/黑龙江省现代农业栽培技术与作物种质改良重点实验室, 黑龙江 大庆 163319)

**摘要:** 脂肪酸是人体内不可缺少的营养成分。虽然甜荞麦(*Fagopyrum esculentum* Moench)籽粒中油脂含量不高,但是研究表明其含有较高的多不饱和脂肪酸,不饱和脂肪酸含量在40%左右。脂肪酸脱氢酶(FAD)是形成不饱和脂肪酸的关键酶,甜荞麦脂肪酸脱氢酶基因的研究对理解其多不饱和脂肪酸的形成及调控具有重要意义。本研究利用甜荞麦基因组数据库,以拟南芥膜结合脂肪酸脱氢酶基因(*FAD*)作为种子序列进行Blastp序列比对,共鉴定出10个甜荞麦*FAD*全长基因,并对其基因特征、进化、保守结构域、蛋白质二级和三级结构等进行分析。结果显示:10个*FeFAD*基因被分为6个亚族;基因特征分析显示,*FeFADs*基因开放阅读框长度在900~1374 bp之间,等电点介于6.83~9.23之间;所有*FeFAD*基因均含有内含子,且*FeFAD6*的内含子数最多,含有10个内含子;除*FeFAD4*含有TMEM189\_B\_dmain结构域外,大多数*FeFADs*均含有保守的脂肪酸脱氢酶结构域,*FeSLDs*除含有脂肪酸脱氢酶结构域外还含有Cyt-b5特定结构域;除*FeFAD4*含有HXXXH、HXXHH 2个保守组氨酸序列外,其余*FeFADs*均含有HXXXH、HXXHH、HXXHH 3个保守组氨酸序列;二级结构氨基酸数量预测显示*FeFADs*均以 $\alpha$ -螺旋和无规则卷曲为主;三级结构预测显示大多数*FeFADs*三级结构各自均有自身的独特结构。本研究结果将为探究甜荞麦脂肪酸脱氢酶基因的功能提供一定的理论依据。

**关键词:** 甜荞麦;脂肪酸脱氢酶基因;基因家族;生物信息学

中图分类号: S517

文献标识码: A

文章标号: 2096-5877(2021)01-0036-06

## Genome-wide Identification and Bioinformatics Analysis of Fatty Acid Desaturase Gene (*FeFAD*) Family in Common Buckwheat

ZHAO Xunchao, WEI Yulei, DING Dong, LIU Meng, GE Shengnan, ZHANG Jinjie, SHAO Wenjing, LI Jiabin, XU Jingyu\*

(College of Agriculture, Heilongjiang Bayi Agricultural University/Heilongjiang Key Laboratory of Modern Agricultural Cultivation Technology and Crop Germplasm Improvement, Daqing 163319, China)

**Abstract:** Fatty acids are essential body nutrients. Although the content of oil in common buckwheat grain is not high, it contains high polyunsaturated fatty acids, and the content of unsaturated fatty acids is about 40%. Fatty acid desaturase (FAD) is a key enzyme for the formation of unsaturated fatty acids. The study of *FAD* genes in common buckwheat is important for understanding the formation and regulation of polyunsaturated fatty acids. In this study, a total of 10 full-length *FAD* genes were identified by Blastp from the common buckwheat genomic database by using the Arabidopsis membrane-bound fatty acid desaturase (*FAD*) genes as queries. The genetic characteristics, evolution, conserved domains, secondary and tertiary structure of proteins in common buckwheat *FAD* were analyzed. The results showed that 10 *FeFAD* genes were divided into 6 sub-groups. The analysis of gene characteristics showed that the open reading frame of *FeFAD* genes was among 900~1374 bp, and the isoelectric point was among 6.83~9.23. All *FeFAD* genes contain introns, and *FeFAD6* contains the largest number of introns, which number is 10. *FeFAD4* contains TMEM189\_B\_dmain conserved domain, whereas most *FeFADs* contain conserved fatty acid desaturase domains. *FeSLDs* contains not only fatty acid desaturase but also Cyt-b5 domain. Most *FeFADs* contain three conserved histidine sequences of HXXXH, HXXHH and HXXHH, except *FeFAD4*, which contains two con-

收稿日期: 2018-11-12

基金项目: 黑龙江省自然科学基金面上项目(C201446);黑龙江八一农垦大学归国人才科研启动基金(2031011047)

