

油梨乙酰辅酶 A 羧化酶基因家族鉴定及表达分析

胥梦洋[#], 刘 钰, 王海博, 徐文鑫, 张秀丽, 冯 顺^{*}, 李茂富^{*}

(海南大学 热带农林学院, 海南海口 570228 中国)

摘 要: 油梨(*Persea americana*)是一种营养价值丰富的水果, 脂肪酸是其关键内在营养物质之一, 乙酰辅酶 A 羧化酶(ACC)是脂肪酸合成的关键酶, 对油脂积累和储存至关重要。本研究利用生物信息学方法对油梨 *PaACC* 基因的蛋白结构、进化关系及启动子顺式作用元件等方面进行分析, 并通过 qRT-PCR 对油梨不同器官及果实不同发育时期表达量进行分析。油梨中共鉴定出 7 个 *PaACC* 基因, 分别编码 ACC 的 3 个 BC 亚基、3 个 BCCP 亚基和 1 个 α -CT 亚基, 氨基酸数为 251 ~ 776, 平均分子质量为 49.95 kDa, 均为亲水蛋白, 不具有跨膜结构域。不同物种 ACC 蛋白系统发育分析显示, ACC 蛋白按照亚基组成为 4 个亚族。基因结构显示, *PaACC* 都至少含有 5 个外显子, 各成员都含有一定数量的内含子。*PaACC* 基因家族中存在 25 个不同的保守基序, 其中, *PaACC1*、*PaACC2* 和 *PaACC3* 具有 motif 14, *PaACC4*、*PaACC5* 和 *PaACC6* 具有 motif 1、2、3、4、5。在 *PaACC* 基因的启动子区域, 鉴定出了一系列与光响应、激素响应、干旱胁迫及低温胁迫响应相关的顺式作用元件, 推测该基因在调控植物生长发育进程以及增强植物对非生物胁迫的耐受性等方面发挥重要作用。*PaACC* 基因在不同组织中表达模式存在差异, 其中 *PaACC4*、*PaACC5*、*PaACC7* 在果实 S5 时期表达量显著高于其他器官和时期。本研究为进一步研究 *PaACC* 基因在油梨脂肪酸合成中的功能提供理论基础。

关键词: 油梨; 乙酰辅酶 A 羧化酶; 基因家族; 表达模式

中图分类号: S667.9 **文献标志码:** A **文章编号:** 1674-7054(2026)04-0587-10

胥梦洋, 刘钰, 王海博, 等. 油梨乙酰辅酶 A 羧化酶基因家族鉴定及表达分析[J]. 热带生物学报 (中英文), 2026, 17(4): 587–596. DOI: 10.15886/j.cnki.rdswwb.20250037 CSTR: 32425.14.j.cnki.rdswwb.20250037



油梨(*Persea americana*)又名鳄梨、牛油果、樟梨、酪梨, 是樟科(Lauraceae)鳄梨属(*Persea*)热带、亚热带果树, 也是木本油料树种^[1]。据 FAO 数据统计, 近 10 年来, 世界油梨的种植面积和产量整体呈直线上升趋势, 全球收获面积从 2013 年的 49.41 万 ha 到 2022 年的 88.40 万 ha, 增加了 0.79 倍, 世界油梨总产量从 2013 年的 453.78 万 t 到 2022 年的 897.83 万 t, 增加了 0.98 倍。油梨营养价值极高, 富含多种脂肪酸、维生素、蛋白质和矿质元素^[2], 其中脂肪酸主要为棕榈酸、棕榈油酸、油酸和亚油酸, 油酸有助于降低心血管疾病风险, 其含量随果实成熟度的增加及留树时间的延长而增加^[3]。油梨中果皮在发育早期就开始

积累脂质, 在发育过程中油脂含量持续增加, 而种子油脂含量低于中果皮且在各发育阶段波动较小, 中果皮和种子的脂肪酸组成在发育过程中存在差异^[4–5]。

乙酰辅酶 A 羧化酶 (acetyl-coenzyme A carboxylase, ACC) 在植物脂肪酸代谢中发挥着重要作用, 其由生物素羧化酶亚基(biotin carboxylase, BC)、生物素羧基载体蛋白亚基(biotin carboxylase carrier protein, BCCP)、羧基转移酶(carboxyl transferase, CT)的 α -CT 亚基和 β -CT 亚基组成^[6], 可催化乙酰辅酶 A 转化为丙二酰辅酶 A, 是脂肪酸合成的限速酶^[7]。目前, 已在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)^[8]、大豆(*Glycine max*)^[9]、油菜(*Brassica*

© CC BY 4.0 收稿日期: 2025-02-22

修回日期: 2025-03-15

基金项目: 科技部、财政部项目(NTPGRCC2024-010); 农业农村部项目(2124013); 海南省研究生创新科研课题(Qhys2023-277)

第一作者: 胥梦洋(1996—), 女, 海南大学热带农林学院 2022 级硕士研究生。E-mail: 1090443325@qq.com

***通信作者:** 冯顺(1990—), 女, 讲师。研究方向: 植物病害生物防治研究。E-mail: 1552037691@qq.com

李茂富(1979—), 男, 副教授。研究方向: 果树种质资源。E-mail: Hafu98022@126.com

napus)^[10]、油棕(*Elaeis guineensis*)^[11]、油桐(*Vernicia fordii*)^[12]、花生(*Arachis hypogaea*)^[13]、油茶(*Camellia oleifera*)^[14]、胡麻(*Sesamum indicum*)^[15]、亚麻(*Linum usitatissimum*)^[16]、棉花(*Gossypium hirsutum*)^[17]等多种植物中鉴定并克隆出 ACC 亚基编码的基因。此外,Pham 等^[18]发现酿酒酵母中 ACC1 的活性受到不同机制的调控,短链酰基辅酶 A(C14~C16)可以抑制 ACC1 活性,并影响其定位,而长链脂肪酸则可以通过反馈调节影响 ACC1 的活性。Gudenschwager 等^[19]鉴定出油梨的 2 个 ACC 亚基基因 *PamACCCase-BC* 和 *PamACCCase-BCCP*,发现在冷藏后的成熟果实中表达增加,推测这些基因可能与油梨冷藏诱导的生理失调有关。

