

张晓春,王要闯,刘平丽,等.高粱 *FAD* 基因家族的全基因组鉴定与生物信息学分析[J].山西农业科学,2026,54(1):39-52.

ZHANG X C, WANG Y C, LIU P L, et al. Whole genome identification and bioinformatics analysis of *FAD* gene family in sorghum [J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2026, 54(1):39-52.

doi:10.26942/j.cnki.issn.1002-2481.2026.01.05

高粱 *FAD* 基因家族的全基因组鉴定与生物信息学分析

张晓春¹,王要闯¹,刘平丽²,徐玲³,王凤宇³,高珂珂⁴,王军凤³,王栋³,宋军锋¹

(1.鹤壁市农业科学院,河南 鹤壁 458030;2.鹤壁市农业农村局,河南 鹤壁 458030;3.河南省现代种业有限公司,

河南 郑州 450000;4.中央储备粮驻马店直属库有限公司,河南 驻马店 463000)

摘要:脂肪酸去饱和酶(*FAD*)通过催化脂肪酸酰基链双键形成调控不饱和脂肪酸合成,在植物生长发育及逆境响应中发挥重要作用。为解析高粱 *FAD* 基因家族的分子特征,基于水稻 20 个 *FAD* 蛋白序列,采用 Blastp 与隐马尔可夫模型(HMM)联合筛选,从高粱基因组中鉴定出 24 个 *SbFAD* 基因家族成员,并系统开展生物信息学分析。结果表明,24 个 *SbFAD* 基因不均匀分布于 9 条染色体上,其中,第 1、2、4 号染色体分布密度最高(各含 4 个成员);蛋白理化特性分析表明, *SbFAD* 蛋白氨基酸残基数为 325~480 个,理论等电点(pI)为 5.26~9.33,多数呈亲水性;系统进化分析结果揭示, *SbFAD* 蛋白与水稻同源基因高度保守,且同一亚家族成员具有相似的保守基序;基因结构呈现显著差异,外显子数量 2~10 个,其中, *SbFAD21* 含 10 个外显子;所有成员蛋白均含典型 *FAD* 结构域, *SbFAD06*、*SbFAD09* 额外携带细胞色素 b5(Cyt-b5)结构域;亚细胞定位预测结果显示,主要定位于叶绿体与质膜,二级结构以 α -螺旋和无规则卷曲为主;基因复制分析结果提示,片段重复事件参与家族扩增,且与玉米、水稻 *FADs* 呈现高度同源;启动子区富集激素响应、非生物胁迫及发育相关顺式作用元件;表达谱分析结果显示,热图聚类 I 的 6 个成员在高粱全生育期及多组织中广泛表达。文章系统阐明了高粱 *FAD* 基因家族进化特征与功能分化模式。

关键词:高粱;脂肪酸去饱和酶;隐马尔可夫模型;基因家族;亚细胞定位

中图分类号: S514 **文献标识码:** A **文章编号:** 1002-2481(2026)01-0039-14

Whole Genome Identification and Bioinformatics Analysis of *FAD* Gene Family in Sorghum

ZHANG Xiaochun¹, WANG Yaochuang¹, LIU Pingli², XU Ling³, WANG Fengyu³,

GAO Keke⁴, WANG Junfeng³, WANG Dong³, SONG Junfeng¹

(1. Hebi Academy of Agricultural Sciences, Hebi 458030, China; 2. Hebi City Bureau of Agriculture and

Rural Affairs, Hebi 458030, China; 3. Henan Modern Seed Industry Co., Ltd., Zhengzhou 450000, China;

4. Sinograin Zhumadian Depot Co., Ltd., Zhumadian 463000, China)

Abstract: Fatty acid desaturases(*FADs*) play an important role in plant growth, development, and stress response by catalyzing the formation of double bonds in fatty acid acyl chains to regulate unsaturated fatty acid synthesis. To analyze the molecular characteristics of the *FAD* gene family in sorghum, in this study, a combined screening strategy of Blastp and Hidden Markov Model(HMM) was used based on 20 *FAD* protein sequences in rice to identify 24 *SbFAD* gene family members from the sorghum genome, and bioinformatics analysis was systematically conducted. The research results showed that 24 *SbFAD* genes were unevenly distributed on 9 chromosomes, with the highest distribution density on chromosomes 1, 2, and 4(each containing 4 members). The analysis of protein physicochemical properties showed that the number of amino acid residues in *SbFAD* protein ranged from 325 to 480, with a theoretical isoelectric point(pI) of 5.26-9.33, and most of them were

收稿日期:2025-01-12

基金项目:2024 年鹤壁市重大创新专项

作者简介:张晓春,副研究员,主要从事玉米育种与示范推广研究,E-mail:zxc7169@126.com;张晓春、王要闯为同等贡献作者

通信作者:宋军锋,助理研究员,硕士,主要从事玉米分子遗传育种研究,E-mail:songjf6688@163.com

hydrophilic. Systematic evolutionary analysis revealed that SbFAD protein was highly conserved with rice homologous genes, and members of the same subfamily had similar conserved motif compositions. The gene structure showed significant differences, with a range of 2–10 exons, among which *SbFAD21* contained 10 exons. All members contained typical fatty acid desaturase domains, with SbFAD06/SbFAD09 carrying an additional cytochrome b5(Cyt-b5) domain. Subcellular localization prediction showed that it was mainly located in chloroplasts and plasma membranes, with secondary structures mainly consisting of alpha helixes and random coils. Gene replication analysis suggested that fragment duplication events were involved in family amplification and highly homologous to *FADs* in maize and rice. The promoter region was enriched with hormone responsive, abiotic stress, and developmental related cis acting elements. Expression profiling analysis showed that six members of Heatmap clustering I were widely expressed throughout the entire growth period and multiple tissues of sorghum. This study provided a systematic elucidation of the evolutionary characteristics and functional differentiation patterns of the sorghum *FAD* gene family.

Keywords: sorghum; fatty acid desaturase; Hidden Markov Model; gene family; subcellular localization

植物细胞生物膜的结构完整性与功能稳定性直接决定其逆境适应能力,其中,膜脂的脂肪酸组成是调控膜系统动态平衡的核心要素。作为膜脂的主要构成成分,脂肪酸的饱和度及其相对含量通过影响膜脂相变温度在植物响应温度胁迫过程中发挥关键作用,当脂肪酸不饱和度提升时,可有效降低膜脂由液晶态向凝胶态转变的临界温度,从而增强细胞膜在极端温度下的生理活性^[1]。根据碳链中双键数目差异,植物脂肪酸可分为饱和脂肪酸(SFA)、单不饱和脂肪酸(MUFA)和多不饱和脂肪酸(PUFA),其中,MUFA指仅在C9–C10位点含单个双键的结构(如油酸),而PUFA则指在C9位点后具有2个及以上双键的分子形式(如亚油酸、 α -亚麻酸)^[2]。值得注意的是,PUFA含量与植物低温适应性呈显著正相关,其通过增加膜脂流动性和维持膜蛋白功能构象,显著提升生物膜在低温胁迫下的结构稳定性,这一分子机制已被证实是植物抗寒性形成的重要基础^[3]。

脂肪酸去饱和酶(Fatty acid desaturase, FAD)作为调控膜脂不饱和度的关键酶系,通过催化脂肪酸链特定位置双键的形成,直接决定生物膜流动性的动态调节^[4]。近年来,随着分子生物学技术的发展,研究者通过基因功能解析揭示了FAD基因在植物抗逆中的核心作用,其调控机制研究已拓展至多个物种体系。在抗寒机制研究方面,唐桂英等^[5]于花生中鉴定的*AhFAD2-2.1/2.2*基因显示低温诱导表达特性,暗示该基因家族参与冷胁迫响应;类似地,周麟笔等^[6]在马齿苋中克隆的*Po-FAD6*基因经低温处理后表达显著上调,进一步佐证了 ω -6脂肪酸去饱和酶在低温适应中的功能保守性。水稻*OsFAD8*基因敲除试验则反向验证了这一机制——突变体在低温下膜流动性显著降

低,证实该基因对膜脂物理状态的调控不可或缺^[7]。在耐盐性调控方面,拟南芥*fad6*突变体研究结果表明,该基因缺失不仅导致盐敏感性增加,还加剧了高盐胁迫下的氧化损伤,揭示FAD6通过维持膜完整性参与盐胁迫防御^[8]。番茄*LeFAD3*基因的过表达试验进一步证实,该机制具有跨物种普适性,转基因植株表现出更强的盐胁迫耐受性^[9]。而在抗旱机制探索中,ZHANG等^[10]研究发现,烟草过表达*FAD3/FAD8*可通过增强膜脂稳定性,显著提升植株对于旱及渗透胁迫的适应能力,这一发现与菠萝*AcoFAD2*转基因株系抗寒性增强的现象共同表明,FAD基因具有多重抗逆功能^[11]。值得注意的是,FAD基因家族成员的功能存在特异性分化。例如,番茄*LeFAD7*基因沉默株系表现出对高温胁迫的适应性改善,提示不同FAD亚型可能通过差异调控膜脂组成参与温度胁迫的双向响应^[12]。这些研究成果系统揭示了FAD基因家族在植物逆境应答中的核心地位,但当前对禾本科作物特别是高粱FAD基因的功能解析仍存在空白,制约相关抗逆分子机制的深入探索。