作者简介: 赵训超(1994-),男,在读硕士,主要从事作物脂类代谢调控及逆境分子生物学研究。

通讯作者: 徐晶宇,女,博士,教授, E-mail: xujingyu2003@hotmail.com

served histidine sequences of HXXXH and HXXXH. The number of secondary amino acids predicted that *FeFADs* were mainly  $\alpha$ -helix and random coil. The prediction of tertiary structure shows that most of the tertiary structures of *FeFADs* have their own unique structures. The results of this study will provide a theoretical basis for exploring the function of fatty acid desaturase gene in common buckwheat.

**Key words:** Common buckwheat; Fatty acid desaturase gene (*FAD*); Gene family; Bioinformatics

荞麦在我国西北、东北大部分地区广泛种植,其营养丰富,是一种对人体有益且具开发价值的杂粮作物<sup>[1-2]</sup>。荞麦籽粒中不饱和脂肪酸含量丰富,其中多不饱和脂肪酸的含量在40%左右<sup>[3]</sup>。不饱和脂肪酸是人体中不可缺少的脂肪酸,在人体内起着重要作用,如降低血脂,提高人体免疫力等<sup>[4]</sup>。催化饱和脂肪酸形成不饱和脂肪酸的一类酶称之为脂肪酸脱氢酶<sup>[5]</sup>。脂肪酸脱氢酶基因对提高甜荞麦不饱和脂肪酸含量发挥着重要作用,但关于其特性和功能的研究未见报道,本文对甜荞麦中脂肪酸脱氢酶基因的鉴定和分析对理解其多不饱和脂肪酸的形成及调控具有重要意义。膜结合脂肪酸脱氢酶(Fatty acid desaturase, *FAD*)是决定植物脂肪酸不饱和程度的一类重要脱氢酶,目前为止,在拟南芥基因组中共鉴定了18个*FAD*基因,它们在拟南芥细胞中不同部位进行催化反应<sup>[6]</sup>。*AtFAD4/5/6/7/8*均定位在叶绿体中<sup>[7-10]</sup>。*AtFAD4*和*AtFAD5*对棕榈酸起作用,特别是在质体内产生棕榈酸,使16:1脂肪酸脱氢为16:2<sup>[7-8]</sup>; *AtFAD6*脱氢酶使18:1脂肪酸脱氢为18:2<sup>[9]</sup>; *AtFAD7*和*AtFAD8*脱氢酶使18:2脂肪酸脱氢为18:3<sup>[10-11]</sup>。*AtDES*和*AtSLD*属于鞘脂类脱氢酶,二者均定位在内质网并且分别催化鞘脂 $\Delta 4$ 和 $\Delta 8$ 位置形成不饱和鞘脂<sup>[10-11]</sup>。研究表明,植物中*AtSLD*的功能可能影响植物的抗寒性<sup>[12]</sup>。目前,*FAD*基因家族已经在油菜、苜蓿、棉花、黄瓜等多个物种中被鉴定<sup>[13-15]</sup>。在棉花中鉴定到19个膜结合脂肪酸脱氢酶基因<sup>[14]</sup>,10个膜结合脂肪酸脱氢酶基因在苜蓿中被鉴定<sup>[15]</sup>。番茄植物*FAD7*突变体结果显示18:2含量增加,18:3含量减少<sup>[16]</sup>。*FAD2*和*FAD6*在水稻叶片中表达量最高<sup>[17]</sup>;在大豆中*GmFAD2-1A*和*GmFAD2-1B*基因在发育中的种子中高度表达,并且在合成不饱和脂肪酸的过程中发挥重要作用<sup>[18]</sup>。

甜荞麦具有较高的营养价值。目前在甜荞麦中关于脂肪酸脱氢酶基因家族的研究尚未见报道,甜荞麦简化基因组测序的完成为鉴定甜荞麦脂肪酸脱氢酶基因家族提供依据<sup>[19]</sup>。本研究对甜荞麦*FAD*基因家族进行全基因组鉴定,并对甜荞麦*FAD*基因家族成员的基因特征、进化关系、保