‘哈斯’油梨是危地马拉与墨西哥杂交品种,具有厚皮和高含油量的特点,是中国主推品种之一^[20]。关于油梨果肉中的乙酰辅酶 A 羧化酶在脂肪酸合成方面的功能尚未完全明晰,进一步挖掘 ACC 功能对解析脂肪酸合成途径具有重要的理论意义。本研究通过生物信息学方法,对 *PaACC* 基因家族理化性质、蛋白结构、进化关系、保守基序、启动子顺式作用元件等进行分析,同时也分析了不同组织器官及果实不同发育时期的表达规律,以期为进一步研究 *PaACC* 基因在脂肪酸合成中的生物学功能提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 植物材料 以农业农村部儋州油梨种质资源圃(19.505° N, 109.483° E)内的‘哈斯’油梨植株为采样株,于 2023 年谢花后 30 d 开始,每 45 d,选取 10 个无病虫害、大小相似的健康果实,以果实质量大小作为分类标准,分为 5 个阶段,分别是 S1 (<30 g)、S2(30 ~ <70 g)、S3(70 ~ <110 g)、S4(110 ~ <135 g)、S5(135 ~ 160 g),将每个阶段的果皮和种子去除,留果肉混合取样,并剪取植株的根、茎、叶放入液氮中速冻于超低温冰箱(-80 °C)中保存备用。将采集的 5 个阶段的果肉样品送至武汉迈维代谢生物科技公司进行 Illumina 高通量转录组测序。

1.2 *PaACC* 基因家族鉴定、理化性质分析和亚细胞定位 参考已发表的油梨基因组^[21],通过生物信息学方法,对转录组中的差异基因进行 KEGG 数据分析,最后得到 *PaACC* 基因序列。

利用在线工具 EXPASY(<https://web.expasy.org/protparam/>)对油梨 ACC 氨基酸序列进行理化特性分析^[22]。利用在线工具 Cell-PLoc v2.0(<http://www.csbio.sjtu.edu.cn/bioinf/plant-multi/>)预测 *PaACC* 基因的亚细胞定位情况^[23]。

1.3 *PaACC* 蛋白亲疏水性、跨膜结构预测 利用在线网站 ExPasy-ProtScale(<https://web.expasy.org/protscale/>)预测 *PaACC* 蛋白亲疏水性,在线网站 TMHMM Server v2.0 网站(<https://services.healthtech.dtu.dk/service.php>)预测 *PaACC* 蛋白跨膜结构域^[24]。

1.4 *PaACC* 蛋白 2 级、3 级结构预测 利用在线网站 SOPMA(https://npsa-prabi.ibcp.fr/cgi-bin/npsa_automat.pl?page=npsa%20_sopma.html)和在线工具 SWISSMODEL(<https://swissmodel.expasy.org/>)对 *PaACC* 蛋白进行 2 级和 3 级结构预测^[25]。

1.5 *PaACC* 基因系统发育树分析 利用在线网站 UniProt(<https://www.uniprot.org/>)获取拟南芥、番茄、大豆、油菜、油棕的 ACC 蛋白序列。利用 MEGA v11 创建系统进化树(NJ 法),使用 Adobe Illustrator 对系统发育树进行美化修饰。

1.6 *PaACC* 基因结构和保守基序分析 利用在线软件 MEME(<http://meme.sdsc.edu/meme/cgi-bin/meme.cgi>)对 *PaACC* 基因的保守基序(Motif)进行分析(Motif 最大检索数量为 25,其余参数均为默认)。利用在线软件 GSDS(<http://gsds.cbi.pku.edu.cn/>)对 *PaACC* 基因结构进行分析^[26]。

1.7 *PaACC* 基因启动子顺式作用元件分析 提取 *PaACC* 基因起始密码子上游 2 000 bp 序列作为启动子区域,将序列提交到在线软件 PlantCARE(<http://bioinformatics.psb.gent.e/eboolslantcare/html>),分析 *PaACC* 基因家族启动子区顺式作用元件^[27]。利用软件 TBtools(<http://www.tbtools.com/>)进行绘图并美化^[28]。

1.8 *PaACC* 基因在不同组织和果实不同生长阶段的表达量分析 使用 Primer Premier v6.0 设计引物(表 1),内参基因 *PaActin* 参考已发表的基因引物^[2],利用 TIANGEN 植物多糖多酚植物总 RNA 试剂盒(DP441)分别提取 Hass 油梨不同组织(根、茎、叶)以及 5 个阶段果肉的 RNA。参照 HiScript III All-in-one RT SuperMix Perfect for qPCR 说明书制备 cDNA。参照 ChamQ Universal SYBR qPCR

Master Mix 试剂说明, 将 cDNA 稀释 20 倍, 利用荧光定量仪对油梨不同组织器官、果肉发育不同时期表达水平进行检测。实验设置 3 个重复, 采用 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 公式计算相对表达量^[29]。

1.9 数据分析 使用 SPSS v27.0 单因素 ANOVA 检验进行方差分析, GraphPad Prism v8.0 进行绘图分析。

2 结果与分析

2.1 PaACC 基因家族的鉴定及理化性质分析
通过生物信息学方法, 在转录组差异基因中共

表 1 引物序列

Tab. 1 Primers for real-time PCR	
基因名 Gene	序列(5'—3') Sequence (5'—3')
<i>PaACC1_F</i>	TGAGGCATTGGTCCTAGAAGTGTG
<i>PaACC1_R</i>	ACAGGTGGCGTTGGAGTAGTTG
<i>PaACC2_F</i>	GAGCCCAACTGAATGAGGTCTCC
<i>PaACC2_R</i>	GGTTCATTGGCATCCTTGTCTTCC
<i>PaACC3_F</i>	ACGCCCACCACTGAAATGTCC
<i>PaACC3_R</i>	TTTCCATCCTCAGCAACCACCTC
<i>PaACC4_F</i>	GGATACCATGTGTTGCCGTTTACTC
<i>PaACC4_R</i>	ATACGACTGACTACTTGGTGCTTCC
<i>PaACC5_F</i>	TCCCATTTGTAGTCAAAGGCATCCC
<i>PaACC5_R</i>	TGGCAGACAGCAGCAGATAGAAC
<i>PaACC6_F</i>	GCTGCTGTCTGCCATGAATGC
<i>PaACC6_R</i>	ACACGGATGCTATCTGGATTAGGTC
<i>PaACC7_F</i>	AAATGGCTGATGAACTGGGCTTG
<i>PaACC7_R</i>	ATGTCGGTCGGTTAGGATGTCTTG
<i>PaActin_F</i>	ATACCTCTCTTGACTGGGC
<i>PaActin_R</i>	CTCCACGGGCTGTGTTC

