

基于 *T2T* 基因组的人参 *FAD* 基因家族鉴定及 *PgFAD2-56* 的功能验证

宋晓丽¹, 祝元春^{1,2*}, 杨贵舒³, 张伟⁴, 蒋海艳¹, 席杨¹, 黄芹¹, 杨琼¹, 胡雪萍²

1. 重庆市中林峰科技发展有限公司, 重庆 401121

2. 重庆市林业科学研究院, 重庆 401121

3. 重庆森威林业发展有限公司, 重庆 404100

4. 参仙源参业股份有限公司, 辽宁 沈阳 118200

摘要: 目的 旨在系统鉴定人参 *FAD* 基因 (*Panax ginseng FAD*, *PgFAD*) 家族并验证 *PgFAD2-56* 的功能, 以期揭示 *PgFAD* 基因的功能和胁迫响应机制。方法 利用生物信息学手段从人参 *T2T* 基因组中鉴定 *PgFAD* 基因家族成员, 分析其理化性质、系统进化、染色体定位、基因结构、保守基序、顺式作用元件及共线性特征, 以及胁迫条件下的表达模式; 通过分子对接预测高表达 *FAD2* 与油酸的结合能力; 以酿酒酵母作为异源表达底盘验证 *PgFAD2-56* 的功能。结果 从人参 *T2T* 基因组中共鉴定到 98 个 *PgFAD* 基因, 根据氨基酸序列相似性可分为 6 个亚家族 (*ADS*、*SLD*、*FAD3/FAD7/FAD8*、*FAD6*、*FAD2* 和 *FAB*), 这种分类得到基因结构和保守基序的支持。启动子区鉴定出大量激素和应激响应顺式作用元件及转录因子结合位点 (*TFBS*), 表明 *PgFADs* 的表达调控受到多种因素影响。共线性分析发现 *FAD2* 亚族在人参中具有显著扩张。基因表达分析发现部分 *PgFADs* 在胁迫响应中呈显著差异表达。分子对接结果显示 *FAD2-56* 与油酸的结合能最低 (-6.5 kcal/mol), 底物偏好性优于其他高表达 *FAD2* 基因。酵母异源表达实验证实 *PgFAD2-56* 可改变脂肪酸组分, 使转基因酵母产生亚油酸, 并增强其对寒冷胁迫的抗性。结论 *PgFAD* 基因家族具有强烈的亚族特异性, 在人参抗逆中发挥着重要作用, *FAD2* 亚族的扩张及 *PgFAD2-56* 的功能验证为人参抗逆分子育种提供了潜在靶点。

关键词: 人参; 全基因组鉴定; *FAD* 基因家族; 不饱和脂肪酸; 生物信息学分析

中图分类号: R282.12 文献标志码: A 文章编号: 0253-2670(2026)12-4811-12

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2026.12.023

Identification of *Panax ginseng FAD* gene family based on *T2T* genome and functional verification of *PgFAD2-56*

SONG Xiaoli¹, ZHU Yuanchun^{1,2}, YANG Guishu³, ZHANG Wei⁴, JIANG Haiyan¹, XI Yang¹, HUANG Qin¹, YANG Qiong¹, HU Xueping²

1. Chongqing Zhonglinfeng Technology Development Co., Ltd., Chongqing 401121, China

2. Chongqing Academy of Forestry Sciences, Chongqing 401121, China

3. Chongqing Senwei Forestry Development Co., Ltd., Chongqing 404100, China

4. Shenxianyuan Ginseng Industry Co., Ltd., Shenyang 118200, China

Abstract: Objective FAD enzymes introduce double bonds at specific positions in fatty acids, converting saturated fatty acids into unsaturated fatty acids, playing crucial roles in plant growth, development, and stress responses. This study aimed to systematically identify the *FAD* gene family in *Panax ginseng* and verify the function of *PgFAD2-56*, so as to elucidate the functions and stress response mechanisms of ginseng *FAD* genes. **Methods** Using bioinformatics approaches, 98 *PgFAD* genes were identified from the *P. ginseng T2T* genome, and their physicochemical properties, phylogenetic relationships, chromosomal localization, gene structures, conserved motifs, cis-acting regulatory elements, collinearity, and expression patterns under stress conditions were analyzed. Molecular docking was performed to predict the binding affinity of highly expressed *FAD2* proteins with oleic acid, and the function of *PgFAD2-56* was verified using a yeast heterologous expression system. **Results** The results showed that the 98 *PgFAD* genes could be classified into six subfamilies (*ADS*, *SLD*, *FAD3/FAD7/FAD8*, *FAD6*, *FAD2*, and *FAB*) based on amino acid sequence similarity, which was

收稿日期: 2025-12-02

基金项目: 中国农业产业发展基金 (1260233)

作者简介: 宋晓丽 (1988—), 女, 工程师, 从事林下中药材开发、新品种培育、绿色生态种植技术等研究。E-mail: 984848819@qq.com

*通信作者: 祝元春, 正高级工程师, 从事国家储备林、林下中药材开发、新品种培育、绿色生态种植技术等研究。E-mail: 379838861@qq.com

consistently supported by their gene structures and conserved motifs. Numerous hormone- and stress-responsive cis-acting elements and transcription factor binding sites (TFBSs) were identified in the promoters of *PgFAD* genes. Collinearity analysis revealed significant expansion of the *FAD2* subfamily in *P. ginseng*. Gene expression analysis demonstrated that some *PgFADs* displayed significant differential expression under stress conditions. Molecular docking indicated that *FAD2-56* exhibited the lowest binding energy with oleic acid (-6.5 kcal/mol) among the highly expressed *FAD2* proteins. Heterologous expression in yeast confirmed that *PgFAD2-56* altered fatty acid composition by producing linoleic acid and enhanced cold stress resistance. **Conclusion** This study demonstrates that the ginseng *FAD* gene family exhibits strong subfamily specificity and plays a vital role in stress resistance, with the expansion of the *FAD2* subfamily and functional characterization of *PgFAD2-56* providing potential targets for stress-resistant molecular breeding in *P. ginseng*.

Key words: *Panax ginseng* C. A. Mey.; whole genome identification; *FAD* gene family; unsaturated fatty acids; bioinformatics analysis

植物在自然环境中频繁遭遇多种非生物胁迫，并进化出复杂的适应机制^[1]。其中，不饱和脂肪酸(unsaturated fatty acids, UFAs)作为膜脂的关键结构组分，在植物低温耐受性中扮演着至关重要的角色^[2]。脂肪酸去饱和酶(fatty acid desaturases, FADs)是植物脂质代谢的核心酶类，通过调控脂肪酸链的去饱和程度，显著影响植物的生长发育及其对胁迫环境的响应^[3]。依据功能与亚细胞定位，FADs可划分为7个亚家族：*FAB2*、*FAD2*、*FAD3/7/8*、*FAD5*、*FAD6*、*DSD*和*SLD*。*FAB2*(亦称硬脂酰-ACP去饱和酶，SAD)属于硬脂酰-ACP去饱和酶亚家族，定位于质体，负责催化硬脂酰-ACP(C18:0-ACP)脱氢生成油酰-ACP(C18:1-ACP)。*FAD2*、*FAD6*和*FAD3/7/8*属于 ω -去饱和酶亚家族，*FAD2*和*FAD6*催化油酸(C18:1)转化为亚油酸(C18:2)，而*FAD3/7/8*则进一步促进亚油酸(C18:2)向亚麻酸(C18:3)的转化。*FAD5*(亦称ADS)负责催化棕榈酸(C16:0)脱氢生成棕榈油酸(C16:1)。*DSD*属于鞘脂脱氢酶亚家族，编码 $\Delta 4$ -脱氢酶，作用于 $\Delta 4$ 位点的脱氢反应及C-4位点的羟基化过程以修饰鞘脂。*SLD*则属于前端脱氢酶亚家族，编码 $\Delta 8$ -脱氢酶，催化在脂肪酸链羧基末端与邻近双键之间形成 $\Delta 8$ 双键^[3-5]。研究表明，FADs在植物应对环境胁迫中发挥关键作用，例如*MaFADs*参与香蕉对高、低温胁迫的响应^[6]；低温诱导下水稻过表达大豆基因*GmFAD3A*显著提高了转基因植株的耐寒性和种子萌发率^[7]；花生中的*AhFAD3*基因在拟南芥中异源表达时，能提升种子总脂肪酸含量及 α -亚麻酸(Ala)比例，并增强盐胁迫下幼苗的存活能力^[7]。上述研究结果证实，FADs对植物的生长发育及逆境适应具有不可或缺的调控功能。