守结构域、二级结构和三级结构等进行预测分析。揭示甜荞麦脂肪酸脱氢酶基因(*FAD*)家族的进化及功能特点,为进一步克隆和研究*FAD*基因的生物学功能提供依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 甜荞麦 *FeFADs* 基因的鉴定

拟南芥*FADs*序列数据来自Tair数据库,为鉴定荞麦中所有候选的*FeFAD*基因,使用拟南芥蛋白质序列对荞麦基因组数据库BGBD(Buckwheat Genome Database, <http://buckwheat.kazusa.or.jp/>)进行BLASTp序列比对。用Pfam进一步确定荞麦*FAD*的候选基因。

### 1.2 甜荞麦 *FeFADs* 基因特征及结构域分析

利用在线软件分析*FeFADs*基因理化性质,利用SMART软件确定*FeFAD*基因的保守结构域,利用MEME软件分析该基因的保守基序。

### 1.3 甜荞麦 *FeFADs* 系统进化树的分析

利用MAGE 7.0软件对预测出的荞麦*FeFADs*蛋白序列与拟南芥、水稻蛋白序列进行同源性分析以及构建系统进化树,利用邻接算法且Bootstrap重复设置为1 000。

### 1.4 甜荞麦 *FeFAD* 蛋白质结构分析

利用预测网站对*FeFADs*进行蛋白二级结构预测,利用Swiss Model网站对*FeFADs*蛋白三级结构预测。

## 2 结果与分析

### 2.1 甜荞麦 *FAD* 基因家族的基因特征分析

为鉴定甜荞麦膜结合脂肪酸脱氢酶基因家族的所有成员,使用拟南芥膜结合脂肪酸脱氢酶蛋白的全长序列作为种子序列进行Blastp筛选,共鉴定出10个甜荞麦膜结合脂肪酸脱氢酶基因。由表1可知,*FeFADs*编码蛋白氨基酸数量在299~457 aa之间;*FeFADs*的分子量在33.2~52.3 kDa之间;*FeFADs*的等电点在6.83~9.23之间,*FAD*基因家族均含有内含子,其中*FeFAD6*内含子数量最多,含有10个内含子。

表1 FAD基因家族的基本特征

基因名	基因ID	开放阅读框(bp)	内含子数(个)	蛋白长度(aa)	分子量(KDa)	等电点
<i>FeFAD2</i>	Fes_sc0018369.1.g000003.aua.1	1 152	1	383	43.9	8.85
<i>FeFAD3</i>	Fes_sc0000594.1.g000018.aua.1	1 323	8	440	50.7	6.83
<i>FeFAD4</i>	Fes_sc0001605.1.g000008.aua.1	900	1	299	33.2	7.85
<i>FeFAD5</i>	Fes_sc0000237.1.g000003.aua.1	1 110	5	369	42.7	9.23
<i>FeFAD6</i>	Fes_sc0000352.1.g000008.aua.1	1 365	10	454	52.3	9.09
<i>FeFAD7</i>	Fes_sc0000021.1.g000031.aua.1	1 374	9	457	52.2	6.86
<i>FeFAD8</i>	Fes_sc0007403.1.g000002.aua.1	1 350	9	449	51.3	8.73
<i>FeDES1</i>	Fes_sc0008148.1.g000003.aua.1	1 038	4	345	40.2	8.79
<i>FeSLD1</i>	Fes_sc0003710.1.g000001.aua.1	1 347	1	448	51.3	8.38
<i>FeSLD2</i>	Fes_sc0001437.1.g000011.aua.1	1 356	1	451	52.2	8.72

2.2 甜荞麦 FAD 基因家族的系统进化分析

为研究甜荞麦脂肪酸脱氢酶基因与其他物种之间亲缘关系,将拟南芥、水稻和甜荞麦3个物种脂肪酸脱氢酶的同源基因蛋白序列构建系统发育树。如图1所示。将蛋白系统进化树分为6个亚族,亚族I由FAD2/6基因编码的 $\omega$ -6/ $\Delta$ -12FAD组成,催化16:1和18:1转化为16:2和18:2;亚族II由DES基因编码的鞘脂 $\Delta$ -4FAD组成;亚族III由 $\Delta$ 3编码FAD4基因组成,将16:0去饱和为16:1;亚族IV由鞘脂类 $\Delta$ 8编码的SLDs组成;亚族V由FAD5基因编码,在 $\Delta$ 3/7位置进行去饱和;亚族VI由编码 $\omega$ -3/ $\Delta$ -15的FAD3/7/8基因组成。