表 2 PaACC 基因家族蛋白理化性质分析

Tab. 2 Analysis of physicochemical properties of <i>PaACC</i> protein family in <i>Persea americana</i>							
基因ID Gene ID	基因名 Gene	氨基酸数 Number of amino acids	分子质量/Da Molecular weight	等电点 pI	不稳定指数 Instability index	脂肪族系数 Aliphatic index	亚细胞定位预测 Predicting subcellular localization
maker-Ctg0537-augustus-gene-2.13.mRNA1	<i>PaACC1</i>	277	29351.76	8.87	34.94	86.53	叶绿体 Chloroplast
maker-Ctg0171-augustus-gene-2.8.mRNA1	<i>PaACC2</i>	277	30078.57	9.37	67.11	76.5	叶绿体 Chloroplast
maker-Ctg0198-augustus-gene-1.9.mRNA1	<i>PaACC3</i>	251	26845.72	7.63	73.52	76.93	叶绿体 Chloroplast
maker-Ctg1139-augustus-gene-0.7.mRNA1	<i>PaACC4</i>	527	57457.97	6.02	35.52	89.43	线粒体 Mitochondrion
maker-Ctg0664-augustus-gene-2.11.mRNA1	<i>PaACC5</i>	602	66202.30	8.42	37.27	89.92	线粒体 Mitochondrion
maker-Ctg5172-augustus-gene-0.3.mRNA1	<i>PaACC6</i>	468	52620.85	7.05	39.52	99.62	叶绿体 Chloroplast, 线粒体 Mitochondrion
augustus_masked-Ctg0156-processed-gene-6.3.mRNA1	<i>PaACC7</i>	776	87067.30	6.55	37.15	90.26	细胞核 Nucleus, 线粒体 Mitochondrion

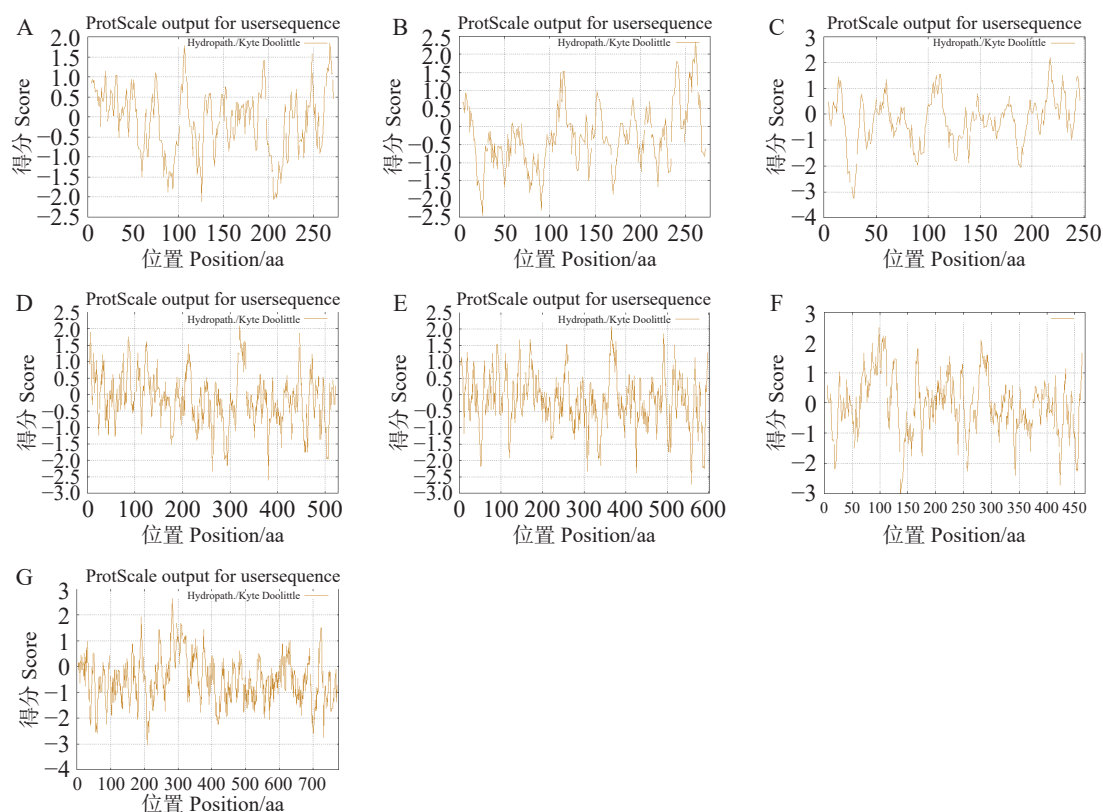
鉴定出 7 个 ACC 家族成员, 根据它们在染色体上的位置分布, 依次命名为 *PaACC1* ~ *PaACC7*(表 2)。

理化性质分析结果表明, 油梨 PaACC 的氨基酸数为 251 ~ 776, 其中 PaACC7 氨基酸数目最多, 含有 776 个氨基酸; 蛋白分子质量为 26.84 ~ 87.07 kDa, 平均分子质量为 49.95 kDa; 等电点为 6.02 ~ 9.37, 平均值为 7.70; 脂肪系数为 76.5 ~ 99.62; 不稳定指数为 34.94 ~ 73.52, PaACC2 和 PaACC3 为不稳定蛋白质, 其余均小于 40, 为稳定蛋白质。亚细胞定位预测 PaACC4、PaACC5、PaACC6、PaACC7 在线粒体, PaACC1、PaACC2、PaACC3 和 PaACC6 在叶绿体中。

2.2 PaACC 蛋白亲疏水性和跨膜结构分析 对 PaACC 蛋白亲疏水性预测分析(图 1), 结果显示, PaACC1 的平均亲水性为-0.094; PaACC2 为-0.267; PaACC3 为-0.219; PaACC4 为-0.12; PaACC5 为-0.149; PaACC6 为-0.043; PaACC7 为-0.511, 基于预测结果, 7 个 PaACC 蛋白均属于亲水蛋白。

通过在线网站 TMHMM 对 PaACC 蛋白进行跨膜结构预测(图 2), 结果显示这 7 个蛋白均无跨膜结构域, 因此推测其均为膜内蛋白。

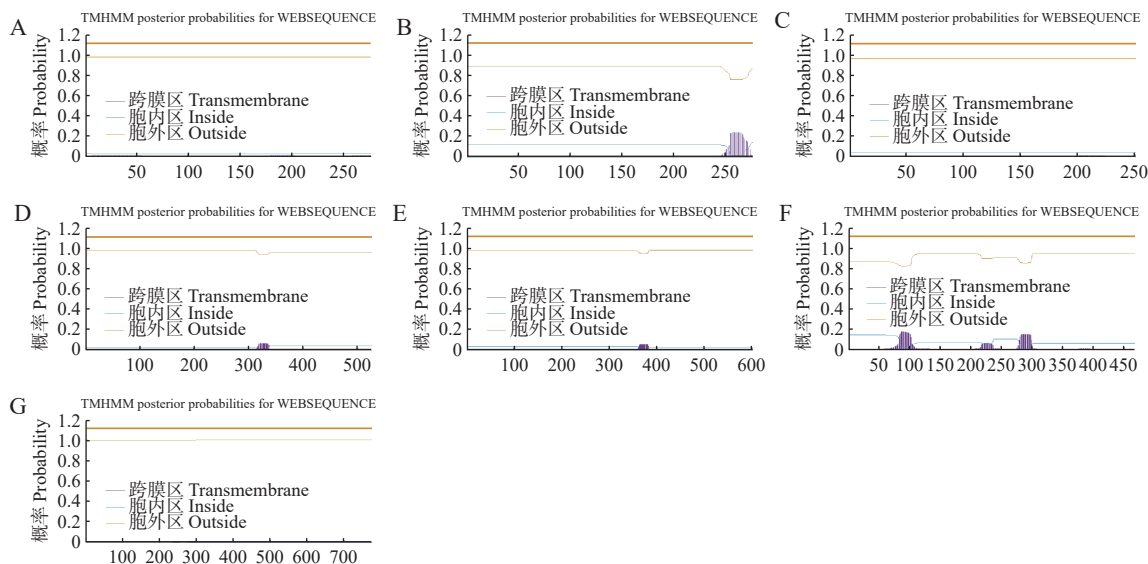
2.3 PaACC 蛋白二级、三级结构分析 PaACC 蛋白二级结构预测分析(表 3), 发现 PaACC1、PaACC2、PaACC3 蛋白中存在大量的无规则卷曲, 少量的 α -螺旋和延伸链, PaACC4、PaACC5 和 PaACC6 蛋白中均含有 34% 以上的 α -螺旋和无规则卷曲, 15% 左右的延伸链, 7% 左右 β -折叠, PaACC7 则含有较高的 α -螺旋, 其次为无规则卷