人参*Panax ginseng* C. A. Mey.是最重要的药用植物之一，具有复杂的代谢物，其中三萜皂苷(人参皂苷)是最重要的类型^[8]。人参广泛分布于东北

亚和北美，可以越冬生长。大多数二倍体人参，如三七、越南三七、双平七、二平七和假人参，生长在从喜马拉雅山东部到中国南方再到越南北部和中部高原的温暖无冻区的高海拔地区^[9]。这说明四倍体人参存在特殊的机制可能促进了环境适应。FADs在各种植物物种的冷驯化中的作用已经被大量报道。然而关于人参FAD基因(*Panax ginseng FAD*, *PgFAD*)家族还未有研究，这是脂质抗逆研究的一个空白。人参的T2T基因组在2024年被报道组装^[10]，这为人参的基因家族的鉴定提供了基础。本研究对*PgFAD*基因家族进行了全面地鉴定以及生物信息学分析，包括系统发育进化、染色体定位、基因结构、保守基序和顺式作用调节元件分析。并且还研究了其基因扩增类型以及在不同胁迫条件下的表达模式，重要的是通过分子对接、酵母外源表达体系证明了*PgFAD2-56*可以促进不饱和脂肪酸的合成并增加转基因酵母对冷胁迫的抗性。这些研究为未来研究FAD在人参中的相关生物功能及其在人参育种中的抗逆应用奠定了基础。

1 材料与仪器

1.1 药材

人参新鲜样品采集于人工气候箱中种植的4年生植株，经重庆中医药学院李中娟助理研究员鉴定为人参*P. ginseng* C. A. Mey.。

1.2 菌株与载体

酿酒酵母*Saccharomyces cerevisiae*菌株INVSc1(*his3-Δ1/his3-Δ1 leu2/leu2 trp1-289/trp1-289 ura3-52/ura3-52*)、酵母表达载体pYES2.0及大肠杆菌*Escherichia coli* DH5 α 感受态细胞均购于北京酷来博科技有限公司。

1.3 主要试剂

植物总RNA提取试剂盒(DP432)、FastKing cDNA第一链合成试剂盒(KR116)购自天根生化科技(北京)有限公司；2 \times Phanta Max Master Mix高保真酶、同源重组试剂盒ClonExpress Ultra One

Step Cloning Kit (C115) 购自南京诺唯赞生物科技股份有限公司; Super 酵母感受态制备与转化试剂盒 Plus (SK2402) 购自北京酷来搏科技有限公司; 氨苄青霉素 (A8180)、卡那霉素 (K8020) 购自北京索莱宝科技有限公司; SC-URA 尿嘧啶缺陷型培养基购自北京泛基诺科技有限公司; 琼脂糖凝胶 DNA 回收试剂盒 (DP209) 购自天根生化科技(北京)有限公司; 其余常规试剂均为国产分析纯。

1.4 主要仪器

Veriti 96-Well Thermal Cycler 聚合酶链式反应 (PCR) 仪 (美国 Applied Biosystems 公司); 7890B 气相色谱仪, 配火焰离子化检测器 (FID, 美国 Agilent Technologies 公司); Alpha 1-4 LDplus 真空冷冻干燥机 (德国 Martin Christ 公司); JY600C 电泳仪 (北京君意东方电泳设备有限公司); Gel Doc XR+凝胶成像系统 (美国 Bio-Rad 公司); NanoDrop One 微量分光光度计 (美国 Thermo Fisher Scientific 公司); 3K15 型高速冷冻离心机 (德国 Sigma 公司); MLR-352H-PC 型人工气候箱 (日本 Panasonic 公司); SW-CJ-2FD 型超净工作台 (苏州安泰空气技术有限公司); LDZX-50KBS 型立式压力蒸汽灭菌器 (上海申安医疗器械厂)。

2 方法

2.1 *PgFAD* 基因家族的鉴定和理化性质分析

从 Figshare 网站 (<http://dx.doi.org/10.6084/m9.figshare.25477741.v1>) 下载人参基因组及注释文件。拟南芥 *FAD* 基因序列来源于 TAIR 网站 (<https://www.arabidopsis.org/>)。从 Pfam 数据库 (<http://pfam-legacy.xfam.org/>) 搜索并下载包含 *FAD* 基因保守结构域的蛋白质序列 PF00487 和 PF03405。首先使用 Blastp 程序利用 24 个拟南芥 *FAD* 作为种子序列, 在人参基因组中搜索出所有可能的 *PgFAD* 基因, 阈值设置为 1×10^{-10} 。随后使用 HMMER v3.3.2 软件检索同时含有 PF00487 和 PF03405 的完整蛋白质序列, 阈值设置为 1×10^{-10} 。将 2 种方法得到的候选蛋白序列合并, 利用 NCBI CD-search 数据库 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/search/>) 和 SMART 数据库 (<https://smart.embl.de/>) 进行验证, 剔除掉结构域不完整的序列。最终得到人参的 *PgFAD* 家族序列。随后, 使用 TBtools v2.019^[11] 软件的 Protein Paramter Calc 程序分析 *PgFAD* 基因家族的基本性质。使用 WoLF PSORT 平台 (<https://www.genscript.com/tools/wolf-psort>) 进行

亚细胞定位预测分析。

2.2 *PgFAD* 基因家族的系统发育分析及命名分类

利用 MAFF 软件对拟南芥和人参 *FAD* 家族蛋白序列进行多序列比对, 随后利用 Fastree 软件使用最大似然法进行建树, 将得到的 nwk 文件提交到 itol 网站进行进化树的可视化, 根据与拟南芥 *FAD* 蛋白的聚类距离将这些基因进行分类。

2.3 *PgFAD* 基因家族的保守基序、基因结构的分析

使用 MEME v5.10.1 在线软件分析 *PgFAD* 基因家族的保守基序, 搜索的基序数设置为 20 个。使用 TBtools 软件对输出文件进行可视化。在人参基因组注释的 gff3 文件中搜索 *PgFAD* 家族基因, 分析基因结构特征。使用 TBtools 软件中的 Visualize Gene Structure 插件进行可视化。

2.4 *PgFAD* 基因家族的基因复制类型以及共线性分析

使用 MCScanX 对越南人参和人参进行共线性分析, 使用 TBtools 的 Dual Systemy Plot for MCscanX 程序进行可视化。越南人参 *P. vietnamensis* L. 的基因组及注释序列来自于 CNGDB (<https://db.cngb.org/>), 项目登录号为 CNP0002878。

2.5 *PgFAD* 基因家族基因启动顺式作用元件分析

使用 TBtools 提取所有 *PgFAD* 基因 CDS 序列上游 2 000 bp 的序列, 上传至 plantcare 网站进行启动子元件分析, 将不同的元件类型进行整理分类, 随后使用 r 脚本进行可视化。

2.6 *PgFAD* 基因家族的基因组织表达分析

基于公开的人参数据库^[12] (<http://ginsengdb.snu.ac.kr/download.php?filename=DSC.tar.gz>) 进行 *PgFAD* 基因家族表达量的分析, 并使用 TBtools 软件对表达量进行可视化, 对相同表达量基因进行聚类。使用 CB-DOCK2 在线网站预测 *FAD* 蛋白结合位点与结合能力, 对 *PgFAD* 进行分子对接分析。

2.7 *PgFAD2-56* 在酵母中的异源表达及功能分析

人参材料来源于人工气候箱中种植的人参, 提取人参 RNA 后反转录为 cDNA 于 -20°C 冰箱保存。利用 *PgFAD2-56* 的全长序列设计引物 *PgFAD2-56-F* (actatagggcgaattcccgggATGGTCATATCCTCACG-TGCG)、*PgFAD2-56-R* (gattcgcgaacgcgtgagctc-CTACAAGTCTACAATACCTTCATGGTGT), 以人参 cDNA 作为模板, 进行扩增。扩增程序为: 预变

性 95 °C、3 min, 随后进行 34 个循环, 循环包括 95 °C、15 s, 60 °C、15 s, 72 °C、60 s, 最后 72 °C 彻底延伸 5 min。将得到的产物采用琼脂糖凝胶电泳检测并割胶回收产物, 随后使用同源重组试剂盒将得到的基因片段与切开的载体进行链接、转化大肠感受态细胞后, 利用含有氨苄抗性的 LB 平板进行阳性筛选, 菌液 PCR 确认阳性后送至公司测序, 测序无误则认为构建成功。