高粱(*Sorghum bicolor* L.)是禾本科高粱属1年生草本植物,是世界第五大禾谷类作物,同时也是极为重要的旱粮作物^[13],被广泛应用于酿酒、食用、饲料、制糖及淀粉制造等方面,具有很高的应用价值^[14]。当前,随着环境恶化问题不断加剧,面临的非生物胁迫呈现出频率增加、程度加深的双重挑战。因此,系统研究高粱抗逆基因功能及其胁迫响应机制具有重要科研价值。现有研究表明,脂肪酸去饱和酶(FAD)在植物生长调控及逆境响应中发挥不可替代的生物学功能。为解析脂肪酸去饱和酶(FAD)在高粱基因组中的分布特征,本研究基于高粱全基因组数据,利用生物信息学分析

工具,系统开展了 *FAD* 基因家族鉴定工作。通过对其成员理化性质、系统发育关系、染色体定位及基因结构等进行多维度预测分析,构建了完整的 *FAD* 家族图谱,旨在为后续基因克隆与功能验证研究提供重要数据支撑。

1 材料和方法

1.1 试验材料

高粱全基因组数据及其蛋白质序列和注释文件从 Ensembl Plants 数据库(<http://plants.ensembl.org/index.html>)获得;同时根据已发表的参考文献,从 MSU-RGAP 数据库(<http://rice.plantbiology.msu.edu/>)获取 20 条水稻 *FAD* 蛋白序列^[15]。

1.2 试验方法

1.2.1 *SbFAD* 基因家族成员鉴定 通过同源比对与结构域特征分析相结合的策略筛选高粱脂肪酸去饱和酶(*FAD*)基因家族成员。首先,以水稻 MSU-RGAP 数据库中的 20 条 *FAD* 蛋白序列为查询序列,采用 Blastp 程序对高粱参考基因组蛋白质数据库进行同源比对,初步获取高粱 *FAD* 候选基因。随后基于 Pfam 数据库中的 FA_Desaturase (PF00487) 和 FA_Desaturase2 (PF03405) 结构域隐马尔可夫模型(HMM),运用 HMMER 3.0 软件对高粱全基因组蛋白序列进行特异性结构域筛选,通过双重验证筛选具有典型 *FAD* 功能结构域的候选蛋白。

1.2.2 *SbFAD* 基因家族成员染色体定位分析 从高粱 GFF3 基因组注释文件中,提取全部高粱 *FAD* 基因家族成员在染色体上的分布情况,并利用生物信息软件 TBtools 绘制染色体定位分布图^[16-17]。

1.2.3 *SbFAD* 基因家族成员的结构分析 通过生物信息学方法系统解析高粱 *FAD* 基因家族特征。基于 NCBI 保守结构域数据库(Conserved domain database, CDD)的 Batch CD-Search 工具鉴定高粱 *FAD* 蛋白保守结构域组成,采用 TBtools 进行可视化分析;进一步通过 MEME 在线平台对高粱 *FAD* 蛋白序列进行保守基序预测(参数设定: Motif 数=10),结合基因组注释文件,运用 TBtools 整合基序分布与基因结构特征,最终构建高粱 *FAD* 家族保守基序及基因结构模式图。

1.2.4 *SbFAD* 基因家族成员的系统进化分析 基于高粱与水稻 *FAD* 蛋白序列的整合分析,采用

MEGA11 进行多序列比对,并通过 Neighbor-Joining 算法(参数: Poisson 模型、pairwise deletion、1 000 次 Bootstrap)构建系统发育树,系统解析 *SbFAD* 基因和 *OsFAD* 基因间的进化亲缘关系与分化模式。

1.2.5 *SbFAD* 基因家族成员的亚细胞定位及二级结构预测 为了了解高粱 *FAD* 基因家族成员在细胞中的位置分布情况,利用在线生物信息学工具 WoLF PSORT(<https://wolfpsort.hgc.jp/>)对高粱 *FAD* 蛋白进行预测分析。同时利用生物信息学在线工具 SOPMA 对高粱 *FAD* 蛋白质进行二级结构预测。

1.2.6 *SbFAD* 基因家族成员的顺式作用元件预测及同源性分析 基于生物信息学方法解析高粱 *FAD* 基因调控机制与进化特征。首先提取 24 个高粱 *FAD* 基因启动子区(上游 2 000 bp),通过 PlantCARE 在线平台预测顺式作用元件,并采用 TBtools 实现可视化分析;同时运用 MCScanX 算法构建拟南芥、水稻、玉米与高粱基因组共线性图谱,结合同种内直系同源基因分析(TBtools Onestep MCScanX 模块),通过 Advanced Circos 功能进行多维进化关系可视化。

1.2.7 *SbFAD* 基因家族表达模式预测分析 利用 Expression Atlas(<https://www.ebi.ac.uk/gxa/home>)获取高粱叶片、花序等多组织转录组数据,采用 TBtools 软件完成数据归一化处理与差异分析,运用热图功能模块呈现表达模式。

2 结果与分析

2.1 *SbFAD* 基因家族成员的基本信息

通过前述同源比对与结构域鉴定,最终在高粱基因组中确定 24 个具有完整 *FAD* 保守结构域的基因家族成员(表 1)。基于染色体物理定位结果,按各基因组在染色体上的线性排列顺序,将其系统命名为 *SbFAD01~SbFAD24*。蛋白质理化性质分析结果显示,该家族成员编码的氨基酸长度为 325~480 个,其中, *SbFAD02*、*SbFAD11*(397 个)、*SbFAD05*、*SbFAD08*(408 个)、*SbFAD07*、*SbFAD17*(414 个)及 *SbFAD01*、*SbFAD23*(429 个)呈现同源基因对等长现象。分子质量大小为 37.38~52.95 ku,理论等电点(pI)为 5.26~9.33,其中, *SbFAD03*、*SbFAD07*、*SbFAD10*、*SbFAD11*、*SbFAD12*、*SbFAD13*、*SbFAD18*、*SbFAD23*、*SbFAD24* 等 9 个成

员 $pI < 7$, 显示酸性特征, 其余 15 个成员 $pI > 7$, 具碱性特性。蛋白质稳定性分析结果表明, SbFAD09、SbFAD14、SbFAD15、SbFAD17、SbFAD20、SbFAD22 等 6 个成员的不稳定系数 < 40 , 符合稳

定蛋白标准, 其余 18 个成员不稳定系数为 33.09~56.81, 属非稳定蛋白。亲疏水性分析结果揭示, 除 SbFAD05、SbFAD06 和 SbFAD09 外, 其余 21 个成员均具有典型亲水特性 (GRAVY < 0)。

表 1 高粱 FAD 蛋白理化性质

Tab.1 Physicochemical properties of sorghum FAD protein

基因名称 Gene name	转录 ID Transcript ID	氨基酸数量/个 Amino acids number	分子质量/u Molecular weight	等电点(pI) Isoelectric point	不稳定系数 Instability index	脂肪指数 Aliphatic index	亲水性平均数 Grand average of hydropathicity
<i>SbFAD01</i>	EER91728	429	47 460.20	8.76	40.75	82.00	-0.265
<i>SbFAD02</i>	KXG38796	397	44 742.62	7.15	51.49	73.85	-0.421
<i>SbFAD03</i>	OQU92381	449	48 040.38	6.47	42.92	80.51	-0.110
<i>SbFAD04</i>	EER92416	451	49 937.37	8.94	43.79	87.21	-0.125
<i>SbFAD05</i>	EER98035	408	45 055.54	9.01	43.90	91.91	0.046
<i>SbFAD06</i>	EER96598	464	51 246.07	8.48	43.50	93.02	0.131
<i>SbFAD07</i>	KXG35977	414	45 553.86	6.79	45.22	80.19	-0.287
<i>SbFAD08</i>	EER97799	408	45 993.74	9.20	45.17	88.95	-0.114
<i>SbFAD09</i>	EES00908	480	52 950.03	9.33	33.09	84.17	0.024
<i>SbFAD10</i>	EES01858	380	42 715.72	6.62	40.43	76.87	-0.352
<i>SbFAD11</i>	EES04113	397	45 094.48	6.44	40.13	78.66	-0.433
<i>SbFAD12</i>	KXG30261	416	46 723.89	6.62	48.59	69.54	-0.397
<i>SbFAD13</i>	OQU85014	377	39 806.05	5.26	54.71	81.43	-0.173
<i>SbFAD14</i>	EES05625	385	44 208.95	8.59	39.47	88.88	-0.024
<i>SbFAD15</i>	KXG30881	387	44 350.15	8.57	38.69	87.98	-0.064
<i>SbFAD16</i>	EES09078	389	44 775.26	8.83	42.11	84.19	-0.275
<i>SbFAD17</i>	EES09079	414	47 202.03	8.95	37.81	80.10	-0.262
<i>SbFAD18</i>	EES10606	392	44 736.02	6.53	42.49	77.93	-0.466
<i>SbFAD19</i>	EES11163	325	37 384.11	7.32	45.89	88.83	-0.042
<i>SbFAD20</i>	KXG24679	423	46 972.56	8.18	39.82	81.56	-0.286
<i>SbFAD21</i>	EES15058	445	51 673.95	9.13	56.81	84.58	-0.122
<i>SbFAD22</i>	KXG22757	388	44 662.25	8.66	34.88	82.14	-0.258
<i>SbFAD23</i>	EES16485	429	48 949.88	9.13	40.66	75.48	-0.361
<i>SbFAD24</i>	EER88838	410	45 569.03	6.71	53.84	73.88	-0.284