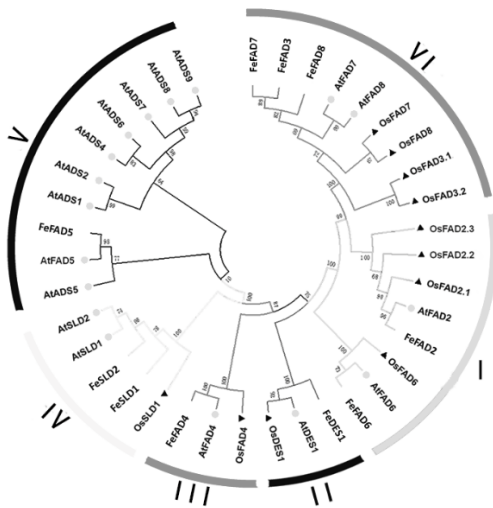


图1 甜荞麦、水稻和拟南芥 FAD 蛋白进化关系

2.3 甜荞麦 FAD 家族保守结构域及保守基序分析

利用SMART在线分析软件预测保守结构域,由图2可知,除FAD4仅含有TMEM189\_B\_dmain结构域外,大多数FAD基因均含有脂肪酸脱氢酶保守结构域。同时在SLDs中发现Cyt-b5保守结构

域。如表2所示,大多数甜荞麦FAD基因家族中含有3个保守组氨酸序列,FeFAD2/6/7/8和FeDES、FeSLD1/2保守组氨酸序列为:H-box1: HXXXH, H-box2: HXXHH, H-box3: HXXHH; FeFAD4保守组氨酸序列为:H-box1: HXXXH, H-box2: HXXHH; FeFAD5保守组氨酸序列为:H-box1: HXXXXH, H-box2: HXXHH, H-box3: HXXHH。这些保守组氨酸序列可能与酶活性位点有

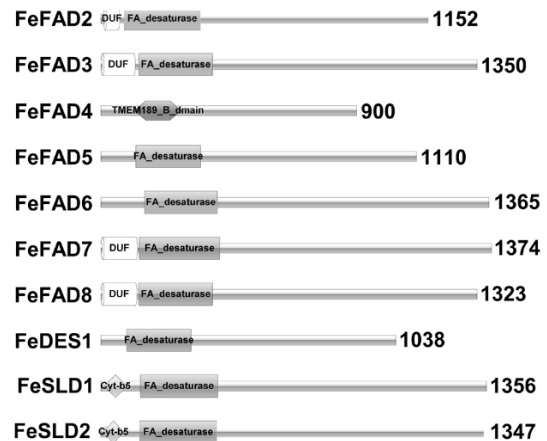


图2 甜荞麦 FAD 蛋白保守结构域示意图

表2 甜荞麦 FAD 基因保守组氨酸序列

Gene	H-box1	H-box2	H-box3
<i>FeFAD2</i>	HECGH	HRRHH	HVAHH
<i>FeFAD3</i>	HDCGH	HRTHH	HVIHH
<i>FeFAD4</i>	HAWSH	HAAHH	-
<i>FeFAD5</i>	HRNLSH	HRYHH	HNNHH
<i>FeFAD6</i>	HDCAH	HDQHH	HIPHH
<i>FeFAD7</i>	HDCGH	HRTHH	HVIHH
<i>FeFAD8</i>	HDCGH	HRTHH	HVIHH
<i>FeDES1</i>	HELSH	HLEHH	HNEHH
<i>FeSLD1</i>	HDSGH	HNAHH	QIEHH
<i>FeSLD2</i>	HDSGH	HNAHH	QLEHH

关<sup>[18]</sup>。

利用MEME在线分析软件对甜荞麦FeFAD保守基序进行分析,共有15个保守基序被鉴定,不同基因中保守基序的长度在20~50aa之间(表3),在10个FAD蛋白中,FAD3/7/8保守基序最多,

含有10个保守基序;DES保守基序最少,仅有1个;SLD1/2含有6个保守基序。由此可知,每个亚族含有相似的保守基序;在FAD蛋白保守基序中,没有发现FAD4和FAD5保守基序,有可能与其它FAD基因的同源性较低,功能相对保守(图3)。