酿酒酵母转化的方法参照 coolaber Super 酵母感受态制备与转化试剂盒 Plus (SK2402) 说明书进行。将酿酒酵母接种于 SC-URA 液体培养基中, 30 °C、200 r/min 振荡培养至对数生长期 ($A_{600} \approx 1.0$), 4 °C、5 000 r/min 离心 5 min 收集菌体, 蒸馏水洗涤 3 次后, 使用真空冷冻干燥机于 -50 °C 干燥 24 h, 研磨成粉末。称取冻干菌粉 50 mg, 加入 2 mL 5% 硫酸-甲醇溶液, 70 °C 水浴甲酯化 1 h,

冷却后加入 1 mL 正己烷和 1 mL 饱和氯化钠溶液, 振荡混匀, 静置分层, 取上层正己烷相, 使用安捷伦 7890B 气相色谱仪 (FID 检测器, DB-23 毛细管色谱柱, 60 m×0.25 mm, 0.25 μm), 参考文献方法^[13]检测脂肪酸组分。酵母冷胁迫实验参照孙婷婷等^[14]的方法, 将野生型和转基因酵母菌液调整至 A_{600} 为 1.0, 按 10 倍梯度依次稀释至 0.1、0.01、 1×10^{-3} 、 1×10^{-4} 倍, 各取 5 μL 点种于 SC-URA 固体培养基, 分别于 30 °C 和 4 °C 倒置培养 3~5 d, 观察菌落生长情况。

3 结果与分析

3.1 *PgFAD* 家族的鉴定和基本特性

进行 Blast 和 Hmmer 筛选以及结构域验证后, 成功在人参 *T2T* 基因组中鉴定到 98 个人参 *PgFAD* 基因成员 (表 1), 根据其拟南芥 *AtFAD* 序列的相似性以及染色体上的位置, 命名为 *PgADS3-*

表 1 *PgFAD* 基因家族信息

Table 1 Information of *PgFAD* gene family

序列ID	氨基酸数量	相对分子质量	理论等电点	不稳定性指数	脂肪族指数	疏水性总平均值	亚细胞定位
<i>PgADS3-1/PgFAD6-1</i>	388	44 486.00	9.45	49.47	82.37	-0.106	叶绿体
<i>PgADS3-2/PgFAD6-2</i>	397	45 352.19	9.46	42.53	86.40	-0.055	质体
<i>PgADS3-3/PgFAD6-3</i>	397	45 346.14	9.45	40.80	84.43	-0.076	叶绿体
<i>PgDSD-1</i>	321	37 629.89	8.88	42.00	89.88	0.042	细胞质
<i>PgDSD-2</i>	321	37 491.51	7.87	44.06	88.72	0.002	细胞质
<i>PgDSD-3</i>	319	37 357.40	7.92	46.43	90.19	0.011	细胞质
<i>PgFAB2-1</i>	396	45 169.57	6.25	39.90	80.28	-0.474	叶绿体
<i>PgFAB2-2</i>	396	45 255.66	5.91	33.16	77.63	-0.435	叶绿体
<i>PgFAB2-3</i>	332	38 066.29	5.32	35.36	83.73	-0.464	细胞质
<i>PgFAB2-4</i>	396	45 270.76	6.11	37.41	80.78	-0.454	叶绿体
<i>PgFAB2-5</i>	354	40 820.76	6.24	40.62	80.17	-0.377	叶绿体
<i>PgFAB2-6</i>	396	45 042.43	6.04	42.64	82.30	-0.424	叶绿体
<i>PgFAB2-7</i>	396	45 085.54	6.21	42.68	83.03	-0.418	叶绿体
<i>PgFAB2-8</i>	396	45 342.83	6.25	36.79	79.80	-0.464	叶绿体
<i>PgFAB2-9</i>	396	45 236.61	5.86	33.35	77.63	-0.432	叶绿体
<i>PgFAD2-1</i>	382	44 352.12	8.85	38.57	94.71	-0.063	内质网
<i>PgFAD2-10</i>	390	45 382.14	8.85	37.83	93.74	-0.119	内质网
<i>PgFAD2-11</i>	571	66 454.73	8.62	42.97	89.60	-0.269	质体
<i>PgFAD2-12</i>	386	44 933.74	7.78	37.72	92.90	-0.046	内质网
<i>PgFAD2-13</i>	382	44 540.37	7.06	38.02	87.77	-0.025	质体
<i>PgFAD2-14</i>	386	45 147.97	8.81	41.49	91.94	-0.166	过氧化物酶体
<i>PgFAD2-15</i>	389	45 239.94	8.59	36.59	93.50	-0.121	内质网
<i>PgFAD2-16</i>	386	45 048.83	8.69	40.99	91.94	-0.155	过氧化物酶体
<i>PgFAD2-17</i>	973	111 410.00	8.43	33.79	93.05	0.008	质体
<i>PgFAD2-18</i>	383	44 591.16	8.41	39.51	94.70	-0.104	内质网
<i>PgFAD2-19</i>	383	43 850.41	8.08	41.18	92.61	-0.089	质体
<i>PgFAD2-2</i>	383	44 228.08	8.30	36.80	91.88	-0.087	质体
<i>PgFAD2-20</i>	911	105 682.00	7.26	37.39	90.47	-0.353	质体
<i>PgFAD2-21</i>	384	44 562.27	7.06	35.41	91.38	-0.121	质体
<i>PgFAD2-22</i>	395	45 538.37	7.70	35.38	92.51	-0.016	质体
<i>PgFAD2-23</i>	384	44 437.12	6.88	33.18	90.10	-0.110	质体
<i>PgFAD2-24</i>	386	45 054.75	8.13	40.67	90.93	-0.130	过氧化物酶体
<i>PgFAD2-25</i>	520	60 372.63	8.30	41.88	89.02	-0.177	质体

表1 (续)