2.2 *SbFAD* 基因家族成员的系统进化分析

水稻 20 个 OsFAD 蛋白与高粱 24 个 SbFAD 蛋白多序列比对, 系统发育聚类分析结果显示 (图 1), *SbFAD* 基因家族可分为 3 个进化亚族, 亚家族 I (Group I) 包含 40 个成员: 高粱 22 个, 水稻 18 个; 亚家族 II (Group II) 包含 3 个成员: 高粱 2 个, 水稻 1 个; 亚家族 III (Group III) 仅包含 1 个水稻成员。值得注意的是, 各亚族内部存在显著分化, 形成多个独立进化分支, 暗示该基因家族在进化历程中经历了功能特异性分化。系统发育拓扑结构表明, 同亚族成员可能具有功能保守性, 而分支节点的多样性则揭示了不同谱系间存在适应性进化差异。

2.3 *SbFAD* 基因家族成员的结构特征分析

2.3.1 *SbFAD* 蛋白结构域可视化分析

基于 Pfam 在线平台对 24 个 SbFAD 蛋白进行保守结构域预测, 结合 TBtools 软件完成保守结构域可视化分析, 结果显示 (图 2), SbFAD04、SbFAD05、SbFAD06、SbFAD08、SbFAD09、SbFAD14 等 13 个成员蛋白具有 FA_desaturase (PF00487) 结构域, 其余 11 个成员均含 FA_desaturase_2 (PF03405) 结构域。SbFAD04、SbFAD05、SbFAD08、SbFAD14、SbFAD15 等 9 个成员蛋白的 5' 端存在 DUF3474 (PF11960) 结构域; SbFAD06、SbFAD09 蛋白的 5' 端存在 Cyt-b5 (PF00173) 结构域, 该结构域可能包含酶活性关键氨基酸位点; SbFAD19 的 5' 端

鉴定出参与C4羧基化的Lipid_DES(PF08557) 测到跨膜结构域(Transmembrane_domain)。
结构域;此外,SbFAD09、SbFAD21蛋白的5'端检

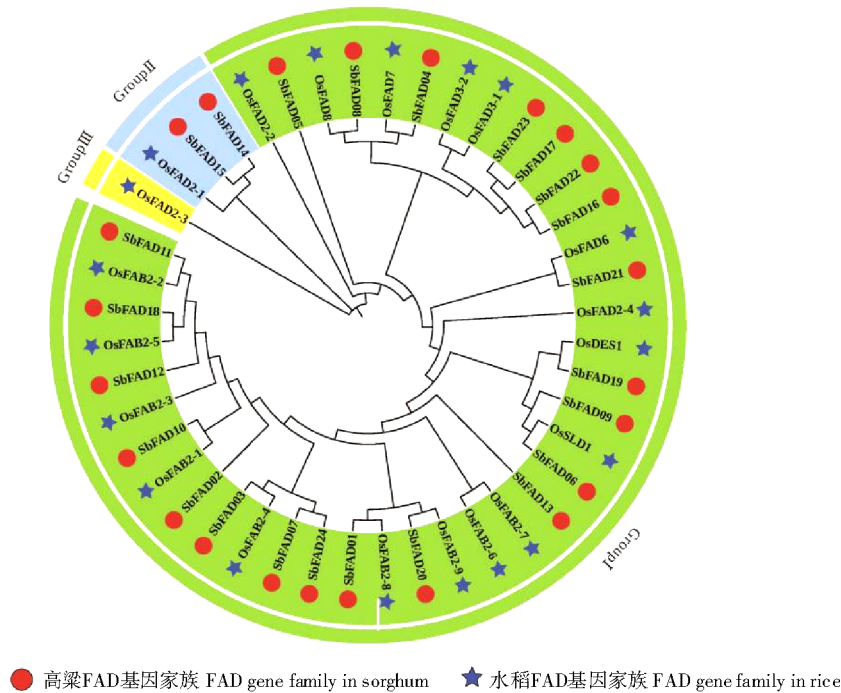


图1 高粱FAD基因家族系统进化
Fig.1 Phylogenetic analysis of FAD gene family in sorghum

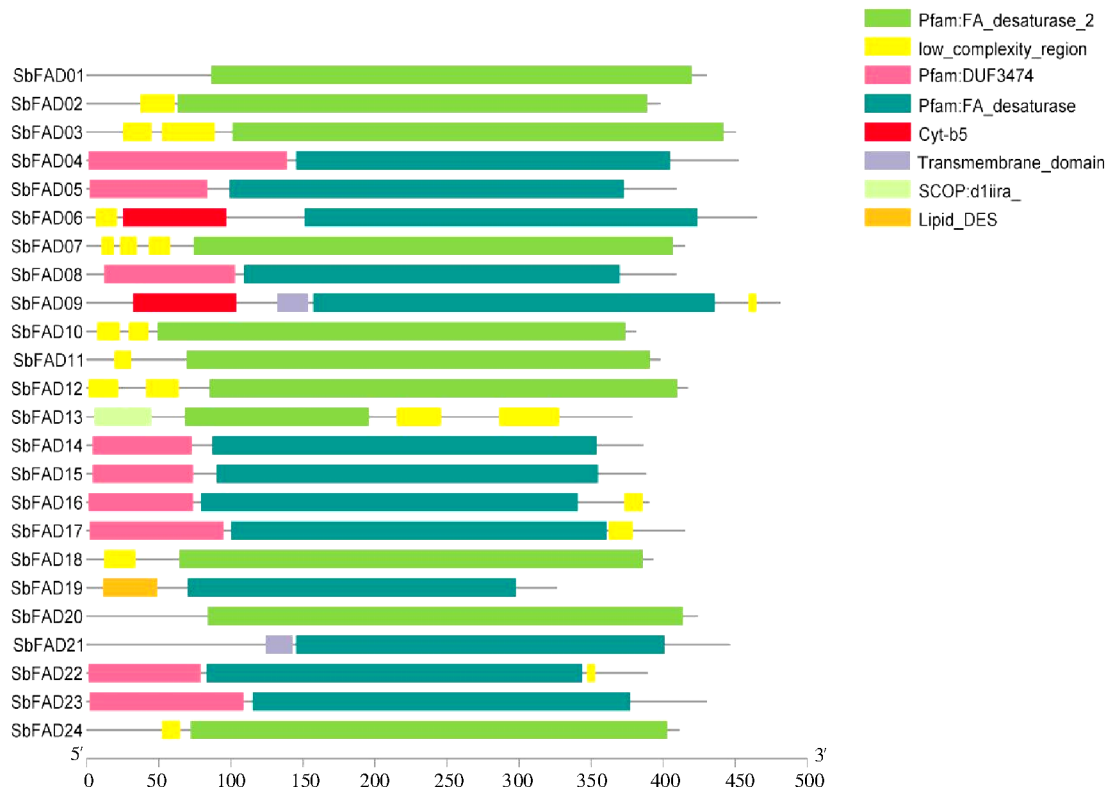


图2 高粱FAD蛋白结构域可视化
Fig.2 Visualization of FAD protein domain in sorghum

2.3.2 *SbFAD* 基因家族成员的保守基序及基因结构分析 为了分析 *SbFAD* 基因家族成员的结构特征,使用在线工具 MEME 数据库预测了 *SbFAD* 家族成员蛋白的 10 个保守基序,即 Motif1、Motif2、Motif3、Motif4、Motif5、Motif6、Motif7、Motif8、Motif9 和 Motif10(图 3)。结果显示(图 4-A), *SbFAD01*、*SbFAD02*、*SbFAD03*、*SbFAD07*、*SbFAD10*、*SbFAD11*、*SbFAD12*、*SbFAD18*、*SbFAD20*、*SbFAD24* 均携带 Motif2、Motif3、Motif5、Motif7、Motif8、Motif10; *SbFAD04*、*SbFAD05*、*SbFAD08*、*SbFAD14*、*SbFAD15*、*SbFAD16*、*SbFAD17*、*SbFAD21*、*SbFAD22*、*SbFAD23* 均具有 Motif1、Motif4、Motif6、Motif9; *SbFAD06* 和 *SbFAD19* 均含 Motif1、Motif4; *SbFAD13* 含 Motif2、Motif5; *SbFAD9* 含 Motif1、Motif4、Motif9。24 个成员间无共有基序。结合进化分析发现,同一亚家族内成员的蛋白在基序种类、排列方式和数量上基本一致,这表明同一亚家族内成员的蛋白序列高度保守。但在不同的亚家族间, *SbFAD* 家族成员的蛋白在基序种类、排列方式和数量上存在很大的差异,这表明一部分基因在进化过程中发生了功能分化。