A. PaACC1; B. PaACC2; C. PaACC3; D. PaACC4; E. PaACC5; F. PaACC6; G. PaACC7

图 1 PaACC 蛋白的亲水性与疏水性分析

Fig. 1 Hydrophilicity and hydrophobicity analysis of PaACC protein



A. PaACC1; B. PaACC2; C. PaACC3; D. PaACC4; E. PaACC5; F. PaACC6; G. PaACC7

图 2 PaACC 蛋白跨膜结构预测

Fig. 2 Transmembrane structure prediction of PaACC protein

曲、延伸链, β -折叠结构最少。对 7 个 PaACC 蛋白 3 级结构预测分析(图 3), 发现 PaACC1 和 PaACC4 蛋白的三级结构相近, PaACC2、PaACC5 和 PaACC6 的蛋白三级结构较为相似, PaACC3 和 PaACC7 蛋白结构相对复杂且紧密。

2.4 PaACC 蛋白系统发育树分析 为了分析

ACC 蛋白之间的进化关系, 基于油梨的 7 个、油菜的 31 个、拟南芥的 20 个、大豆的 13 个、油棕的 9 个和番茄的 5 个 ACC 蛋白的氨基酸序列构建了一个系统发育树(图 4)。将 PaACC 分为 4 个亚族, 分别为 A、B、C、D。A 亚族为编码 BCCP 亚基蛋白, 包含 PaACC1、PaACC2、PaACC3, B 亚

表 3 PaACC 蛋白二级结构预测

Tab. 3 Prediction of secondary structure of the PaACC proteins

蛋白名称 Protein	α -螺旋/% α -helix	延伸链/% Extended strand	β -折叠/% Beta-turn	无规则卷曲/% Random coil
PaACC1	15.52	11.55	4.33	68.59
PaACC2	17.69	15.52	5.05	61.73
PaACC3	14.34	17.93	4.78	62.95
PaACC4	43.26	14.42	6.83	35.48
PaACC5	39.87	14.45	7.31	38.37
PaACC6	42.95	15.38	6.84	34.83
PaACC7	78.87	3.74	0.52	16.88

族为编码 β -CT 亚基蛋白, PaACC7 被分在 C 亚族为编码 α -CT 亚基蛋白, PaACC4、PaACC5、PaACC6 被分在 D 亚族为编码 BC 亚基蛋白。油梨、油菜、拟南芥、大豆、油棕和番茄的 ACC 蛋白同时被分在 A 亚族。

2.5 PaACC 基因结构和保守基序分析 对 PaACC 基因家族成员基因结构进行预测分析, 结果显示, *PaACC* 都至少含有 5 个外显子, 各成员都含有一定数量的内含子(图 5-A)。 *PaACC* 共鉴定出 25 个 motif(图 5-B), PaACC1、PaACC2 和 PaACC3 为 BCCP 亚基, 均具有保守基序 motif 14, PaACC4、PaACC5 和 PaACC6 为 BC 亚基, 均具有 motif 1、2、3、4、5 保守基序, PaACC7 具有 6 个保守基序。故推测 ACC 家族可能因成员间保守基序的差异而

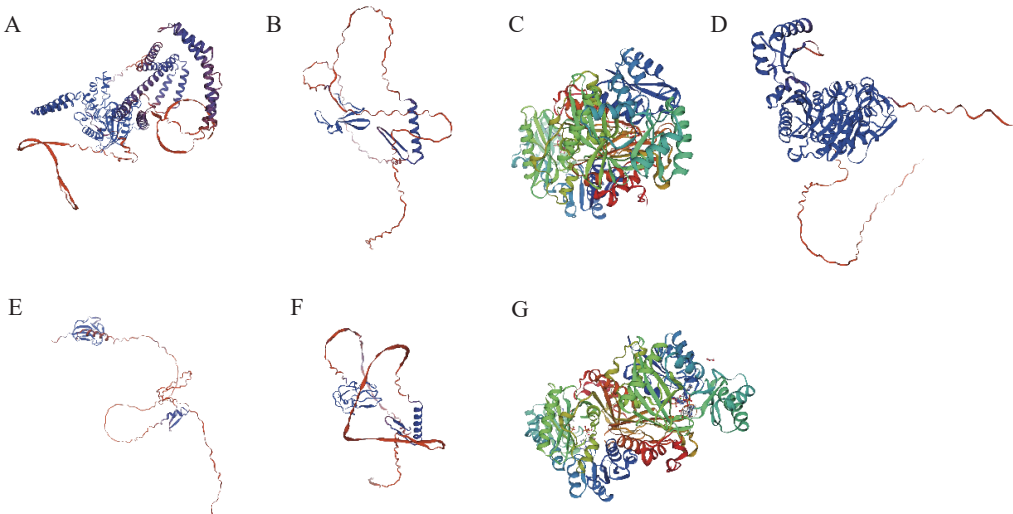
导致功能存在差异。

2.6 PaACC 基因启动子顺式作用元件分析 通过对 PaACC 基因家族成员的启动子中的顺式作用元件分析, 获得 28 类顺式作用元件(图 6), 各成员的基因启动子上存在 30 ~ 48 个顺式作用元件, 以 *PaACC7* 基因数量最多, *PaACC* 基因启动子区域中的顺式调控元件除了基本的 TATA-box 和 CAAT-box 之外, 还有光响应元件, 参与水杨酸、赤霉素、脱落酸、生长素等激素响应元件, 参与干旱、低温等非生物胁迫响应元件, 参与防御和应激反应的顺式作用元件, 还有与玉米醇溶蛋白代谢调控、叶绿素细胞分化、细胞周期调控、种子特异性调控、胚乳表达、分生组织表达相关的元件等。