序列ID	氨基酸数量	相对分子质量	理论等电点	不稳定性指数	脂肪族指数	疏水性总平均值	亚细胞定位
PgFAD2-26	383	44 280.07	8.31	37.51	90.86	-0.107	质体
PgFAD2-27	382	44 220.01	7.70	38.37	92.62	-0.108	质体
PgFAD2-28	386	45 147.97	8.81	41.49	91.94	-0.166	过氧化物酶体
PgFAD2-29	497	56 910.02	6.36	42.66	84.51	-0.300	质体
PgFAD2-3	478	54 880.90	7.99	41.90	89.92	-0.259	质体
PgFAD2-30	383	44 314.09	7.69	37.84	91.59	-0.097	质体
PgFAD2-31	427	49 611.27	8.79	37.13	96.56	-0.024	内质网
PgFAD2-32	382	44 229.99	7.32	34.84	92.59	-0.098	质体
PgFAD2-33	382	44 336.00	8.05	35.64	92.36	-0.139	质体
PgFAD2-34	386	45 048.83	8.69	40.99	91.94	-0.155	过氧化物酶体
PgFAD2-35	383	44 363.18	8.05	39.35	90.86	-0.107	质体
PgFAD2-36	382	44 215.04	8.27	37.33	91.86	-0.093	质体
PgFAD2-37	384	44 510.29	7.68	35.46	91.88	-0.121	质体
PgFAD2-38	386	45 003.70	8.39	41.84	91.68	-0.159	过氧化物酶体
PgFAD2-39	395	45 606.53	8.03	32.34	92.73	-0.015	质体
PgFAD2-4	189	21 451.66	8.66	41.72	93.76	-0.033	叶绿体
PgFAD2-40	382	43 747.39	8.12	42.24	94.63	-0.032	内质网
PgFAD2-41	389	45 111.88	8.84	36.07	96.50	-0.115	内质网
PgFAD2-42	421	48 784.18	8.86	37.75	87.05	-0.210	质体
PgFAD2-43	386	44 987.79	8.14	42.29	93.94	-0.076	内质网
PgFAD2-44	395	45 577.45	8.03	32.34	92.00	-0.029	质体
PgFAD2-45	384	44 309.21	8.03	39.27	100.29	0.013	内质网
PgFAD2-46	192	22 547.99	9.45	46.76	83.23	-0.307	细胞质
PgFAD2-47	517	59 092.14	8.62	40.36	88.63	-0.068	质体
PgFAD2-48	381	44 135.94	8.81	36.42	94.70	-0.037	内质网
PgFAD2-49	382	44 257.08	8.02	37.18	92.59	-0.092	内质网
PgFAD2-5	382	44 228.79	7.06	37.68	90.58	-0.118	质体
PgFAD2-50	382	44 217.87	7.04	37.06	91.07	-0.118	质体
PgFAD2-51	382	44 173.86	7.31	35.86	91.34	-0.104	质体
PgFAD2-52	406	46 578.53	7.10	33.89	86.03	-0.100	细胞质
PgFAD2-53	382	44 290.08	7.31	36.63	90.84	-0.116	内质网
PgFAD2-54	382	44 243.05	8.02	37.23	91.34	-0.105	质体
PgFAD2-55	385	44 821.68	8.12	33.31	93.14	-0.034	质体
PgFAD2-56	218	24 807.47	9.28	39.32	81.88	-0.371	叶绿体
PgFAD2-57	392	45 272.90	6.73	29.08	83.62	-0.120	质体
PgFAD2-58	384	44 474.15	7.68	35.08	91.38	-0.121	质体
PgFAD2-59	386	45 054.83	7.41	41.97	93.19	-0.076	内质网
PgFAD2-6	384	44 478.23	7.68	35.46	92.66	-0.121	质体
PgFAD2-60	390	45 423.20	8.85	37.52	94.00	-0.126	内质网
PgFAD2-61	383	44 300.15	8.49	37.20	91.88	-0.094	质体
PgFAD2-62	387	45 071.91	7.79	35.55	92.92	-0.047	质体
PgFAD2-63	383	44 262.10	8.30	37.70	92.90	-0.073	质体
PgFAD2-64	382	43 699.34	8.12	41.52	95.39	-0.032	内质网
PgFAD2-65	382	44 264.08	7.32	37.39	92.36	-0.104	内质网
PgFAD2-66	476	54 014.04	8.46	37.93	86.37	-0.184	质体
PgFAD2-67	385	44 829.66	8.12	32.45	92.39	-0.046	质体
PgFAD2-68	384	44 466.16	7.68	35.99	92.63	-0.113	质体
PgFAD2-69	382	44 264.08	7.32	37.39	92.36	-0.104	内质网
PgFAD2-7	383	44 246.05	8.30	37.70	91.88	-0.087	质体
PgFAD2-70	382	44 309.11	6.85	38.87	93.61	-0.101	质体
PgFAD2-71	382	44 267.03	7.04	37.73	93.35	-0.105	质体
PgFAD2-72	381	44 235.96	8.73	35.73	94.96	-0.055	内质网
PgFAD2-73	412	47 814.06	7.32	37.55	88.25	-0.169	质体
PgFAD2-74	392	45 239.78	6.92	30.04	83.14	-0.156	细胞质
PgFAD2-8	383	44 246.05	8.30	37.70	91.88	-0.087	质体
PgFAD2-9	1 035	11 6954.10	7.08	54.65	74.65	-0.510	质体
PgFAD3	455	51 862.58	9.17	35.89	80.33	-0.282	叶绿体
PgFAD6-1	441	51 213.78	9.24	52.40	89.61	-0.077	液泡
PgFAD6-2	441	51 202.76	9.24	54.75	88.75	-0.095	液泡
PgFAD7	445	50 894.46	9.16	29.29	84.47	-0.220	质体
PgFAD8	436	50 125.67	9.15	33.15	83.56	-0.215	质体
PgSLD-1	734	81 468.60	6.55	30.98	91.04	0.090	质体
PgSLD-2	706	78 172.51	6.61	32.98	89.41	0.041	质体
PgSLD-3	454	52 053.53	8.83	38.05	93.46	0.054	质体
PgSLD-4	454	51 955.40	8.67	38.55	93.24	0.065	质体

1/PgFAD6-1 ~ PgADS3-3/PgFAD6-3、PgDSD-1 ~ PgDSD-3、PgFAB2-1~PgFAB2-9、PgFAD3、PgFAD6-1 ~ PgFAD6-2、PgFAD7、PgFAD8、PgSLD-1 ~ PgSLD-4、PgFAD2-1~PgFAD2-74、PgFAD2 的基因数量明显高于拟南芥,推测是因为全基因组复制导致了基因数量的增加。PgFAD 家族氨基酸数目在 189~1035,成员相对分子质量分布在 21 450 (PgFAD2-4) ~11 690 (PgFAD2-9),多数集中于 38 000~60 000。等电点呈现亚族差异性,PgFAB2、PgSLD 亚族均为酸性蛋白(理论等电点<7),其余亚族基因为偏碱性蛋白(理论等电点>7)。不稳定系数为 29.85 (PgFAD2-57) ~54.75 (PgFAD6-2),大多数为不稳定蛋白。脂肪族指数普遍较高,介于 74.65 (PgFAD2-9) ~100.29 (PgFAD2-45)。所有成员的亲水性平均值均为负值(-0.51~-0.002),表明整体亲水性,符合其作为酶蛋白的功能定位。亚细胞定位预测表明,PgFAD 家族主要定位在叶绿体和质体,除此之外,有 19 个 PgFAD2 定位于内质网,3 个 PgDSD

以及 4 个 FAB 基因定位于细胞质,PgFAD6-1、PgFAD6-2 定位于液泡,PgFAD2-34、PgFAD2-38 定位于过氧化物酶体。

3.2 PgFAD 家族系统进化分析

对人参 98 个 PgFAD 和拟南芥的 24 个 AtFAD 蛋白质序列进行多序列比对,并利用最大似然法构建进化树进行系统进化关系分析。由图 1 可知,FAD 基因可分为 6 个不同的组:ADS、SLD、FAD3/FAD7/FAD8、FAD6、FAD2 和 FAB,在 6 个亚家族中,FAD2 亚组是最大的 1 个,包含 PgFAD2,推测 PgFAD2 数量的显著增加是人参具有耐冷性的原因之一,这与之前文章的观点相似^[9],其次数量最多的 PgFAB 基因,包含 9 个 PgFAB,SLD 亚族基因为 4 个、PgADS3/PgFAD5 亚族与 PgDSD 亚族各 3 个此外还含有 2 个 PgFAD6 亚族基因以及 FAD3/7/8 亚族的各 1 个 PgFAD3、PgFAD7、PgFAD8。这些家族成员在进化过程中分化程度较大,可能发挥不同的功能和作用。

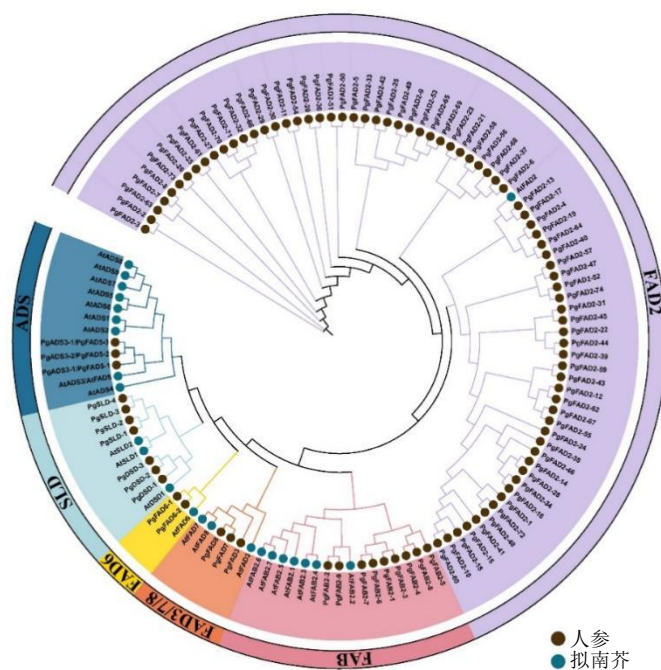


图 1 人参和拟南芥的 FAD 基因家族进化树分析

Fig. 1 Phylogenetic analysis of FAD gene family in *P. ginseng* and *Arabidopsis thaliana*

3.3 PgFAD 家族蛋白的保守基序和基因结构分析

使用 MEME 软件分析 PgFAD 蛋白氨基酸序列的保守基序,并且利用基因注释文件来进行基因结构的可视化,用以分析 PgFAD 基因家族成员的多样性和相似性。如图 2 所示,保守基序和基因结构可视化表明了相同的亚家族共享相同的基因结构类