图 3 高粱 FAD 蛋白保守基序序列

Fig.3 Conservative motif sequence of FAD protein in sorghum

为阐明 *SbFAD* 基因家族成员的基因结构特征,对 *SbFAD* 基因家族成员进行了内含子—外显子结构分析,结果如图 4-B 所示,24 个 *SbFAD* 家族基因所含的外显子及内含子数量差异比较大,外显子数量为 1~10 个,内含子数量为 0~9 个。*SbFAD21* 所包含的外显子和内含子最多,分别为 10、9 个; *SbFAD02*、*SbFAD05*、*SbFAD06*、*SbFAD07*、*SbFAD09*、*SbFAD14*、*SbFAD15* 和 *SbFAD24* 仅存在 1 个外显子,不存在内含子; *SbFAD01*、*SbFAD10*、*SbFAD12* 和 *SbFAD20* 均分别存在 2 个外显子和 1 个内含子;剩余的 *SbFAD* 家族基因分别存在 3~8 个外显子和 2~7 个内含子。

2.4 *SbFAD* 基因家族成员的染色体分布情况

为了了解 *SbFAD* 基因家族成员在高粱基因组中的分布情况,利用生物信息学软件 TBtools 对 24 个家族成员进行了可视化分析。从图 5 可以看出,除了第 9 号染色体以外,24 个成员分别不均匀地定位到其他 9 条染色体上,其中,第 1、2、4 号染色体上定位的成员最多,分别为 4 个家族成员;而第 10 号染色体上定位的成员最少,为 1 个家族成员;第 3 号染色体上定位了 3 个家族成员;第 5、6、7、8 号染色体上均定位了 2 个成员。综上所述,第 9 号染色体上未定位到 *SbFAD* 基因家族成员,可能是因为高粱在进化的过程中发生了 *SbFAD* 基因片段的丢失。

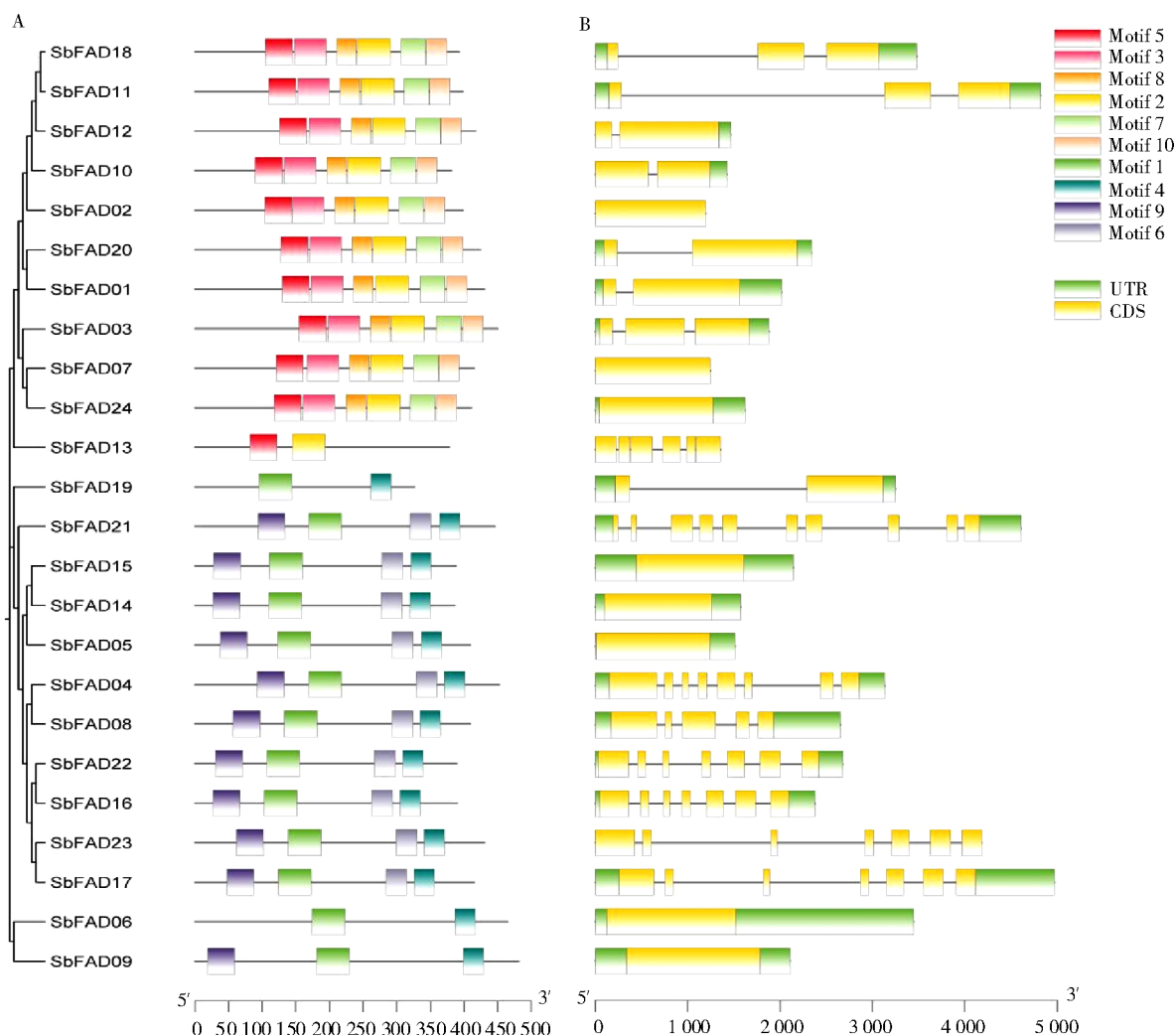


图4 高粱 *FAD* 基因家族成员的基序 (A) 及基因结构 (B)

Fig.4 The motifs (A) and gene structure (B) of the *FAD* gene family members in sorghum

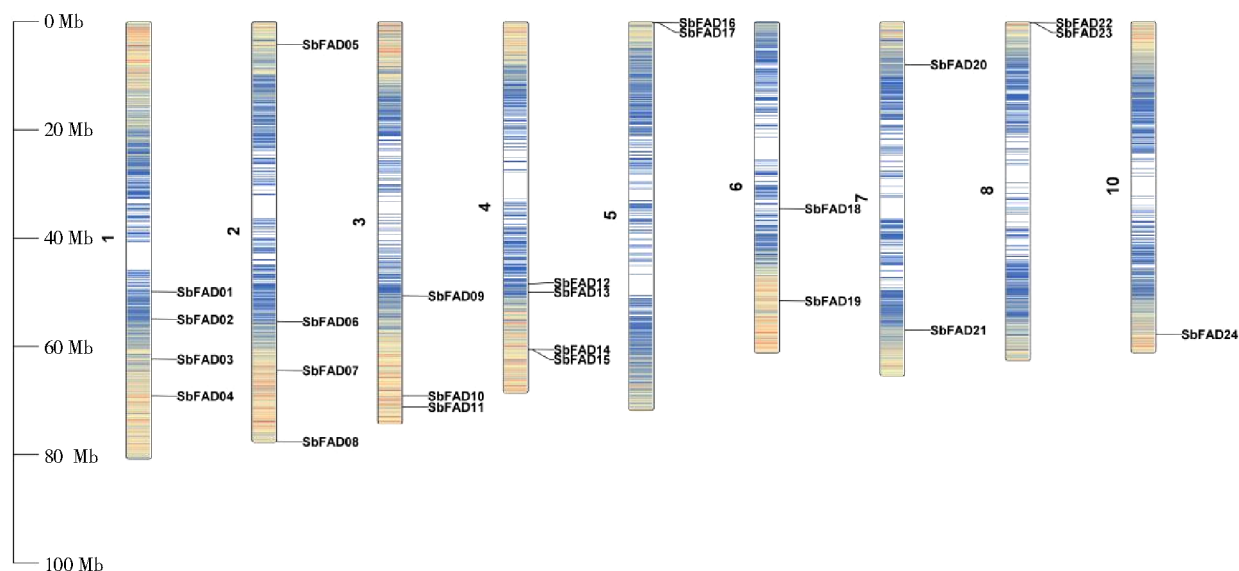


图5 高粱 *FAD* 家族基因染色体定位

Fig.5 Chromosome localization of *FAD* family genes in sorghum

2.5 *SbFAD* 基因家族成员的亚细胞定位及二级结构预测

由表 2 可知, *SbFAD01*、*SbFAD02*、*SbFAD03* 等 17 个 *SbFAD* 基因家族成员被预测定位在叶绿体上, *SbFAD05*、*SbFAD09*、*SbFAD14* 等 5 个成员定位在质膜上, 其中, *SbFAD06* 和 *SbFAD19* 分别