2.7 PaACC 基因在不同组织和果实不同生长时期的表达模式分析 通过 qRT-PCR 技术对油梨各器官和果实不同生长时期中的 *PaACC* 基因家族成员的表达模式进行分析(图 7)。结果表明, 7 个 *PaACC* 基因在根、茎、叶、果实中均有表达, 但在根、茎、叶中整体表达量均较低。 *PaACC4*、*PaACC5*、*PaACC7* 在果实 S5 时期表达量显著高于其他部位和时期, *PaACC2* 和 *PaACC3* 基因在不同生长时期的果实中整体表达量较低, *PaACC2* 在油梨果实生长过程中呈现先增加后降低的趋势。

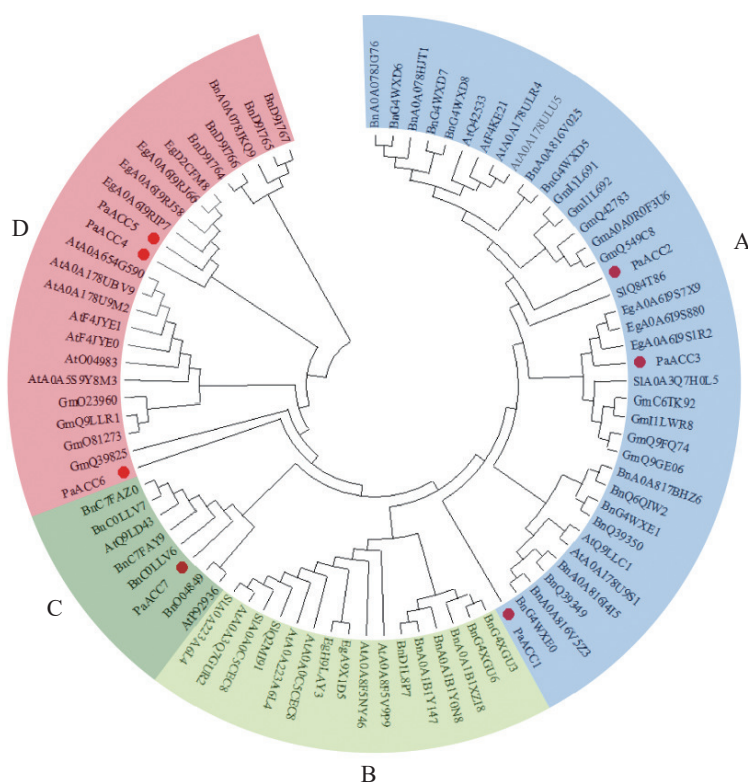
3 讨 论

本研究利用生物信息学方法共鉴定出 7 个 *PaACC* 基因, 在家族成员数量上相对于花生



A. PaACC1; B. PaACC2; C. PaACC3; D. PaACC4; E. PaACC5; F. PaACC6; G. PaACC7。

图 3 PaACC 蛋白三级结构分析
Fig. 3 Analysis of tertiary structure of PaACC proteins

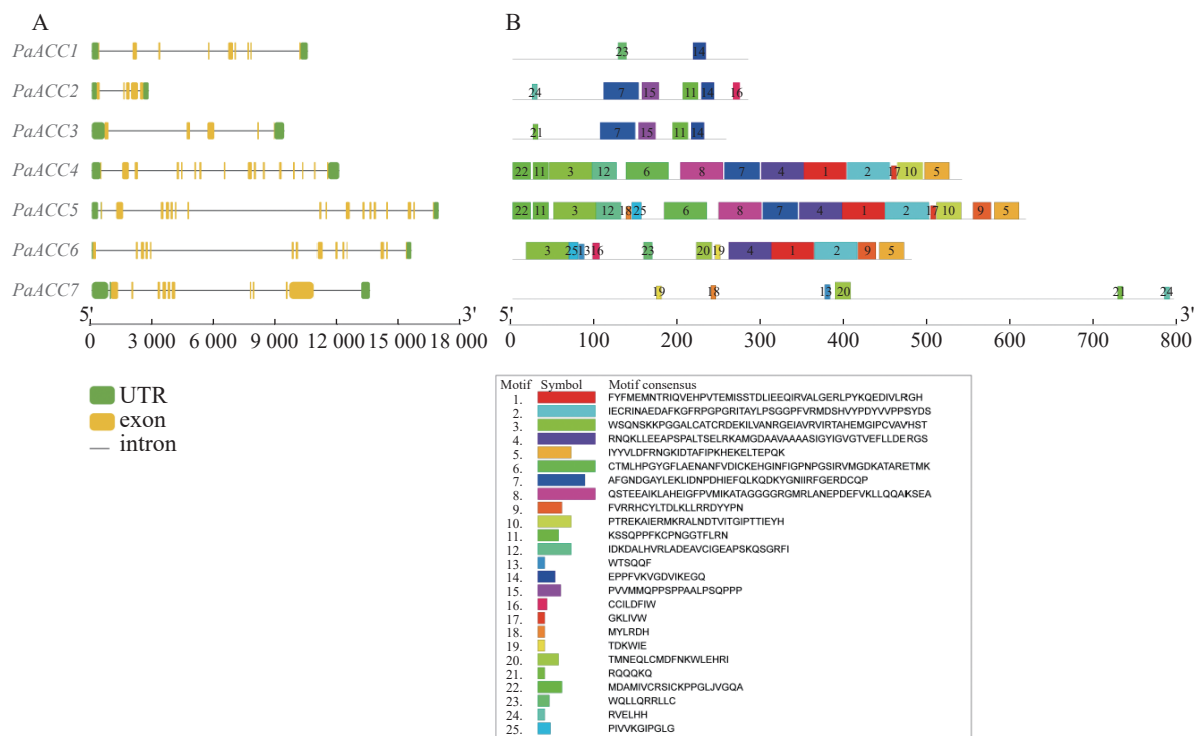


A. BCCP 亚基; B. β -CT 亚基; C. α -CT 亚基; D. BC 亚基。

A. BCCP subunit; B. β -CT subunit; C. α -CT subunit; D. BC subunit.

图 4 油梨、油菜、拟南芥、大豆、油棕、番茄 ACC 家族成员的系统发育树

Fig. 4 Phylogenetic tree of ACC family members in *Persea americana*, *Brassica napus*, *Arabidopsis thaliana*, *Glycine max*, *Elaeis guineensis*, *Solanum lycopersicum*



A. 基因结构; B. 保守基序。

A. Gene structure; B. Conserved motif.

图 5 *PaACC* 基因结构和保守基序分析

Fig. 5 Analysis of the gene structure and conserved motifs of *PaACC* gene

图6 *PaACC* 基因启动子顺式作用元件分布Fig. 6 Distribution of *cis*-acting elements in the promoter of the *PaACC* gene