型以及保守基序。PgFAD2 亚族的基因结构较为简单,大多只含有 1 个外显子,少部分含有 2~3 个外显子。而其他亚族则具有较为复杂的基因结构。保守基序的分析也证明亚家族之间具有差异性,亚家族内部的保守基序更为相似。例如 FAD2 亚族具有 Motif 1~11 和 Motif 16 基序。FAB 亚族大多

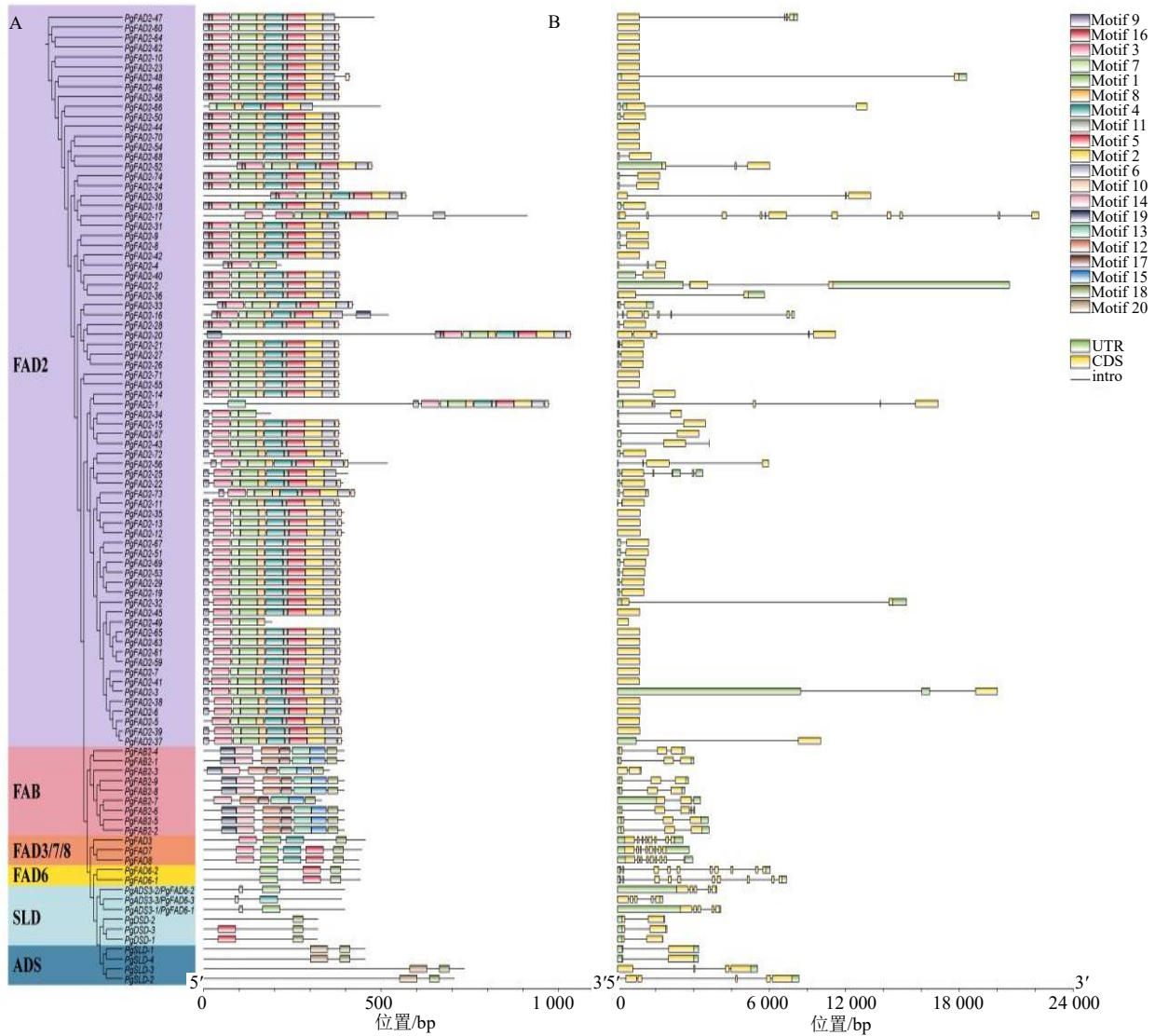


图2 PgFAD 家族编码蛋白的保守基序 (A) 和基因结构 (B) 分析

Fig. 2 Analysis of conserved motifs (A) and gene structures (B) of PgFAD family in *P. ginseng*

含有 Motif 12~14、Motif 15、Motif 17、Motif 18。而 FAD3/7/8 亚族共同含有 Motif 1、Motif 4、Motif 14、Motif 18，FAD6 亚族与 FAD3/7/8 不同的是缺少了 Motif 4 和 Motif 14，但都含有 Motif 16，暗示了其虽然具有相近的序列相似度，但其功能具有差异。SLD 亚组内部的 ADS 和 DSD 基因之间也具有基序差异，ADS 共享 Motif 11，而 DSD 共享 Motif 18，SLD 亚组共同具有 Motif 18 和 Motif 20。这些蛋白基序和结构域差异是 PgFAD 基因功能多样性的基础。

3.4 PgFAD 家族蛋白的顺势作用元件分析

为了分析 PgFAD 的功能特性，通过鉴定 98 个成员的转录起始位点上游 2000 bp 区域内的序列得到了 56 种不同的顺势作用元件。如图 3 所示，所

有顺式作用元件可分为 4 大类，即光反应、激素调节、应激反应和植物生长发育元件。其中光响应元件最多，暗示 PgFAD 基因可能会受到光信号的调节从而影响植物生长发育，其中包括 Box4、G-Box、TCT-Motif 等不同的光响应顺式作用元件。虽然生长发育元件类型多样，但激素响应元件数量更多，其中有脱落酸响应元件 ABRE，生长素响应元件 AuxRR-core 等多种激素的响应元件，表明其可以整合到激素调控植物代谢的网络中，从而影响植物生长发育。此外还有一些重要应激反应元件，例如厌氧诱导元件 ARE、GC-motif，低温响应元件 LTR、干旱响应元件 MBS 以及防御因子 TC-rich repeats，这些元件赋予了 PgFAD 在人参多种胁迫中发挥作用。