定位在内质网和细胞质中。由表 3 可知, *SbFAD* 基因家族成员的二级结构有 α -螺旋、 β -折叠、无规则卷曲和延伸链 4 种类型, 其中, α -螺旋和无规则卷曲的占比较高, 因此, 可以推测出 *SbFAD* 基因家族成员的二级结构主要以 α -螺旋和无规则卷曲为主。

表 2 高粱 FAD 家族基因的亚细胞定位

Tab.2 Subcellular localization of FAD family genes in sorghum

基因名称 Gene name	位置 Position	得分 Score	基因名称 Gene name	位置 Position	得分 Score
<i>SbFAD01</i>	叶绿体	12.0	<i>SbFAD13</i>	叶绿体	13.0
<i>SbFAD02</i>	叶绿体	14.0	<i>SbFAD14</i>	质膜	6.0
<i>SbFAD03</i>	叶绿体	13.0	<i>SbFAD15</i>	质膜	7.5
<i>SbFAD04</i>	叶绿体	6.0	<i>SbFAD16</i>	质膜	7.0
<i>SbFAD05</i>	质膜	5.5	<i>SbFAD17</i>	叶绿体	8.0
<i>SbFAD06</i>	内质网	4.5	<i>SbFAD18</i>	叶绿体	12.0
<i>SbFAD07</i>	叶绿体	11.0	<i>SbFAD19</i>	细胞质	7.0
<i>SbFAD08</i>	叶绿体	5.0	<i>SbFAD20</i>	叶绿体	13.0
<i>SbFAD09</i>	质膜	10.0	<i>SbFAD21</i>	叶绿体	5.0
<i>SbFAD10</i>	叶绿体	11.5	<i>SbFAD22</i>	叶绿体	4.0
<i>SbFAD11</i>	叶绿体	12.0	<i>SbFAD23</i>	叶绿体	11.0
<i>SbFAD12</i>	叶绿体	14.0	<i>SbFAD24</i>	叶绿体	14.0

表 3 高粱 FAD 家族基因的二级结构预测

Tab.3 Prediction of secondary structure of FAD family genes in sorghum

基因名称 Gene name	α -螺旋 Alpha helix	β -折叠 Beta turn	无规则卷曲 Random coil	延伸链 Extended strand	基因名称 Gene name	α -螺旋 Alpha helix	β -折叠 Beta turn	无规则卷曲 Random coil	延伸链 Extended strand
<i>SbFAD01</i>	58.28	2.80	36.83	2.10	<i>SbFAD13</i>	42.71	6.90	40.58	9.81
<i>SbFAD02</i>	57.68	2.52	37.53	2.27	<i>SbFAD14</i>	45.45	1.56	43.64	9.35
<i>SbFAD03</i>	55.90	3.12	36.97	4.01	<i>SbFAD15</i>	43.15	1.29	46.51	9.04
<i>SbFAD04</i>	39.25	1.77	51.44	7.54	<i>SbFAD16</i>	42.67	2.31	45.24	9.77
<i>SbFAD05</i>	46.08	0.98	44.61	8.33	<i>SbFAD17</i>	41.79	1.45	49.03	7.73
<i>SbFAD06</i>	49.57	3.66	35.34	11.42	<i>SbFAD18</i>	62.24	1.79	33.16	2.81
<i>SbFAD07</i>	60.39	2.66	34.06	2.90	<i>SbFAD19</i>	51.08	1.23	41.85	5.85
<i>SbFAD08</i>	38.48	1.96	51.47	8.09	<i>SbFAD20</i>	60.28	2.60	35.46	1.65
<i>SbFAD09</i>	43.96	3.54	41.04	11.46	<i>SbFAD21</i>	41.57	1.80	49.89	6.74
<i>SbFAD10</i>	62.89	3.95	30.79	2.37	<i>SbFAD22</i>	43.56	2.06	46.91	7.47
<i>SbFAD11</i>	60.96	2.77	33.50	2.77	<i>SbFAD23</i>	43.59	2.10	47.55	6.76
<i>SbFAD12</i>	60.34	3.61	35.10	0.96	<i>SbFAD24</i>	59.02	2.20	34.63	4.15

2.6 *SbFAD* 基因家族成员启动子顺式作用元件分析

对 24 个 *SbFAD* 基因启动子区(转录起始位点上游 2 kb)进行顺式调控元件预测, 重点解析非生物胁迫和植物激素相关元件。如图 6 所示, 激素应答元件包括 TCA-element(水杨酸)、ABRE(脱落酸)、TATC-box/GARE-motif/P-box(赤霉素)、

TGACG-motif(茉莉酸)及 TGA-element/AuxRR-core(生长素), 揭示 *SbFADs* 可能通过激素互作网络调控高粱生长发育。胁迫相关元件涵盖 LTR(低温)、MBS(干旱)、ARE(缺氧)和 TC-rich repeats(防御响应), 证实该基因家族具有多途径应答环境胁迫的分子基础。同时鉴定到 CAT-box(分生组织发育)和 Circadian(昼夜节律调控元