(28个)^[30]、大豆(20个)^[31]、椰子(21个)^[32],油梨中的数量较少。*PaACC* 亚细胞定位主要在线粒体和叶绿体中,与Wu等^[31]结果相似,表明*ACC*在各种生物过程中起到重要作用,以及参与线粒体和叶绿体中的某些物质的合成,因此该基因家族在能量代谢中也发挥重要作用。从系统进化上看,油梨、油菜、拟南芥、大豆、油棕和番茄中的*ACC*蛋白可分为4个亚族,其中7个*PaACC*分布在BCCP、 α -CT、BC 3个亚族中。来自油梨、油菜、拟南芥、大豆、油棕和番茄中的*ACC*成员都可以在A亚族中鉴定到,表明编码生物素羧化酶载体蛋白的基因在进化上有一定的保守性。油棕的*ACC*蛋白在A和D亚族中,分别和*PaACC3*、*PaACC4/5*聚在一起,表明单子叶植物和双子叶植物基因的进化在功能上保留了一定的保守性。*PaACC4*和*PaACC5*蛋白进化关系密切,具有13个相同的保守基序,推测其功能高度保守。聚类在同一亚族的*PaACC*蛋白的理化性质较为相似,不同类型的*ACC*含有的保守基序不同,*PaACC1*、*PaACC2*和*PaACC3*均具有保守基序 motif 14,

PaACC4、*PaACC5*和*PaACC6*均具有 motif 1、2、3、4、5保守基序,推测这6个保守基序可能对油梨的正常生物功能具有重要作用。本研究发现*PaACC*基因启动子区域除含有核心启动子元件之外,还有光响应元件,表明这些基因受光照条件的影响,通过控制*ACC*活性进而影响光合作用和脂肪酸的合成,非生物胁迫响应元件和激素响应元件,表明这些基因受非生物胁迫的调节,与激素也有密切关系,除此之外,还发现含有种子特异性调控、胚乳表达等元件,表明这些基因在胚乳中表达,该结果与大豆中的分析结果相似^[33]。基因表达模式是阐明基因功能的重要线索,本研究中分析发现7个*PaACC*基因在不同生长阶段以及不同器官中均有表达,*PaACC2*在油梨果实生长过程中呈现先增加后降低的趋势,*PaACC4*在果肉中的表达量高于其他器官,这与胡麻种子中的表达量研究结果相似^[15],因此推测*PaACC2*、*PaACC4*在脂肪酸合成过程中发挥着重要作用。

目前,*ACC*基因对油脂积累的促进作用已在多个物种中得到验证,油茶乙酰辅酶A羧化酶的

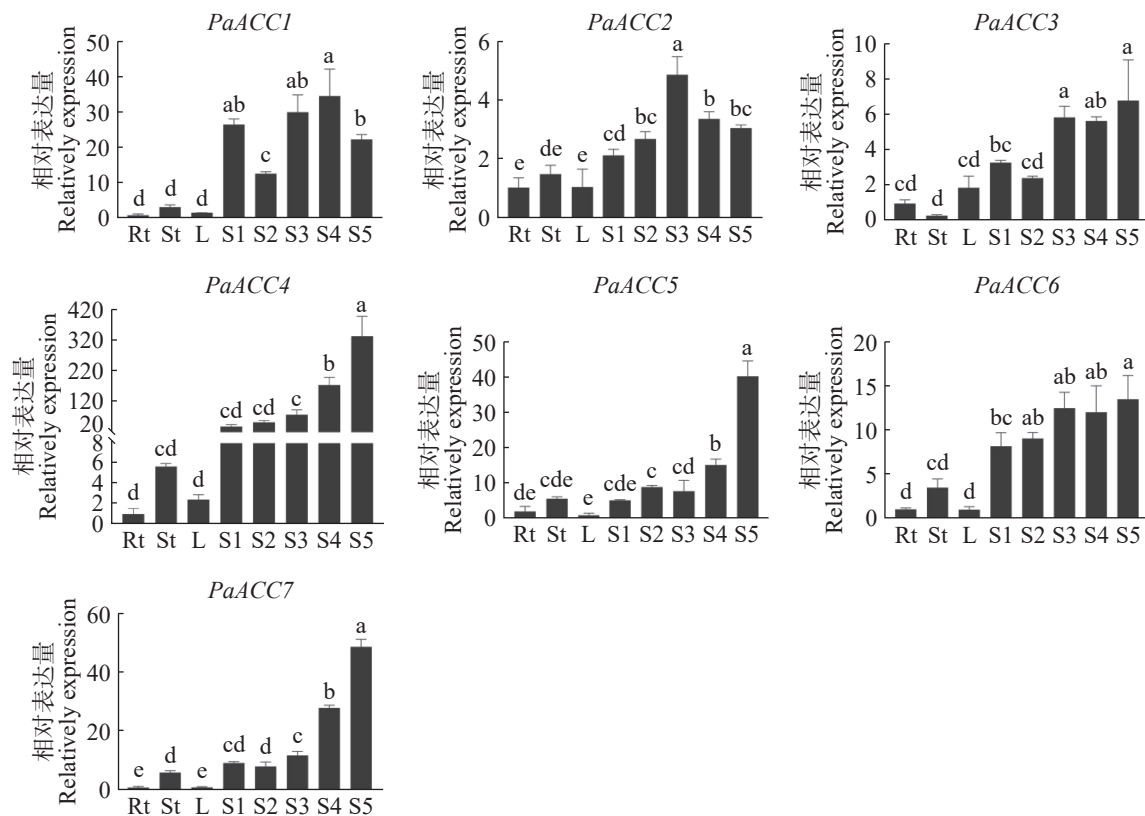


图 7 *PaACC* 基因在不同组织和果实不同生长阶段的表达分析

Fig. 7 Expression analysis of the *PaACC* gene in different tissues and at different growth stages of fruits

注: Rt, 根; St, 茎; L, 叶; S1 ~ S5, 果实不同生长时期。不同小写字母表示统计显著性差异 ($P < 0.05$)。

Note: Rt, Root; St, Stem; L, Leaf; S1-S5, Fruits at different growth stages. Different lowercase letters indicate statistically significant differences ($P < 0.05$).