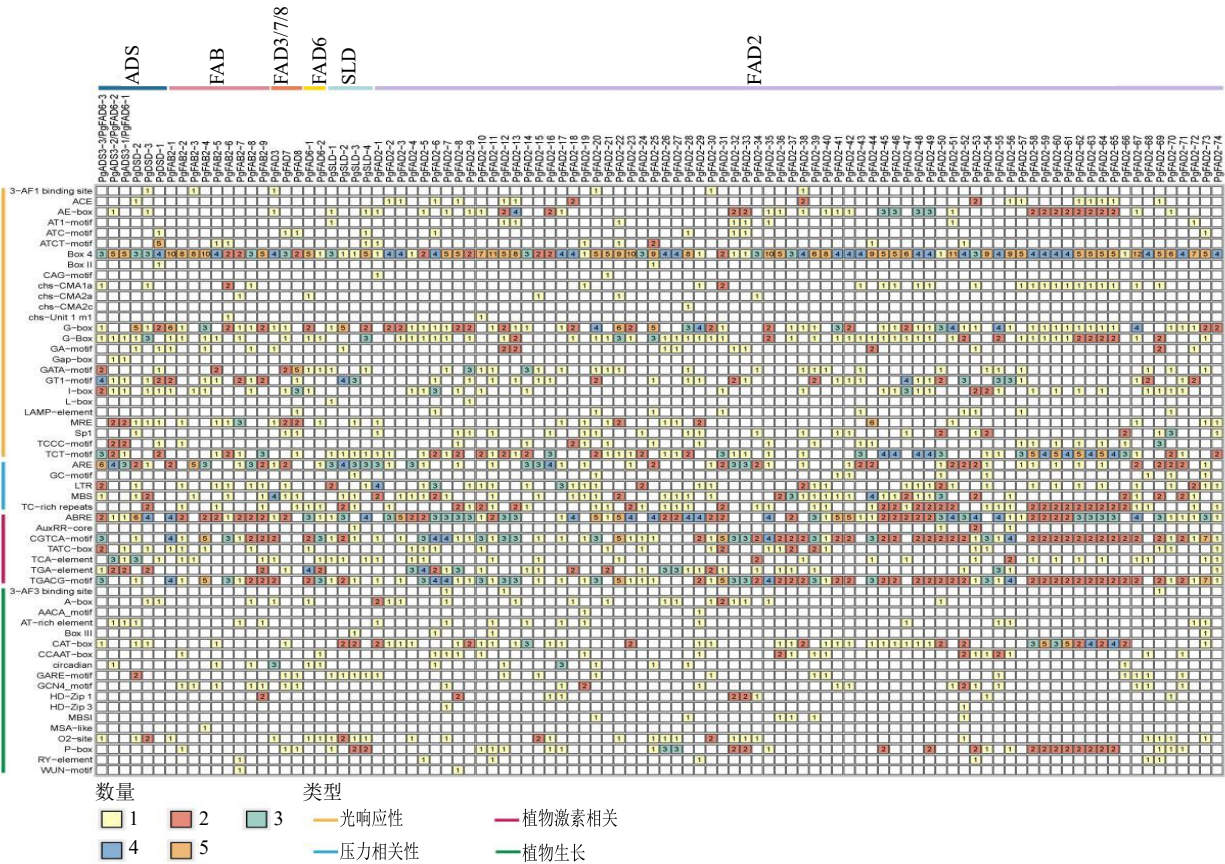


图3 人参基因家族顺式作用元件分析

Fig. 3 Cis-regulatory element analysis of *P. ginseng* FAD gene family

3.5 *PgFAD* 家族的共线性以及进化分析

通过对人参基因组与越南人参基因组的共线性分析发现, *PgFAD* 基因家族与越南人参基因组共有 70 个基因对 (图 4), 并且对其余没有基因对的基因检查发现大部分为 FAD2 亚组, 这说明 FAD2 亚组在人参基因组里有着显著的扩张。

3.6 *PgFAD* 家族在胁迫处理下的表达模式分析

植物经常受到各种环境胁迫的挑战, 为了研究 *FAD* 基因在人参遭受胁迫下的表达模式, 本研究基于公开的 RNA-seq 数据分析了不同胁迫胁迫处理下的 *FAD* 基因的差异表达量。如图 5 所示, 5 个 *FAD* 基因 *PgFAD2-15*、*PgFAD2-22*、

PgFAD2-22、*PgFAD2-30*、*PgFAD2-56* 以及 1 个 *FAB* 基因 *PgFAB2-5* 在人参组织中整体表达量最高, 说明这几个基因可能是 *FAD* 基因家族中在人参脂肪酸代谢中的关键基因。并且还发现, 大部分 *FAD2* 家族在受到温度胁迫诱导时, 其表达量均会上调, 表明这一部分 *FAD2* 在人参胁迫发挥了关键作用。并且还发现 *PgFAD2-29*、*PgFAD2-43*、*PgFAD2-72* 在受到干旱胁迫时, 表达量上升显著。其余基因虽然相对表达量较低, 例如 *PgDSD1*、*PgFAD2-35*、*PgFAD2-8* 等, 但其受到胁迫时, 表达量也会上升, 这些基因也可能对植物抗逆起关键作用。

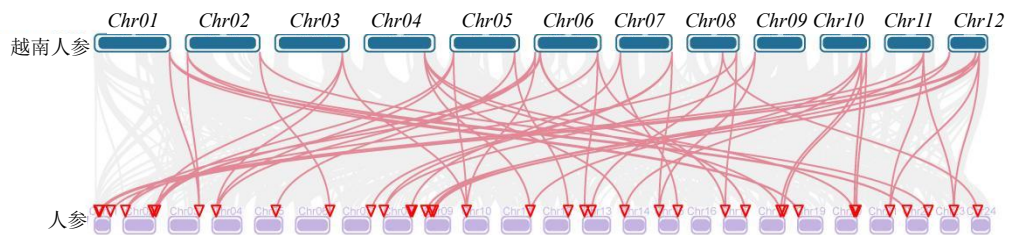


图4 人参与越南人参基因家族共线性分析

Fig. 4 Synteny analysis of FAD gene family between *P. ginseng* and *P. vietnamensis*

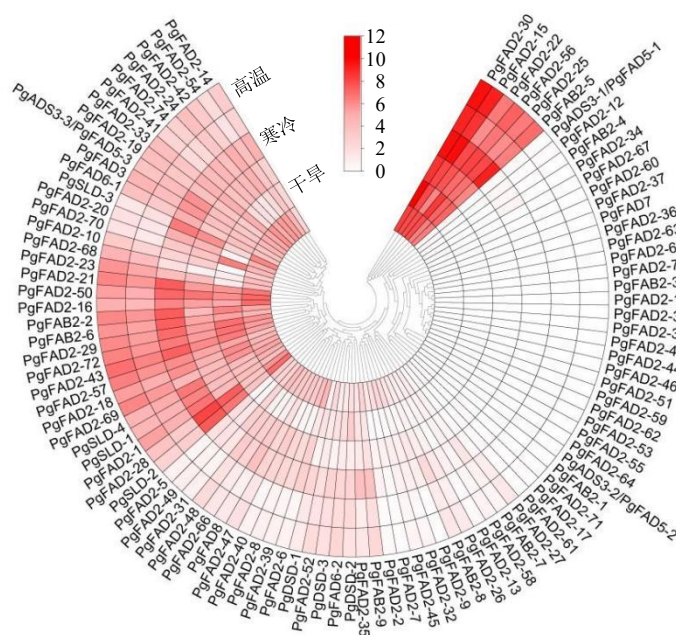


图 5 *PgFAD* 基因家族在干旱、寒冷、高温胁迫下的表达量变化
 Fig. 5 Expression profiles of *PgFAD* gene family under drought, cold, and heat stresses

3.7 *PgFAD* 的分子对接分析

为了分析表达量较高的几个 FAD 对于油酸的亲和性，使用 CB-DOCK2 在线网站预测了几个 FAD 蛋白与油酸 (C18:1) 的结合位点与结合能力。图 6 显示了 FAD2-15、FAD2-22、FAD2-25、FAD2-30、FAD2-

56 的三维结构与油酸 (C18:1) 的结合位点，预测结果显示 FAD2-56 与油酸的结合能最低，为 -6.5 kcal/mol。结合能越低表示蛋白质和配体之间相互作用的可能性越高，推测 FAD2-56 对油酸 (C18:1) 的底物偏好性高于其他几个高表达的 *FAD2* 基因。

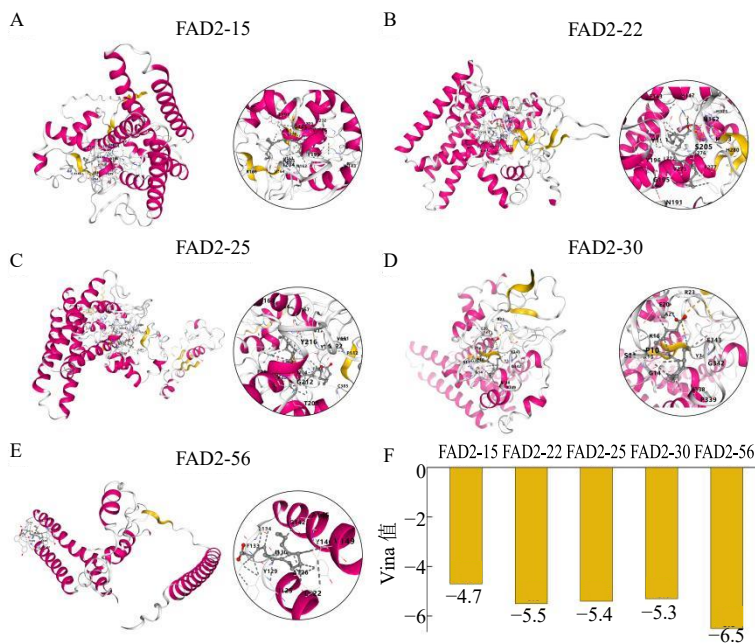


图 6 FAD2-15 (A)、FAD2-22 (B)、FAD2-25 (C)、FAD2-30 (D)、FAD2-56 (E) 和油酸 (C18:1) 的分子对接分析及最低结合能 (F)

Fig. 6 Molecular docking analysis and minimum binding energy (F) of FAD2-15 (A), FAD2-22 (B), FAD2-25 (C), FAD2-30 (D), FAD2-56 (E), and oleic acid (C18:1)