件),提示其在代谢调控中的多功能性。值得注意的是,激素相关元件在启动子区域呈现高密度分

布,暗示该家族基因可能通过整合多种激素信号协调高粱的生长发育与逆境适应。

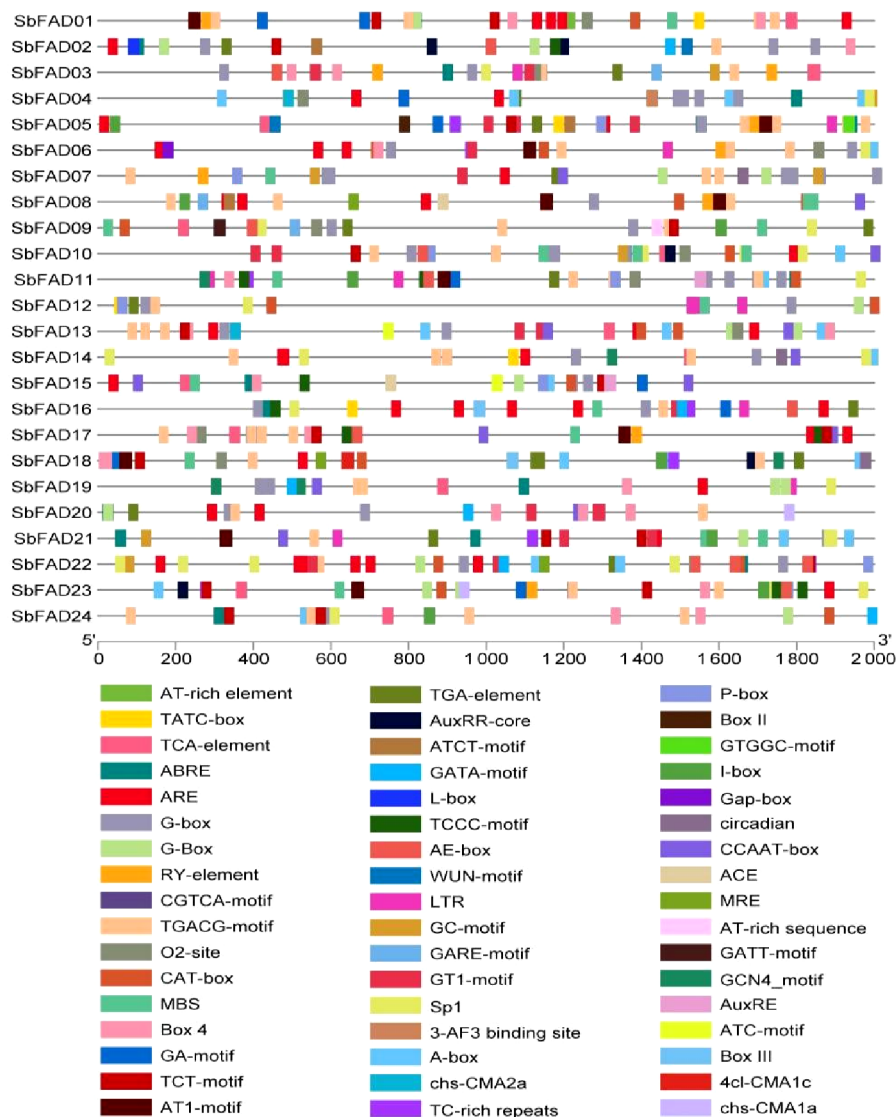


图6 高粱 *FAD* 家族基因顺式作用元件分析

Fig.6 Analysis of cis-acting elements of *FAD* family genes in sorghum

2.7 *SbFAD* 基因的复制和同源性分析

基因组进化研究表明,全基因组复制事件是推动物种表型创新的重要进化力量。在基因家族扩张过程中,串联复制与片段复制通常作为主要驱动力。为阐明 *SbFAD* 基因家族的进化动态,对 24 个 *SbFAD* 基因进行基因组定位与共线性分析,结果显示(图 7),24 个 *SbFAD* 基因在染色体上呈离散分布,未观察到局部串联复制。值得注意的是,通过跨染色体比对检测到 7 对片段重复同源基因: *SbFAD04* 和 *SbFAD08*、*SbFAD04* 和 *SbFAD16*、*SbFAD04* 和 *SbFAD22*、*SbFAD06* 和 *tran-*

script: OQU80382、*SbFAD11* 和 *SbFAD18*、*SbFAD12* 和 *SbFAD18*、*SbFAD16* 和 *SbFAD22*,而在 *SbFAD06* 和 *transcript: OQU80382* 这个共线基因对中, *transcript: OQU80382* 基因不是本家族的成员,但却与本家族的基因 *SbFAD06* 存在同源性关系,序列提取和比对结果表明, *transcript: OQU80382* 是一个很短的基因,但和 *SbFAD06* 成员的 5'端序列具有高度的同源性,可能是因为基因在进行大片段复制的过程中发生了序列的丢失。综上,基因的片段复制事件在 *SbFAD* 基因家族的扩张中起到了一定的推动作用。

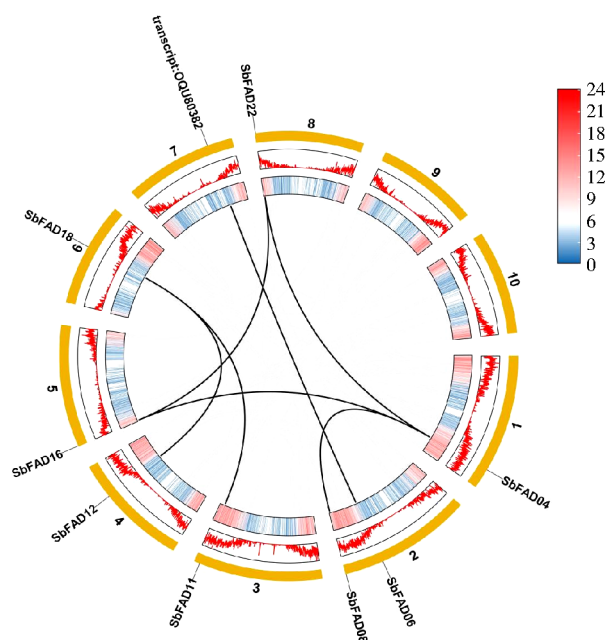


图7 *FAD* 基因家族在高粱间的共线性分析
Fig.7 Collinearity analysis of *FAD* gene family in sorghum

基于跨物种基因组共线性比较策略,选取双子叶模式生物拟南芥及单子叶近缘物种水稻、玉米,系统解析 *SbFAD* 基因家族的进化保守性。同源基因比对结果显示(图8),高粱—拟南芥、高粱—水稻、玉米—高粱分别存在 2、26、27 对直系同源 *FAD* 基因。

值得注意的是, *SbFAD04*、*SbFAD06*、*SbFAD08*、*SbFAD11*、*SbFAD12*、*SbFAD14*、*SbFAD16*、*SbFAD18*、*SbFAD19*、*SbFAD20*、*SbFAD21*、*SbFAD22* 等 12 个基因在单子叶物种间呈现高度保守性,其同源对应关系完整保留。而高粱与双子叶植物仅保留 2 对同源基因,揭示单、双子叶植物间 *FAD* 基因家族进化路径存在显著分歧。结合共线性网络密度分析结果,揭示 *SbFAD* 基因更可能起源于单子叶植物内部同源基因的功能特化,表明 *FAD* 家族在禾本科作物的进化过程中,可能具有较高的保守性。



图8 高粱 *FAD* 家族基因在拟南芥、水稻以及玉米之间的共线性分析

Fig.8 Collinearity analysis of sorghum *FAD* family genes among *Arabidopsis*, rice, and maize

2.8 *SbFAD* 家族基因在不同生长发育时期不同组织中的表达

基于转录组数据的表达谱分析结果显示(图9),

高粱 *SbFAD* 基因家族呈现显著的组织表达异质性。在叶片发育调控方面, *SbFAD01*、*SbFAD03*、*SbFAD05*、*SbFAD07*、*SbFAD09*、*SbFAD10*、*Sb-*

FAD12、*SbFAD13*、*SbFAD16*、*SbFAD17*、*SbFAD20*、*SbFAD22*、*SbFAD24*等13个基因表现为沉默状态,而热图聚类I中的*SbFAD04*、*SbFAD11*、*SbFAD15*基因则显示高强度表达,提示其可能调控叶片形态建成等发育过程,具有作为生育期相关候选基因的研究价值。在生殖发育阶段,*SbFAD03*、*SbFAD15*、*SbFAD18*基因在早期花序中特异性高表达,暗示其参与穗分化启动的分子调控;胚乳组织中*SbFAD11*的显著活跃表达,可能与储藏物质合成密切相关。值得注意的是,胚芽组织表现出最广泛的基因激活模式,*SbFAD01*、*SbFAD02*、*SbFAD03*、*SbFAD04*、*SbFAD06*、*SbFAD10*、*SbFAD11*、*SbFAD14*、*SbFAD15*、*SbFAD17*、*SbFAD18*、*SbFAD19*、*SbFAD20*、*SbFAD21*、*SbFAD23*、*SbFAD24*等16个基因呈现梯度表达特征,其中,*SbFAD11*与*SbFAD15*的表达丰度最高,预示二者在胚芽细胞增殖或分化中发挥核心作用。此外,*SbFAD05*和*SbFAD13*在所有检测组织(包括早期花序、胚乳、叶片、雌蕊及花药)中均无表达信号,这种严格的组织沉默特性可能与其功能特异性或诱导表达条件相关。上述表达模式差异结果表明,*SbFADs*家族成员通过时空特异性调控网络参与高粱不同器官的发育进程。