表3 甜荞麦FAD蛋白保守基序序列

基序	氨基酸个数	氨基酸序列
Motif1	50	DCGHGSFSNPTLNSVVGHLLHSSILVPYNGWRISHRTHHQNHGHVENDE
Motif2	33	GTHVEHHLFPRIPHYHLREATEAAKPVLGKYR
Motif3	50	PFLLAYPLYLWGRSPGKSGSHFDPNSDLFAPNERNDIITSTACWSAMAA
Motif4	50	FDPAAPPFKLADIRAAIPKHCWVKNPWRMSYVVRDVAIVFLAAAAAY
Motif5	49	LVGLSFMGPVQVLKFGYVPYLLFVMWLDLVTYLHHHGHEKLPWYRKG
Motif6	21	EWSYLRGGLTTLDRDYGLINN
Motif7	40	EPKKSGLPFHLISDLIRSMKGDHYVSDTGDVVYQTDPE
Motif8	20	WPLYWLAQGTMFWAFFVJGH
Motif9	50	MSDRKWNKIAQLLTGNCLAGISIEWKWNHNAHHIACNSLEHDPDLQHIP
Motif10	50	SFSVTGFQHIQFCLNHFSADVYGKPEGNDWFEKQTRGSJDISCASWMDW
Motif11	45	MASWVISECGLRPLRPLYSNPRTGLSQVPVLNFGPSNLRRPPLW
Motif12	48	KFFGSLRSCFYGRKMEFDPAARFLISYQHWTFYPVMCFARJNLIQSF
Motif13	50	DATDAFIALHPGSAWKHLDKFFTCYHLKDFKVEVSKDYRKLMEFNKMG
Motif14	50	EKKYITDEDLTKHKNKNDLWISIQGKVYDVSQWVKEHPGGDLPLLNLAGN
Motif15	21	WHPLPERVYKSLDSSTKCLRF