3.8 人参 PgFAD2-56 在酵母中的异源表达改变了脂肪酸谱并增加了酵母冷胁迫耐受性

从上述转录组数据观察到, 人参 *PgFAD2-56* 在人参中表达量最高, 且胁迫下表达量也有相应升高, 推测其对脂肪酸的去饱和能力较强, 具有基因工程靶点潜力。在酵母中进行异源表达来验证 *PgFAD2-56* 功能。将基因片段以同源重组的方式连

接到酵母表达载体 pYES2.0 上, 将构建好的酵母表达载体 pYES2-*FAD2-56* 转入酿酒酵母菌株 INVSc1 中, 在 SC-URA 固体培养基 (含卡纳) 上进行筛选, 成功转入酿酒酵母菌株 INVSc1 中后对酵母进行扩繁收集。提取总脂肪酸并甲酯化后, 利用气相色谱仪检测野生型与转基因酵母的脂肪酸组分, 图 7-A、7-B 显示, 转入 *PgFAD2-56* 后, 转基因酵母的油酸

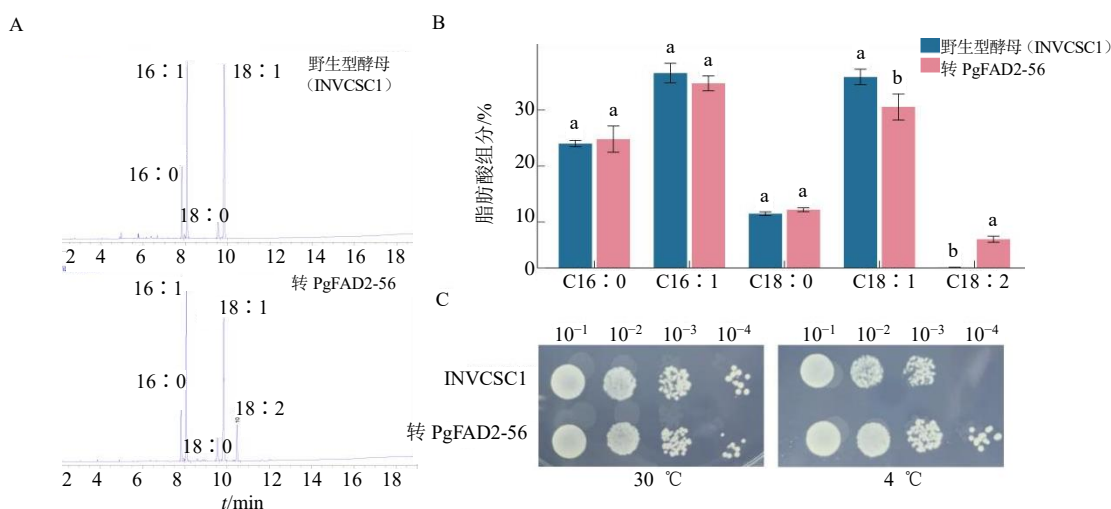


图 7 野生型酵母和转入 *PgFAD2-56* 酵母的气相色谱图 (A)、野生型酵母和转 *PgFAD2-56* 酵母的脂肪酸组分 (B) 和野生型酵母和转 *PgFAD2-56* 酵母的低温胁迫实验 (C)

Fig. 7 Gas chromatograms of wild-type yeast and *PgFAD2-56* converted yeast (A), fatty acid components of wild-type yeast and *PgFAD2-56* converted yeast (B), low-temperature stress of wild-type yeast and *PgFAD2-56* converted yeast (C)

(C18:1) 含量降低约 5.34%, 并且检测到了野生型酵母中没有的亚油酸 (C18:2), 含量约占总脂肪酸含量的 5.11%, 为了进一步验证脂肪酸变化是否对抵抗冷胁迫具有作用, 进行了酵母低温胁迫实验, 图 7-C 表明在 30 °C 环境下, 野生型酵母和转 *PgFAD2-56* 酵母在每个浓度梯度下差异较小, 而在 4 °C 环境下, A_{600} 值为 0.01 倍梯度时出现差异, 这种差异到 1×10^{-3} 倍梯度时更为明显, 野生型酵母的生长受到了明显的抑制, 而转 *PgFAD2-56* 酵母仍可以生长。说明 *PgFAD2-56* 基因可以增强酵母耐受低温的能力。

4 讨论

FAD 通过影响细胞膜流动性, 从而在植物的生长发育和逆境胁迫中发挥重要作用。迄今为止, FAD 基因家族已经在多个植物中被鉴定和表征, 包括杨树 (32 个) [15]、小麦 (82 个) [16]、拟南芥 (24 个) 和水稻 (20 个) [17] 等, 其家族成员数量存在显著差异, 这反映了基因复制与丢失事件在不同物种进化历程中的特异性 [18]。这种差异化的基因扩张可能是

植物对不同环境胁迫的适应机制。人参作为一种重要的药用植物, 其 FAD 基因家族还尚未报导。本研究首次基于人参端粒到端粒 (T2T) 完整基因组对 FAD 基因家族进行系统鉴定。相较于传统基因组组装, T2T 技术解决了高重复区域和复杂结构变异区域的组装难题, 显著提高了基因注释的准确性 [10]。

在这项研究中, 在人参基因组当中鉴定出了 98 个 *PgFAD* 基因。所有的 FAD 基因编码蛋白均为亲水性蛋白, 这是植物 FAD 基因的普遍现象 [19-20], 有研究表明, 亲水性蛋白更有利于生物体响应非生物胁迫、减少细胞损伤。依据进化树可以将 *PgFAD* 基因分为 *ADS*、*SLD*、*FAD3/FAD7/FAD8*、*FAD6*、*FAD2* 和 *FAB* 6 个亚族。这些基因分组模式与之前的研究结果相同, 例如牡丹 [21]、香蕉 [6] 等。每一个小分支都观察到相似的遗传结构, 具有高度的亚家族保守特异性。SAD 亚家族基因中有 2~3 个外显子, 与花生一致 [22]; FAD3/7/8 亚家族包含 7~8 个外显子, 与拟南芥类似。研究表明, 内含子的插入是外显子重排的结果, 在基因进化过程中起着重要作用 [23]。

并且不同亚组内部序列编码的蛋白质也具有基本相同的基序,这与水稻^[17]、甘蓝型油菜^[24]中的结果类似,表明 *FAD* 基因家族在物种间高度保守。*PgFAD2* 亚家族多数为单外显子结构(图2),保守基序高度统一(Motif 1~11, 16),暗示其通过基因复制快速扩增且功能冗余度较高。*FAD3/7/8*(含 Motif 1/4/14/18)和 *FAD6*(含 Motif 16 但缺失 Motif 4/14)虽序列相似度较高,但基序组合差异提示功能分化,例如 *FAD3/7/8* 特异性参与亚油酸(18:2)向 C18:3 的转化,以增加亚麻酸(C18:3)的含量。*FAD6* 是质体内膜上的 ω -6 型脂肪酸去饱和酶,可将初步形成的甘油酯甘油骨架上的油酸(18:1)或棕榈油酸(16:1)还原成亚油酸(18:2)或棕榈亚油酸(16:2)^[25]。*PgFAD2*(74个)和 *PgFAB2*(9个)的显著扩增与拟南芥等模式植物形成鲜明对比(图2)。这种扩张可能通过基因剂量效应增强人参对低温的适应性,*FAD2* 催化油酸(C18:1)向亚油酸(C18:2)转化,而 *FAB2* 生成油酰-ACP(C18:1-ACP),二者共同提升膜脂不饱和度^[25]。*PgFAD2-15/22/30/56* 和 *PgFAB2-5* 在多个组织中高表达(图5),可能作为脂肪酸代谢枢纽基因维持基础膜脂不饱和度,为人参越冬提供结构保障。

在真核生物中,基因转录激活受上游启动子区顺式作用元件的精密协调,这些元件是植物响应环境胁迫的核心调控环节^[26]。光照是人参种植的限制因素,在人参皂苷生物合成中发挥作用。光响应元件在 *PgFAD* 基因的启动子中大量存在,表明 *FAD* 基因的调控与光信号密切相关,据报道^[27],黄瓜子叶中的亚油酸和 α -亚麻酸在光的刺激下有所增加,拟南芥 *FAD2-3* 和 *FAD2-4* 基因在冷胁迫下的表达是光依赖性的,是由于间接激素作用或光调节元件对 *FAD2-3* 和 *FAD2-4* 启动子的直接作用。综上所述,*PgFAD* 基因在通过改变脂肪酸组分以响应非生物胁迫的过程中,可能与光信号通路存在协同调控关系,这为下一步研究 *PgFAD* 基因的调控机制提供了方向。此外,人参启动子区域中大量存在的不同类型的激素响应元件也暗示了其整合在不同激素的调控网络中,为复杂的植物抗逆网络做出贡献^[28]。