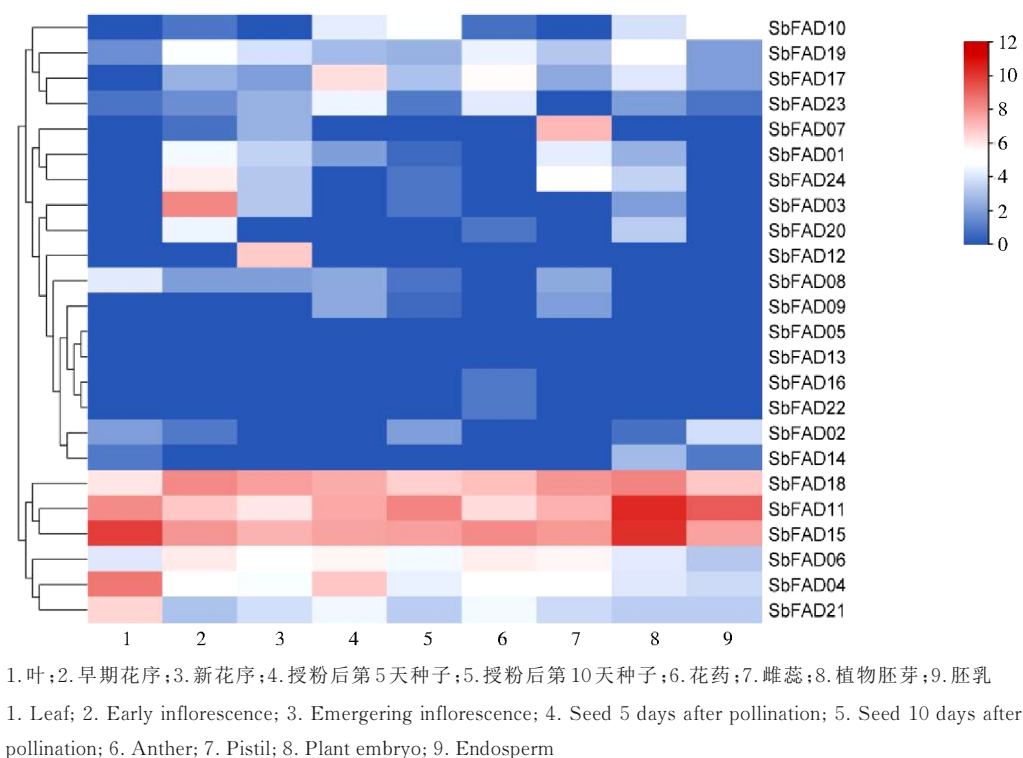


图9 高粱FAD家族基因表达谱分析

Fig.9 Expression profiling analysis of FAD family genes in sorghum

3 结论与讨论

病虫害、盐、极端温度等生物和非生物胁迫对植物生长和作物产量造成了重大限制。脂肪酸及其衍生物是一种独特的生物活性物质,在生物系统中具有广泛的功能。它们不仅参与调节储能物质和细胞膜质组成,还广泛参与调节植物基础免疫、效应诱导抗性和系统抗性等防御途径,从而提高植物对逆境胁迫的抗性^[18]。在高等植物中,最常

见的饱和脂肪酸(SFAs)是3种18碳(C18)脂肪酸,即油酸(18:1)、亚油酸(18:2)和 α -亚麻酸(18:3)^[19]。FAD可以催化饱和脂肪酸(SFAs)转化为UFAs。其中, ω -3脂肪酸去饱和酶(ω -3 FAD)^[20]和 ω -6脂肪酸去饱和酶(ω -6 FAD)^[21]分别是18:3和18:2生物合成的关键酶。Omega-FAD被认为主要通过UFAs诱导的膜稳定来促进植物的抗逆性^[21-22]。

近年来,随着基因组学和生物信息学的快速

发展,研究人员已经在多个物种中鉴定到不同数量的 *FAD* 家族成员,如从小麦^[23]、玉米^[24]、棉花^[25]、黄瓜^[26]、番茄^[27]、水稻^[15]、亚麻^[28]、甜荞麦^[29]、茄子^[3]、花生^[30]、猕猴桃^[31]、毛白杨^[32]和毛竹^[33]分别鉴定到 68、30、29、23、26、20、43、10、38、31、26、32、42 个 *FAD* 家族成员。为了深入了解 *FAD* 在高粱基因组中的分布情况,本研究利用高粱基因组数据作为研究材料,通过 DNA 同源序列的比对筛选鉴定到 24 个基因作为高粱 *FAD* 家族的成员,这与从黄瓜中鉴定到的 *FAD* 成员非常接近,比黄瓜多了 1 个成员,但高粱的 *FAD* 成员数量介于水稻和玉米之间,比水稻多 4 个成员,比玉米少 6 个成员。由此可见,*FAD* 基因数量的不同,可能是由于不同物种在进化和环境选择过程中发生了基因组大小的变化而导致的。

通过染色体定位分析发现,除了第 9 号染色体外,24 个高粱 *FAD* 家族成员不均匀分布在其他 9 条染色体上,其中,第 1、2、4 号染色体上定位的成员最多,而第 10 号染色体定位成员最少;通过观察发现,在第 4、5、8 号染色体上存在 2 个成员之间紧密连在一起的现象,这可能是由高粱在进化过程中基因发生了近距离复制而导致的。理化性质分析结果发现,大部分 *FAD* 成员均为亲水性蛋白,而且氨基酸的数量越多,*FAD* 成员的分子质量就越大,这与茄子和亚麻的研究结果较为相似^[3,28]。亚细胞定位结果表明,大部分 *FAD* 成员分布在叶绿体中,而 YASEMIN 等^[34]对向日葵中的 *FAD* 成员也进行了研究,发现 *FAD* 成员主要定位在叶绿体和内质网膜中,这与本结果非常相似。结合系统发育分析可以看出,位于同一亚家族内的成员之间具有相同的 Motif 组成和基因结构,甚至多个 Motif 的排序都是相同的,但位于不同亚家族成员之间的蛋白 Motif 排列和数量存在一定的差异,这与毛白杨^[32]的研究结果较为类似;同时 24 个 *SbFAD* 成员与 20 个 *OsFAD* 成员之间没有出现明显的分化现象,其中,亚家族 I 中的 *SbFAD* 成员和 *OsFAD* 成员最多,*SbFAD* 成员为 22 个,这表明 *SbFAD* 基因在进化过程中可能发生了物种的特异性扩张,该研究结果与番茄 *SlFAD* 中亚家族 III、IV^[35]的结果较为类似。

蛋白结构域分析结果显示,24 个 *SbFAD* 成员中 13 个含 FA_desaturase (PF00487),11 个含 FA_desaturase_2 (PF03405)。部分成员携带 Cyt-

b5、DUF3474 和 Lipid_DES 等特异性结构域,可能与其功能分化相关,与玉米 *ZmFAD*^[24] 研究结果一致。顺式作用元件通过与转录因子互作调控基因转录的精确起始及效率,在植物基因表达调控中具有重要作用^[36]。该研究发现,*SbFAD* 基因家族启动子区域包含与干旱、低温、防御应激、激素及光响应相关的顺式作用元件,推测这些元件可能通过结合特定转录因子,在高盐、干旱、低温、机械损伤及 ABA 胁迫下调控 *SbFAD* 基因表达,进而增强高粱对生物、非生物胁迫的适应性。此外,基因组共线性分析结果揭示,高粱存在 7 对 *FAD* 基因片段复制事件,玉米和水稻分别为 3、4 对,未检测到串联复制基因存在。表达谱分析结果表明,*SbFAD04*、*SbFAD11* 和 *SbFAD15* 在叶片中呈高丰度表达,提示其可能参与叶片形态建成调控,因此,这 3 个基因具备作为生育期调控候选基因的研究潜力。

本研究通过全基因组筛选技术,在高粱中系统鉴定出 24 个脂肪酸去饱和酶(*FAD*)基因家族成员。通过整合生物信息学分析方法,全面揭示了该基因家族成员的染色体定位信息、基因结构特征(包括外显子—内含子分布模式)及理化性质参数(如分子质量、等电点、亲疏水性等)。进一步结合已有转录组数据库资源,系统解析了 *SbFAD* 基因在不同组织器官下的时空表达模式。研究构建了涵盖基因进化关系、保守结构域分布及顺式作用元件的多维分析体系,不仅完善了高粱 *FAD* 基因家族的功能注释体系,更为深入解析该基因家族在植物抗逆调控网络中的作用机制提供了重要理论依据,为后续开展基因功能验证及作物抗逆遗传改良奠定了分子基础。

参考文献:

- [1] 曹福亮,王欢利,郁万文,等. 高等植物脂肪酸去饱和酶及编码基因研究进展[J]. 南京林业大学学报(自然科学版),2012,36(2):125-132.
CAO F L, WANG H L, YU W W, et al. Progress of research on fatty acid desaturase and their coding genes in higher plant[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2012, 36(2):125-132.
- [2] 曾硕士,江黎明,元冬娟. 脂肪酸去饱和酶的研究进展[J]. 生命科学,2008,20(5):816-820.
ZENG S S, JIANG L M, YUAN D J. Research and development of fatty acid desaturase[J]. Chinese Bulletin of Life Sciences, 2008, 20(5):816-820.
- [3] 朱宗文,张爱冬,吴雪霞,等. 生物信息学鉴定分析茄子脂肪