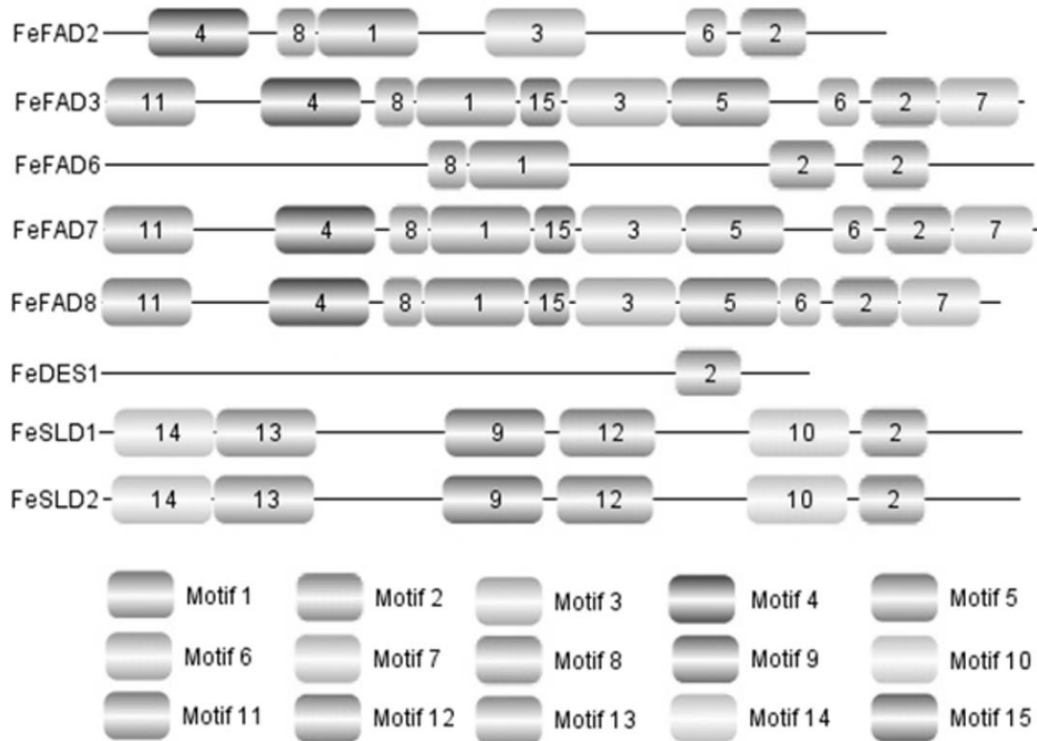


图3 甜荞麦FAD蛋白保守基序分析

### 2.4 甜荞麦FADs家族蛋白高级结构预测分析

对FADs家族蛋白的二级结构氨基酸数量进行分析,氨基酸α-螺旋数量比例在26.06%~42.90%之间;氨基酸延长链数量比例在

16.85%~26.39%之间;氨基酸β-折叠数量比例在8.40%~11.58%之间;氨基酸无规则卷曲数量比例在24.35%~41.43%之间(表4)。对FADs家族三级结构进行预测分析,如图4所示。三级结

表4 甜荞麦FAD蛋白二级结构氨基酸数量和比例

蛋白质	$\alpha$ -螺旋		延长链		$\beta$ -折叠		无规卷曲	
	数量	比例(%)	数量	比例(%)	数量	比例(%)	数量	比例(%)
FeFAD2	149	38.90	89	23.24	39	10.18	106	27.68
FeFAD3	117	26.06	94	20.94	52	11.58	186	41.43
FeFAD4	86	28.76	62	20.74	34	11.37	117	39.13
FeFAD5	105	28.46	97	26.29	31	8.40	136	36.86
FeFAD6	158	34.80	87	19.16	44	9.69	165	36.34
FeFAD7	158	34.57	77	16.85	52	11.38	170	37.20
FeFAD8	137	31.14	86	19.55	49	11.14	168	38.1
FeDES1	148	42.90	83	24.06	30	8.70	84	24.35
FeSLD1	146	32.37	119	26.39	49	10.86	137	30.38
FeSLD2	158	35.27	116	25.89	48	10.71	126	28.12

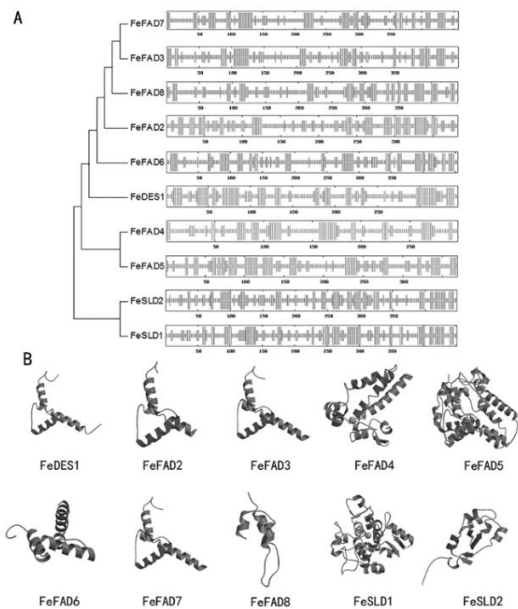


图4 FeFAD蛋白二级和三级结构的预测

构预测显示FAD3和FAD7的三级结构高度相似,其余FeFAD的三级结构相似度偏低。

### 3 讨论

不饱和脂肪酸的形成是将脂肪酸中的单键脱氢形成双键的过程<sup>[20]</sup>,脂肪酸的饱和程度直接影响植物油的含量及品质。对甜荞麦FAD基因家族进行蛋白系统进化发育分析表明,10个FeFADs根据它们的系统发育关系分为6个亚族。亚族I FAD2/6在 $\omega$ -6/ $\Delta$ -12位置进行催化脱氢,催化16:1和18:1转化为16:2和18:2;FAD2和FAD6分别定位在内质网和叶绿体中,表明FAD2和FAD6在不同的代谢途径发挥作用<sup>[6,9]</sup>;亚族II DES在 $\Delta$ 4位置进行催化形成反式双键,并仅对鞘脂类有催化作用<sup>[21]</sup>;亚族III FeFAD4由 $\Delta$ 3编码FeFAD4基因,