为了更直接地观察 *PgFAD* 家族在胁迫时的响应,分析了公开转录组数据。发现相较于干旱胁迫,*PgFAD* 在响应高温和低温胁迫时,其表达量上升基因较多。*PgFAD2-15*、*PgFAD2-22*、*PgFAD2-25*、*PgFAD2-30*、*PgFAD2-56*、*PgFAB2-5* 在整个 *PgFAD*

家族中表达量较高,说明其可能是人参中发挥主要催化功能的 *FAD* 基因。这些基因的表达模式揭示了 *PgFAD* 家族在不同逆境胁迫下的特异性调控机制,特别是在温度胁迫下的响应。*PgFAB2-5* 与拟南芥 *SAD* 同源,后者在冷驯化中上调以增加油酸合成;同时,*PgFAD2* 的扩张与水稻 *GmFAD3A*^[17]、花生 *AhFAD3*^[22] 等抗寒基因功能一致,强烈提示 *PgFAD2* 通过增加多不饱和脂肪酸提升膜流动性,避免低温致膜相变。这些基因表达量的变化,印证了启动子中富集的胁迫响应元件(如 LTR、MBS、TC-rich repeats)的功能性。酿酒酵母是一种成熟的异源表达载体^[14],转入 *PgFAD2-56* 基因的酵母菌株的脂肪酸谱发生了改变,使酵母产生了本身没有的亚油酸,证明了 *PgFAD2-56* 具有酶活性并且可以将油酸转化为亚油酸,不饱和脂肪酸的增加也使酵母的抗冷能力得到了提升。人参作为四倍体药用植物,其分布区(东北亚)的严寒环境与二倍体近缘种(如三七)的温暖生境形成鲜明对比。T2T 基因组驱动的 *FAD* 家族鉴定揭示了人参通过基因复制策略优化膜脂代谢通路的核心适应机制。*PgFAD2* 的扩张和高表达成员的鉴定为分子育种提供靶点,可通过编辑其启动子或调控高表达基因提升抗逆性。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

- [1] Zhang H M, Zhu J H, Gong Z Z, et al. Abiotic stress responses in plants [J]. *Nat Rev Genet*, 2022, 23(2): 104-119.
- [2] He M, Ding N Z. Plant unsaturated fatty acids: Multiple roles in stress response [J]. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 562785.
- [3] Xiao R X, Zou Y R, Guo X R, et al. Fatty acid desaturases (FADs) modulate multiple lipid metabolism pathways to improve plant resistance [J]. *Mol Biol Rep*, 2022, 49(10): 9997-10011.
- [4] Bhattacharya A. Lipid metabolism in plants under low-temperature stress: A review [M]. Singapore: Springer Singapore, 2022: 409-516.
- [5] Jin Y, Wang Y Q, Lu Q H, et al. Genome-wide analysis of fatty acid desaturase (FAD) gene family in *Camellia sinensis*: Identification, expression and their biochemical functions in low temperature resistance [J]. *Ind Crops Prod*, 2024, 222: 119755.
- [6] Cheng C Z, Liu F, Sun X L, et al. Genome-wide identification of FAD gene family and their contributions

- to the temperature stresses and mutualistic and parasitic fungi colonization responses in banana [J]. *Int J Biol Macromol*, 2022, 204: 661-676.
- [7] Liu H L, Yin Z J, Xiao L F, et al. Identification and evaluation of ω -3 fatty acid desaturase genes for hyperfortifying α -linolenic acid in transgenic rice seed [J]. *J Exp Bot*, 2012, 63: 3279-3287.
- [8] Liu C X, Xiao P G. Recent advances on ginseng research in China [J]. *J Ethnopharmacol*, 1992, 36(1): 27-38.
- [9] Kim N, Jayakodi M, Lee S, et al. Genome and evolution of the shade - requiring medicinal herb *Panax ginseng* [J]. *Plant Biotechnol J*, 2018, 16(11): 1904-1917.
- [10] Song Y T, Zhang Y T, Wang X, et al. Telomere-to-telomere reference genome for *Panax ginseng* highlights the evolution of saponin biosynthesis [J]. *Hortic Res*, 2024, 11(6): uhae107.
- [11] Chen C J, Wu Y, Li J W, et al. TBtools-II: A “one for all, all for one” bioinformatics platform for biological big-data mining [J]. *Mol Plant*, 2023, 16(11): 1733-1742.
- [12] Jayakodi M, Choi B S, Lee S C, et al. Ginseng Genome Database: An open-access platform for genomics of *Panax ginseng* [J]. *BMC Plant Biol*, 2018, 18(1): 62.
- [13] Huang X, Zhou Y, Shi X, et al. PfbZIP85 transcription factor mediates ω -3 fatty acid-enriched oil biosynthesis by down-regulating PflPAT1B gene expression in plant tissues [J]. *Internat J Mol Sci*, 2024, 25(8): 4375.
- [14] 孙婷婷, 刘瑞鹏, 杜鹏禹, 等. 过表达平菇 MADS-box 转录因子提高酿酒酵母多种胁迫耐受性 [J]. *食品科技*, 2025, 50(5): 18-26.
- [15] Wei H, Movahedi A, Xu S Z, et al. Genome-wide characterization and expression analysis of fatty acid desaturase gene family in poplar [J]. *Int J Mol Sci*, 2022, 23: (19):11109.
- [16] Hajiahmadi Z, Abedi A, Wei H, et al. Identification, evolution, expression, and docking studies of fatty acid desaturase genes in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *BMC Genom*, 2020, 21(1): 778.
- [17] E Z G, Chen C, Yang J Y, et al. Genome-wide analysis of fatty acid desaturase genes in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Sci Rep*, 2019, 9: 19445.
- [18] Johnson D A, Thomas M A. The monosaccharide transporter gene family in *Arabidopsis* and rice: A history of duplications, adaptive evolution, and functional divergence [J]. *Mol Biol Evol*, 2007, 24(11): 2412-2423.
- [19] 张明亚, 庞胜群, 刘玉东, 等. 番茄FAD基因家族的鉴定与表达分析 [J]. *生物技术通报*, 2024, 40(7): 150-162.
- [20] 侯静静, 赵利, 王斌. 亚麻 FAD 基因家族的生物信息学鉴定分析 [J]. *寒旱农业科学*, 2023, 2(3): 246-253.
- [21] Li J, Wang Q, Han C, et al. Transcriptional analysis of different cultivars and genome-wide identification of FAD gene family in tree peony [J]. *Agronomy*, 2024, 14(10): 2378.
- [22] Peng Z Y, Ruan J, Tian H Y, et al. The family of peanut fatty acid desaturase genes and a functional analysis of four ω -3 AhFAD3 members [J]. *Plant Mol Biol Report*, 2020, 38(2): 209-221.
- [23] Rzhetsky A, Hsu L C, et al. Exon/intron structure of aldehyde dehydrogenase genes supports the “introns-late” theory [J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 1997, 94(13): 6820-6825.
- [24] Xu L, Zeng W J, Li J J, et al. Characteristics of membrane-bound fatty acid desaturase (FAD) genes in *Brassica napus* L. and their expressions under different cadmium and salinity stresses [J]. *Environ Exp Bot*, 2019, 162: 144-156.
- [25] Ohlrogge J, Browse J. Lipid biosynthesis [J]. *The Plant Cell*, 1995, 7(7): 957-970.
- [26] Li R, Zhu F, Duan D. Function analysis and stress-mediated cis -element identification in the promoter region of VqMYB15 [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2020, 15(7): 1773664.
- [27] Murphy D J, Stumpf P K. Light-dependent induction of polyunsaturated fatty acid biosynthesis in greening cucumber cotyledons [J]. *Plant Physiol*, 1979, 63(2): 328-335.
- [28] Dar A A, Choudhury A R, Kancharla P K, et al. The FAD2 gene in plants: occurrence, regulation, and role [J]. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 1789.

[责任编辑 时圣明]