- 酸去饱和酶(FAD)基因家族[J]. 分子植物育种, 2023, 21(8): 2453-2463.
- ZHU Z W, ZHANG A D, WU X X, et al. Identification and bioinformatics analysis of fatty acid desaturase(FAD)gene family in eggplant (*Solanum melongena* L.) [J]. Molecular Plant Breeding, 2023, 21(8): 2453-2463.
- [4] 王飞, 马金玲, 秦丹丹, 等. 小麦耐热及热敏感基因型在高温胁迫下膜透性及膜脂组分的差异[J]. 农业生物技术学报, 2013, 21(8): 904-910.
- WANG F, MA J L, QIN D D, et al. The difference of permeability and membrane lipid composition in heat tolerant and susceptible wheat (*Triticum aestivum*) under high temperature stress[J]. Journal of Agricultural Biotechnology, 2013, 21(8): 904-910.
- [5] 唐桂英, 王芳, 徐平丽, 等. 花生 *AhFAD2-2* 基因的克隆与表达分析[J]. 山东农业科学, 2018, 50(6): 27-34.
- TANG G Y, WANG F, XU P L, et al. Cloning and expression analysis of *AhFAD2-2* gene in peanut[J]. Shandong Agricultural Sciences, 2018, 50(6): 27-34.
- [6] 周麟笔, 韩洪强, 王彪, 等. 马齿苋 *PoFAD6* 基因克隆、原核表达及对低温胁迫的响应[J]. 种子, 2023, 42(10): 1-7.
- ZHOU L B, HAN H Q, WANG B, et al. Cloning and prokaryotic expression of *PoFAD6* gene in *Portulaca oleracea* L. and its response to low temperature stress[J]. Seed, 2023, 42(10): 1-7.
- [7] TOVUU A, ZULFUGAROV I S, WU G X, et al. Rice mutants deficient in ω -3 fatty acid desaturase (FAD8) fail to acclimate to cold temperatures[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2016, 109: 525-535.
- [8] ZHANG J T, ZHU J Q, ZHU Q, et al. Fatty acid desaturase-6 (Fad6) is required for salt tolerance in *Arabidopsis thaliana*[J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2009, 390(3): 469-474.
- [9] WANG H S, YU C, TANG X F, et al. A tomato endoplasmic reticulum (ER)-type omega-3 fatty acid desaturase (LeFAD3) functions in early seedling tolerance to salinity stress[J]. Plant Cell Reports, 2014, 33(1): 131-142.
- [10] ZHANG M, BARG R, YIN M G, et al. Modulated fatty acid desaturation *via* overexpression of two distinct omega-3 desaturases differentially alters tolerance to various abiotic stresses in transgenic tobacco cells and plants[J]. Plant Journal, 2005, 44(3): 361-371.
- [11] 舒海燕, 洗淑云, 欧艳妃, 等. 通过转化脂肪酸去饱和酶基因 AcoFAD2 提高菠萝植株的抗寒能力[J]. 分子植物育种, 2021, 19(21): 7132-7137.
- SHU H Y, XIAN S Y, OU Y F, et al. Improvement pineapple plant's tolerance to cold by transforming fatty acid desaturase gene AcoFAD2[J]. Molecular Plant Breeding, 2021, 19(21): 7132-7137.
- [12] WANG H S, YU C, TANG X F, et al. Antisense-mediated depletion of tomato endoplasmic reticulum omega-3 fatty acid desaturase enhances thermal tolerance[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2010, 52(6): 568-577.
- [13] 姚茂星, 周光怡, 丁延庆, 等. 高粱 GATA 转录因子家族的鉴定和表达模式分析[J]. 分子植物育种, 2022, 20(10): 3178-3187.
- YAO M X, ZHOU G Y, DING Y Q, et al. Identification and expression pattern analysis of GATA transcription factor family in sorghum (L.) [J]. Molecular Plant Breeding, 2022, 20(10): 3178-3187.
- [14] 马建华, 杨艳君, 赵红梅, 等. 高粱低氮胁迫相关 novel-miRNA 的鉴定及其靶基因预测[J]. 应用与环境生物学报, 2024, 30(2): 377-384.
- MA J H, YANG Y J, ZHAO H M, et al. Identification of novel miRNA related to low nitrogen stress in sorghum and prediction of their target genes[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2024, 30(2): 377-384.
- [15] E Z G, CHEN C, YANG J Y, et al. Genome-wide analysis of fatty acid desaturase genes in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Scientific Reports, 2019, 9: 19445.
- [16] CHEN C J, CHEN H, ZHANG Y, et al. TBtools: an integrative toolkit developed for interactive analyses of big biological data[J]. Molecular Plant, 2020, 13(8): 1194-1202.
- [17] 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]. Molecular Plant, 2023, 16(11): 1733-1742.
- [18] 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]. Molecular Biology Reports, 2022, 49(10): 9997-10011.
- [19] HE M, QIN C X, WANG X, et al. Plant unsaturated fatty acids: biosynthesis and regulation[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 390.
- [20] XUE Y F, CHEN B J, WIN A N, et al. Omega-3 fatty acid desaturase gene family from two ω -3 sources, *Salvia hispanica* and *Perilla frutescens*: Cloning, characterization and expression[J]. PLoS One, 2018, 13(1): e0191432.
- [21] JUSOH M, LOH S H, CHUAH T S, et al. Indole-3-acetic acid (IAA) induced changes in oil content, fatty acid profiles and expression of four fatty acid biosynthetic genes in *Chlorella vulgaris* at early stationary growth phase[J]. Phytochemistry, 2015, 111: 65-71.
- [22] SHI Y L, YUE X L, AN L Z. Integrated regulation triggered by a cryophyte ω -3 desaturase gene confers multiple-stress tolerance in tobacco[J]. Journal of Experimental Botany, 2018, 69(8): 2131-2148.
- [23] 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 Genomics, 2020, 21(1): 778.
- [24] ZHAO X C, WEI J P, HE L, et al. Identification of fatty acid desaturases in maize and their differential responses to low and high temperature[J]. Genes, 2019, 10(6): 445.
- [25] LIU W, LI W, HE Q L, et al. Characterization of 19 genes encoding membrane-bound fatty acid desaturases and their expression profiles in *Gossypium raimondii* under low temperature[J]. PLoS One, 2015, 10(4): e0123281.
- [26] 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): e0149917.
- [27] XI R, LIU H F, CHEN Y J, et al. Genome-wide characterization of tomato *FAD* gene family and expression analysis under abiotic stresses[J]. Plants, 2023, 12(22): 3818.
- [28] 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(3): 246-253.
- HOU J J, ZHAO L, WANG B. Identification and bioinformatics analysis of *FAD* gene family in *Linum usitatissimum* L[J]. Journal of Cold-Arid Agricultural Sciences, 2023(3): 246-253.
- [29] 赵训超, 魏玉磊, 丁冬, 等. 甜荞麦脂肪酸脱氢酶基因 (*FeFAD*) 家族的鉴定与分析[J]. 东北农业科学, 2021, 46(1): 36-41.
- ZHAO X C, WEI Y L, DING D, et al. Genome-wide identification and bioinformatics analysis of fatty acid desaturase gene (*FeFAD*) family in common buckwheat[J]. Journal of Northeast Agricultural Sciences, 2021, 46(1): 36-41.
- [30] 阮建, 单雷, 李新国, 等. 花生 *FAD* 基因家族的全基因组鉴定与表达模式分析[J]. 山东农业科学, 2018, 50(6): 1-9.
- RUAN J, SHAN L, LI X G, et al. Genome-wide identification and expression pattern analysis of peanut *FAD* gene family[J]. Shandong Agricultural Sciences, 2018, 50(6): 1-9.
- [31] 杨彩宁, 张雨培, 杨聪聪, 等. 猕猴桃 *FAD* 基因家族鉴定及其在采后成熟过程中的表达分析[J]. 果树学报, 2024, 41(11): 2195-2213.
- YANG C N, ZHANG Y P, YANG C C, et al. Identification of the *FAD* gene family in kiwifruit and its expression analysis during postharvest ripening[J]. Journal of Fruit Science, 2024, 41(11): 2195-2213.
- [32] 金兄莲, 安进宝, 祁得胜, 等. 毛白杨 *FAD* 基因家族鉴定与表达模式分析[J/OL]. 分子植物育种, 2022: 1-23. [2025-01-02]. <https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20220825.1145.006>.
- JIN X L, AN J B, QI D S, et al. Identification and expression pattern analysis of *FAD* gene family in *Populus tomentosa* [J/OL]. Molecular Plant Breeding, 2022: 1-23. [2025-01-02]. <https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20220825.1145.006>.
- [33] 章妮, 王欢, 李绍峰, 等. 毛竹 *FAD* 基因家族鉴定与综合分析[J/OL]. 分子植物育种, 2023: 1-17. [2025-01-02]. <https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20230309.1448.004>.
- ZHANG N, WANG H, LI S F, et al. Identification and comprehensive analysis of *FAD* gene family in *Phyllostachys edulis* [J/OL]. Molecular Plant Breeding, 2023: 1-17. [2025-01-02]. <https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20230309.1448.004>.
- [34] ALTUNOGLU Y C, UNEL N M, BALOGLU M C, et al. Comparative identification and evolutionary relationship of fatty acid desaturase (*FAD*) genes in some oil crops: the sunflower model for evaluation of gene expression pattern under drought stress[J]. Biotechnology & Biotechnological Equipment, 2018, 32(4): 846-857.
- [35] 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.
- ZHANG M Y, PANG S Q, LIU Y D, et al. Identification and expression analysis of *FAD* gene family in *Solanum lycopersicum* [J]. Biotechnology Bulletin, 2024, 40(7): 150-162.
- [36] FRITH M C, HANSEN U, WENG Z P. Detection of *Cis*-element clusters in higher eukaryotic DNA Free[J]. Bioinformatics, 2001, 17(10): 878-889.