将16:0去饱和为16:1;亚族IV SLD编码鞘脂类 $\Delta$ 8脱氢酶,该基因对低温胁迫有积极的响应<sup>[12]</sup>;亚族V FAD5在 $\Delta$ 3/7位置进行去饱和,研究显示FAD5可能仅仅在双子叶植物中存在<sup>[8]</sup>;亚族VI的FAD3/7/8在 $\omega$ -3/ $\Delta$ -15位置进行催化脱氢,将亚油酸底物酯化成PC或将质体脂质中的亚油酸转化为亚麻酸,由于FAD3和FAD7/8分别定位在内质网和叶绿体中,可知每个亚族都高度保守并且都有特定的功能及作用位点<sup>[10,20]</sup>。

膜结合脂肪酸脱氢酶基因大多数含有脂肪酸脱氢酶保守结构域,但它们自身还含有独特的TMEM189\_B\_Dmain和Cyt-b5保守结构域,这些结构域可能与自身独特的功能有关。大多数脂肪酸脱氢酶基因均含3个保守组氨酸序列<sup>[7,22]</sup>。本研究发现多数FAD含有3个保守组氨酸序列。

本研究对甜荞麦FAD基因家族进行了全基因组鉴定和一系列生物信息学分析,为克隆该基因家族成员和深入研究其功能提供了理论依据。

### 参考文献:

- [1] 魏永生,郑敏燕,耿薇,等.常用动、植物食用油中脂肪酸组成的分析[J].食品科学,2012(16):188-193.
- [2] 赵钢,唐宇,王安虎.中国荞麦的育种现状与展望[J].种子世界,2002(7):3-4.
- [3] 耿薇.荞麦籽油的脂肪酸组成与含量分析[J].化学工程师,2015(4):29-31.
- [4] 王华志,王道波,李秋霖,等.油脂中脂肪酸成分与人体健康[J].粮油加工,2010(6):16-19.
- [5] Dong C J, Cao N, Zhang Z G, et al. Characterization of the fatty acid desaturase genes in cucumber: structure, phylogeny, and expression patterns[J]. PLoS One, 2016,11(3):e149917.
- [6] Botella C, Sautron E, Boudiere L, et al. ALA10, a phospholipid flippase, controls FAD2/FAD3 desaturation of phosphatidylcholine in the ER and affects chloroplast lipid composition in *Arabi-*

- dopsis thaliana*[J]. Plant Physiology, 2016,170(3):1300-1314.
- [ 7 ] Gao J, Ajjawi I, Manoli A, et al. FATTY ACID DESATURASE4 of *Arabidopsis* encodes a protein distinct from characterized fatty acid desaturases[J]. Plant J, 2009,60(5):832-839.
- [ 8 ] Heilmann I, Mekhedov S, King B, et al. Identification of the *Arabidopsis* palmitoyl-monogalactosyldiacylglycerol delta7-desaturase gene *FAD5*, and effects of plastidial retargeting of *Arabidopsis* desaturases on the *fad5* mutant phenotype[J]. Plant Physiol, 2004,136(4):4237-4245.
- [ 9 ] Falcone D L, Gibson S, Lemieux B, et al. Identification of a gene that complements an *Arabidopsis* mutant deficient in chloroplast omega 6 desaturase activity[J]. Plant Physiol, 1994,106(4):1453-1459.
- [ 10 ] Iba K, Gibson S, Nishiuchi T, et al. A gene encoding a chloroplast omega-3 fatty acid desaturase complements alterations in fatty acid desaturation and chloroplast copy number of the *fad7* mutant of *Arabidopsis thaliana*[J]. J. Biol. Chem., 1993,268(32):24099-24105.
- [ 11 ] McConn M, Hugly S, Browse J, et al. A Mutation at the *fad8* Locus of *Arabidopsis* Identifies a Second Chloroplast [omega]-3 Desaturase[J]. Plant Physiology, 1994, 106(4): 1609-1614.
- [ 12 ] Chen M, Markham J E, Cahoon E B. Sphingolipid Delta8 unsaturation is important for glucosylceramide biosynthesis and low-temperature performance in *Arabidopsis*[J]. Plant J., 2012,69(5):769-781.
- [ 13 ] Xue Y, Chen B, Wang R, et al. Genome-Wide Survey and Characterization of fatty acid desaturase gene family in *Brassica napus* and Its parental species[J]. Appl. Biochem. Biotechnol., 2018,184(2):582-598.
- [ 14 ] Feng J, Dong Y, Liu W, et al. Genome-wide identification of membrane-bound fatty acid desaturase genes in *Gossypium hirsutum* and their expressions during abiotic stress[J]. Sci. Rep., 2017, 7: 45711.
- [ 15 ] Zhang Z, Wei X, Liu W, et al. Genome-wide identification and expression analysis of the fatty acid desaturase genes in *Medicago truncatula*[J]. Biochem. Biophys. Res. Commun., 2018, 499(2): 361-367.
- [ 16 ] Wang J J, Liu H R, Gao J, et al. Two omega-3 FADs are associated with peach fruit volatile formation[J]. Int. J. Mol. Sci., 2016, 17(4): 464.
- [ 17 ] 曹英萍, 石金磊, 李 钟, 等. 水稻 *OsFAD2*、*OsFAD6* 的克隆及其家族成员对非生物胁迫的响应[J]. 遗传, 2010(8): 839-847.
- [ 18 ] Li L, Wang X, Gai J, et al. Molecular cloning and characterization of a novel microsomal oleate desaturase gene from soybean [J]. Plant Physiology, 2007, 164(11): 1516-1526.
- [ 19 ] Yasui Y, Hirakawa H, Ueno M, et al. Assembly of the draft genome of buckwheat and its applications in identifying agronomically useful genes[J]. DNA Res., 2016, 23(3): 215-224.
- [ 20 ] Chen L, Wang L, Wang H, et al. Identification and characterization of a plastidial omega-3 fatty acid desaturase *EgFAD8* from oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) and its promoter response to light and low temperature[J]. PLoS One, 2018, 13(4): e196693.
- [ 21 ] Michaelson L V, Zauner S, Markham J E, et al. Functional characterization of a higher plant sphingolipid Delta4-desaturase: defining the role of sphingosine and sphingosine-1-phosphate in *Arabidopsis*[J]. Plant Physiology, 2009,149(1):487-498.
- [ 22 ] Shanklin J and Cahoon E B. DESATURATION AND RELATED MODIFICATIONS OF FATTY ACIDS[J]. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 1998, 49: 611-641.