4 个亚基表达量对其活性及种子含油量具有重要影响^[14];在油菜中, BCCP 和 CT 亚基的表达对胚胎发育具有重要作用^[34];亚麻中的 β -CT 亚基基因通过异源表达, 能够促进拟南芥脂肪酸合成相关基因的表达, 进而增强其种子油脂含量^[16]; Wang 等^[35] 研究发现, 过表达豌豆 α -CT 的植株中, 种子油含量显著上升; Zhou 等^[36] 发现脂肪酸合成调节因子 (RFS1) 与羧基转移酶互作因子 (CTH1) 共定位并直接相互作用, 二者通过改变 ACCase 的质膜分布模式, 降低膜上的 ACCase 活性, 从而调控植物脂肪酸从头合成; 在拟南芥中 BADC 蛋白作为 ACCase 负调控因子, 通过 RNA 干扰 *BADC1* 基因沉默, 导致 T2 代拟南芥种子的含油量显著增加^[37]。这些发现为提高植物生产力和油脂产量提供了潜在的方法, 也为油梨改良和油脂含量提高提供了理论支持。

4 结 论

本研究在油梨中共鉴定出 7 个 *PaACC* 基因家族成员, 氨基酸数为 251 ~ 776 个, 均为亲水蛋

白, *PaACC* 家族成员分为 4 个亚族, *PaACC1*、*PaACC2* 和 *PaACC3* 均具有保守基序 motif 14, *PaACC4*、*PaACC5* 和 *PaACC6* 均具有 motif 1、2、3、4、5 保守基序。在 *PaACC* 基因的启动子区域预测包含与激素响应有关的水杨酸、茉莉酸甲酯、赤霉素、生长素以及脱落酸响应, 与环境响应有关的干旱、低温胁迫响应, 与光响应相关的, 还有与玉米醇溶蛋白代谢调控、种子特异性调控、细胞周期调控等相关的顺式作用调控元件。*PaACC* 基因在各组织中均有表达, 在果实不同生长阶段表达量存在差异。本研究结果为进一步研究 *PaACC* 基因在脂肪酸合成中的功能奠定基础。

参考文献:

- [1] 葛宇, 司雄元, 林兴娥, 等. 油梨研究进展[J]. 中国南方果树, 2017, 46(1): 148-155. <https://doi.org/10.13938/j.issn.1007-1431.20160156>
- [2] 黄少鹏, 任正恺, 唐丽珠, 等. 油梨 Dof 基因家族鉴定及其在生长发育过程中的表达分析[J]. 分子植物育种, 2024, 22(3): 740-750. <https://doi.org/10.13271/j.mpb.022.000740>

- [3] Ozdemir F, Topuz A. Changes in dry matter, oil content and fatty acids composition of avocado during harvesting time and post-harvesting ripening period[J]. *Food Chemistry*, 2004, 86(1): 79–83. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2003.08.012>
- [4] Ge Y, Dong X, Liu Y, et al. Molecular and biochemical analyses of avocado (*Persea americana*) reveal differences in the oil accumulation pattern between the mesocarp and seed during the fruit developmental period[J]. *Scientia Horticulturae*, 2021, 276: 109717. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2020.109717>
- [5] Kilaru A, Cao X, Dabbs P B, et al. Oil biosynthesis in a basal angiosperm: transcriptome analysis of *Persea americana* mesocarp[J]. *BMC Plant Biology*, 2015, 15: 203. <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0586-2>
- [6] 高博, 李宗宝. 植物乙酰辅酶 A 羧化酶性质和抑制剂研究[J]. *医学信息*, 2008, 21(7): 1215–1217. <https://doi.org/10.3969/j.issn.1006-1959.2008.07.115>
- [7] 赵虎基, 王国英. 植物乙酰辅酶 A 羧化酶的分子生物学与基因工程[J]. *中国生物工程杂志*, 2003, 23(2): 12–16. <https://doi.org/10.13523/j.cb.20030203>
- [8] Roesler K R, Shorrosh B S, Ohlrogge J B. Structure and expression of an *Arabidopsis* acetyl-coenzyme A carboxylase gene[J]. *Plant Physiology*, 1994, 105(2): 611–617. <https://doi.org/10.1104/pp.105.2.611>
- [9] Reverdatto S, Beilinson V, Nielsen N C. A multisubunit acetyl coenzyme A carboxylase from soybean[J]. *Plant Physiology*, 1999, 119(3): 961–978. <https://doi.org/10.1104/pp.119.3.961>
- [10] 武王永, 谭秀华, 马立新. 甘蓝型油菜乙酰辅酶 A 羧化酶 3 个亚基基因的克隆及其表达[J]. *安徽农业科学*, 2008, 36(10): 4002–4006. <https://doi.org/10.3969/j.issn.0517-6611.2008.10.030>
- [11] Nakkaew A, Chotigeat W, Eksomtramage T, et al. Cloning and expression of a plastid-encoded subunit, beta-carboxyltransferase gene (*accD*) and a nuclear-encoded subunit, biotin carboxylase of acetyl-CoA carboxylase from oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.)[J]. *Plant Science*, 2008, 175(4): 497–504. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2008.05.023>
- [12] 王哲. 油桐异质型 *ACCCase* 基因的克隆及功能表达研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2015.
- [13] 刘浩, 鲁清, 李海芬, 等. 花生酰基-CoA 羧化酶基因 *ACCI* 的克隆与表达分析[J]. *山东农业科学*, 2019, 51(9): 21–27. <https://doi.org/10.14083/j.issn.1001-4942.2019.09.003>
- [14] 王保明. 油茶 *ACCCase* 基因的克隆及功能研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2012.
- [15] 杨婷, 张建平, 刘自刚, 等. 胡麻异质型 *ACCCase* 亚基基因的克隆与表达分析[J]. *草业学报*, 2020, 29(4): 111–120. <https://doi.org/10.11686/cyxb2019520>
- [16] 李欣叶. 亚麻 *LuAccD* 基因在种子油脂积累中的功能研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2023. <https://doi.org/10.27409/d.cnki.gxbnu.2023.002617>
- [17] 崔燕. 棉花乙酰辅酶 A 羧化酶 β 亚基 *accD* 基因的克隆及在拟南芥中超量表达的研究[D]. 石河子: 石河子大学, 2008.
- [18] Pham T, Walden E, Huard S, et al. Fine-tuning acetyl-CoA carboxylase 1 activity through localization: functional genomics reveals a role for the lysine acetyltransferase NuA4 and sphingolipid metabolism in regulating *Acc1* activity and localization[J]. *Genetics*, 2022, 221(4): iyac086. <https://doi.org/10.1093/genetics/iyac086>
- [19] Gudenschwager O, García-rojas M, Defilippi B G, et al. Identification and characterization of two putative genes encoding acetyl-coenzyme A carboxylase subunits that are possibly associated with internal browning during cold storage of ‘Hass’ avocados (*Persea americana* Mill.)[J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2013, 84: 74–80. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2013.04.011>
- [20] Ford N A, Spagnuolo P, Kraft J, et al. Nutritional composition of hass avocado pulp[J]. *Foods*, 2023, 12(13): 2516. <https://doi.org/10.3390/foods12132516>
- [21] Rendón-anaya M, Ibarra-laclette E, Méndez-bravo A, et al. The avocado genome informs deep angiosperm phylogeny, highlights introgressive hybridization, and reveals pathogen-influenced gene space adaptation[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116(34): 17081–17089. <https://doi.org/10.1073/pnas.1822129116>
- [22] 卜宪辰, 郭龙飞, 祝嫦晔, 等. 构树 bZIP 基因家族鉴定及硒代谢相关基因筛选[J]. *南方农业学报*, 2025, 56(1): 135–148. <https://doi.org/http://nfnyxb.xml-journal.net/article/doi/10.3969/j.issn.2095-1191.2025.01.012>
- [23] 林胜男, 刘杰玮, 张晓妮, 等. 香石竹 WRKY 家族全基因组鉴定及其表达分析[J]. *园艺学报*, 2021, 48(9): 1768–1784. <https://doi.org/10.16420/j.issn.0513-353x.2019-0986>
- [24] 陆雯佳, 汪军成, 姚立蓉, 等. 大麦 PRX 基因家族全基因组鉴定及其干旱胁迫下的表达分析[J]. *作物学报*, 2025, 51(5): 1198–1214. <https://doi.org/10.3724/SP.J.1006.2025.41053>
- [25] 马春泉, 孙培琳, 李海英. BvM14-GAI 基因的克隆及亚细胞定位[J]. *中国农学通报*, 2020, 36(16): 28–33.
- [26] 刘梦迪, 倪守飞, 王月雪, 等. 大麦 *TIFY* 基因家族成员鉴定及表达分析[J]. *南方农业学报*, 2022, 53(2): 417–429. <https://doi.org/10.3969/j.issn.2095-1191.2022.02.015>
- [27] 黄俊, 江羽宸, 张云川, 等. 橡胶草 *SRPP/REF* 家族基因的鉴定及表达分析[J]. *植物生理学报*, 2020, 56(7): 1541–1552. <https://doi.org/10.13592/j.cnki.ppj.2020.0041>
- [28] 许晓兰, 黎洁, 许慧娴, 等. 三色堇 *VwF3H* 基因启动子克隆及其功能分析[J]. *南方农业学报*, 2025, 56(2): 368–377. <https://doi.org/10.3969/j.issn.2095-1191.2025.02.003>
- [29] 郑飞雄, 陈俊宇, 江林琪, 等. 掌叶覆盆子 4CL 基因家族鉴定及表达分析[J]. *农业生物技术学报*, 2024, 32(2): 311–321. <https://doi.org/10.3969/j.issn.1674-7968.2024.02.006>
- [30] 于爽, 田海莹, 李生梅, 等. 花生乙酰辅酶 A 羧化酶家

- 族基因在不同胁迫下的响应模式分析[J]. *植物生理学报*, 2021, 57(10): 2011–2023. <https://doi.org/10.13592/j.cnki.ppj.2021.0154>
- [31] Wu X, Yang Z, Zhu Y, et al. Bioinformatics identification and expression analysis of acetyl-CoA carboxylase reveal its role in isoflavone accumulation during soybean seed development[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2024, 25(18): 10221. <https://doi.org/10.3390/ijms251810221>
- [32] 肖勇, 雷新涛, 王永, 等. 椰子乙酰 CoA 羧化酶 (ACC) 基因的鉴定及表达分析[J]. *安徽农业科学*, 2017, 45(35): 128–129. <https://doi.org/10.3969/j.issn.0517-6611.2017.35.039>
- [33] Hu Y, Gao C, Yang X, et al. Genome-scale identification and analysis of acetyl-coenzyme a carboxylase genes in *Arabidopsis* and soybean[C]//2011 International Conference on Electrical and Control Engineering. September 16–18, 2011, Yichang, China. IEEE, 2011: 3474–3477. <https://doi.org/10.1109/ICECENG.2011.6058473>
- [34] Elborough K M, Winz R, Deka R K, et al. Biotin carboxyl carrier protein and carboxyltransferase subunits of the multi-subunit form of acetyl-CoA carboxylase from *Brassica napus*: cloning and analysis of expression during oilseed rape embryogenesis[J]. *Biochemical Journal*, 1996, 315(1): 103–112. <https://doi.org/10.1042/bj3150103>
- [35] Wang M, Garneau M G, Poudel A N, et al. Overexpression of pea α -carboxyltransferase in *Arabidopsis* and *Camelina* increases fatty acid synthesis leading to improved seed oil content[J]. *The Plant Journal*, 2022, 110(4): 1035–1046. <https://doi.org/10.1111/tpj.15721>
- [36] Zhou L, Du Y, Zhang M, et al. Regulator of fatty acid synthesis proteins regulate *de novo* fatty acid synthesis by modulating hetACCase distribution[J]. *The Plant Cell*, 2024, 37(1): koae295. <https://doi.org/10.1093/pl-cell/koae295>
- [37] Salie M J, Zhang N, Lancikova V, et al. A family of negative regulators targets the committed step of *de novo* fatty acid biosynthesis[J]. *The Plant Cell*, 2016, 28(9): 2312–2325. <https://doi.org/10.1105/tpc.16.00317>

Identification and expression analysis of the acetyl-CoA carboxylase gene family in *Persea americana*

Xu Mengyang[#], Liu Yu, Wang Haibo, Xu Wenxin,
Zhang Xiuli, Feng Shun*, Li Maofu*

(School of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University, Haikou, Hainan 570228, China)

Abstract: Avocado (*Persea americana*) is a fruit with high nutritional value, and fatty acids are among its key intrinsic nutrients. Acetyl-CoA carboxylase (ACC) is a crucial enzyme in fatty acid synthesis, essential for oil accumulation and storage. The protein structure, evolutionary relationships, and *cis*-acting elements of the *PaACC* gene promoter in avocado were analyzed by employing bioinformatics tools, and the expression levels of the *PaACC* genes across different avocado organs and developmental stages of the fruit were analyzed by using quantitative real-time polymerase chain reaction (qRT-PCR). A total of seven *PaACC* genes were identified in avocado, encoding three BC subunits, three BCCP subunits, and one α -CT subunit of ACC. The amino acid lengths of these genes range from 251 to 776, with an average molecular weight of 49.95 kDa. All the encoded proteins are hydrophilic and lack of transmembrane domains. Phylogenetic analysis of ACC proteins from various plant species reveals that ACC proteins are categorized into four subfamilies based on subunit composition. The gene structure shows that all the *PaACC* genes contain at least 5 exons, each member of which contains a certain number of introns. There are 25 different conserved motifs in the *PaACC* gene family. Specifically, *PaACC1*, *PaACC2*, and *PaACC3* all have motif 14, while *PaACC4*, *PaACC5*, and *PaACC6* all have motifs 1, 2, 3, 4, and 5. In the promoter region of the *PaACC* genes, several *cis*-acting elements associated with light response, hormone response, drought stress, and low-temperature stress were identified. These findings suggest that the *PaACC* genes play a significant role in regulating plant growth and development and may enhance the plant's tolerance to abiotic stresses. Expression pattern analysis reveals that *PaACC4*, *PaACC5*, and *PaACC7* exhibit significantly higher expression levels during the S5 stage of fruit development compared to other organs and stages. This study provides a theoretical foundation for further research on the role of the *PaACC* genes in avocado fatty acid biosynthesis.

Keywords: avocado; acetyl-CoA carboxylase; gene family; expression pattern

(责任编辑: 钟云芳)