(责任编辑:刘洪霞)

- (上接第 19 页)产量及产量相关性状的调控效应[J]. 作物杂志, 2015(4): 81-84.
- [ 8 ] 戚艺军, 耿延琢, 罗松彪, 等. 乙烯利不同施用方式对玉米农艺性状和产量的影响[J]. 安徽农业大学学报, 2014, 41(3): 416-423.
- [ 9 ] 闫虎斌, 赵雪英, 朱慧珺, 等. 不同脱叶催熟剂对绿豆机收特性及产量性状的影响[J]. 山西农业科学, 2017, 45(5): 710-714.
- [ 10 ] 王 彦, 曹志敏, 张志肖, 等. 除草剂对收获期绿豆落叶及种子发芽率的影响[J]. 河北农业科学, 2013(1): 21-23.
- [ 11 ] 夏雪岩, 程汝宏, 李顺国, 等. 不同剂量 40% 乙烯利对谷子催熟增产效应的研究[J]. 河北农业科学, 2012, 16(12): 1-4.
- [ 12 ] 杨斌斌, 郭志平. 不同浓度乙烯利处理对黄瓜产量的影响[J]. 安徽农业科学, 2007(2): 428-429.
- [ 13 ] 葛建军, 张国良, 朱 林, 等. 乙烯利对花生生长发育及产量的影响[J]. 农技服务, 2007(3): 48, 52.
- [ 14 ] 龚建军, 赵桂琴, 马雪琴. 矮壮素与乙烯利对燕麦株高、产量及其构成因素的调节作用[J]. 草业科学, 2008(5): 74-77.
- [ 15 ] 邓先朝, 李晓益. 乙烯利对苦瓜生长发育及制种产量的影响[J]. 中国蔬菜, 2000(4): 22-24.
- [ 16 ] 王晓星, 陈 新, 张智民. 不同时期喷施乙烯利对绿豆生长及收获的影响[J]. 江苏农业科学, 2002(6): 27-28.
- [ 17 ] 郝曦煜, 肖焕玉, 王英杰, 等. 叶面喷施  $S_{3307}$  增产绿豆的最佳时期和浓度筛选[J]. 东北农业科学, 2020, 45(5): 25-27, 125.

(责任编辑:刘洪霞)