

引文格式: 柳伟, 安佳琪, 高熹, 等. 白蜡虫脂酰辅酶 A 还原酶基因家族鉴定及序列分析[J]. 云南农业大学学报(自然科学), 2022, 37(5): 743–752. DOI: 10.12101/j.issn.1004-390X(n).202203004

白蜡虫脂酰辅酶 A 还原酶基因家族 鉴定及序列分析*

柳 伟¹, 安佳琪¹, 高 熹^{2**}, 杨 璞^{1,3**}

(1. 中国林业科学研究院 高原林业研究所, 云南 昆明 650224; 2. 云南农业大学 植物保护学院, 云南 昆明 650201; 3. 国家林业和草原局, 资源昆虫培育与利用重点实验室, 云南 昆明 650224)

摘要:【目的】对白蜡虫脂酰辅酶 A 还原酶 (fatty acyl-CoA reductase, *far*) 基因家族进行鉴定和序列分析。【方法】以泌蜡昆虫白蜡虫作为材料, 利用生物信息学分析方法对白蜡虫 *far* 基因家族进行鉴定。【结果】在白蜡虫基因组中共鉴定到 30 个 *far* 候选基因, 其中 22 个 FAR 结构域包含完整的 1 个 NAD(P)H 结合结构域和 1 个 FAR C 结构域。基序分析表明: 多数白蜡虫 FAR 含有 13 个保守基序。白蜡虫 *far* 基因有 6~11 个外显子、5~10 个内含子。白蜡虫 FAR 系统进化分析表明: 白蜡虫 FAR 成员聚为 2 类。对不同物种 FAR 进行的系统进化分析表明: FAR 聚类主要与物种亲缘关系有关, 与功能的相关性不大。共线性分析与氨基酸相似性分析显示: 亲缘关系相近的物种 FAR 相似性更高, 一般同物种内 FAR 相似性最高。【结论】本研究有助于了解白蜡虫 *far* 基因家族的进化, 为深入研究白蜡虫 *far* 基因家族参与不同的功能奠定基础。

关键词: 白蜡虫; 脂酰辅酶 A 还原酶; 基因家族; 结构域; 系统进化

中图分类号: S899.1 文献标志码: A 文章编号: 1004-390X (2022) 05-0743-10

Identification and Sequence Analyses of Fatty acyl-CoA Reductase Gene Family of the Chinese White Wax Scale Insect (*Ericerus pela*)

LIU Wei¹, AN Jiaqi¹, GAO Xi², YANG Pu^{1,3}

(1. Institute of Highland Forest Science, Chinese Academy of Forestry, Kunming 650224, China; 2. College of Plant Protection, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China; 3. Key Laboratory of Breeding and Utilization of Resource Insects of National Forestry and Grassland Administration, Kunming 650224, China)

Abstract: [Purpose] To identify the fatty acyl-CoA reductase (*far*) gene family and to analyze the gene sequences. [Method] The *far* gene family of the Chinese white wax scale insect (*Ericerus pela*) was identified and analyzed by bioinformatics methods. [Results] There were a total of 30 candidate *far* genes were identified, and 22 genes of them had a relatively conserved structure, an NAD(P)H binding domain and a FAR C domain. Motif analysis showed that there were 13 conserved

收稿日期: 2022-03-03

修回日期: 2022-07-23

网络首发日期: 2022-09-08

*基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项 (CAFYBB2017ZB005); 云南省科技厅基础研究专项计划 (202101AS070042); 云南省中青年学术和技术带头人后备人才项目 (202105AC160031); 国家自然科学基金项目 (31572337)。

作者简介: 柳伟 (1996—), 女, 山东烟台人, 在读硕士研究生, 主要从事昆虫分子生物学研究。

E-mail: 1.liuwei.2@163.com

**通信作者 Corresponding authors: 高熹 (1980—), 女, 福建福州人, 博士, 副教授, 主要从事植物保护研究。E-mail: chonchon@163.com; 杨璞 (1979—), 男, 河南开封人, 博士, 研究员, 主要从事昆虫分子生物学研究。E-mail: zjuyangpu@aliyun.com

网络首发地址: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/53.1044.S.20220908.1049.002.html>



motifs in these FAR. The *far* genes of *E. pela* had 6-11 exons and 5-10 introns. The phylogenetic analysis showed that FAR of *E. pela* were divided into two groups. The phylogenetic tree based on FAR of different species revealed FAR cluster groups closely related to species rather than their functions. Synteny analysis and amino acid similarity analysis showed that FAR generally had the highest similarity within the same species. [**Conclusion**] This study was helpful to understand the evolution of *far* gene family in *E. pela* and provided a basis for further research on the molecular functions of *far* gene family of *E. pela*.

Keywords: Chinese white wax scale insect; fatty acyl-CoA reductase; gene family; domain; phylogenetic analysis

蜡酯在动物、植物和微生物中广泛存在,具有多种重要的生物学功能,其功能多与生存环境相适应^[1]。蜡酯在植物中主要形成表皮蜡,可防止病菌和紫外线的侵害,还可以保护水分,或以高浓度的形式积累在一些种子油中^[2]。动物蜡酯具有保护作用,如工蜂用分泌的蜂蜡筑巢,为自己提供庇护场所;还具有防水作用,如水禽用喙将尾脂腺分泌的蜡酯涂抹在羽毛上,使羽毛光滑防水。蜡酯也是微生物中重要的储存脂类,各种细菌通过积累蜡酯将其作为主要的碳源和能量储存物质。蜡酯具有多种功能和性质,可作为人类生活中重要的经济油脂,广泛应用于医药、化妆品和食品工业,尤其是能源和化工等领域。

蜡酯由长链脂肪酸与长链醇通过酯化反应结合形成,其合成过程较为保守^[1]。脂酰辅酶 A 还原酶 (fatty acyl-CoA reductase, FAR) 将脂酰辅酶 A 还原成相应的脂肪醇,然后与脂酰辅酶 A 在蜡酯合成酶催化下形成蜡酯^[3-5]。脂酰辅酶 A 还原酶所催化的还原反应依赖 NADPH。序列分析表明:动物和植物的 FAR 较为保守,在 N 端氨基酸有 1 个长度约为 300 aa 的 NADPH 结合结构域,在 C 端含有 1 个 Sterile 蛋白结构域^[6-7]。

已有研究表明:FAR 催化生成的脂肪醇主要参与蜡酯、甘油三酯和信息素的合成^[1]。同一生物体中有多个 *far* 基因,在不同组织的表达有不同的生理功能。拟南芥 *far3* 基因在叶、茎、花和根中均有表达,参与角质层蜡的合成^[8-9];拟南芥中 *far1*、*far4* 和 *far5* 在根的内皮细胞中表达,主要参与软木脂的形成;意蜂 *far1* 基因主要在蜜蜂头部表达,参与信息素或醚酯的合成^[10]。

白蜡虫 (*Ericerus pela*) 是一种有巨大经济价值的资源昆虫,在雄虫二龄时期分泌大量白蜡。白蜡的主要成分是蜡单酯,占白蜡总量的 93%~

95%。在机械、化工、食品、农林和信息技术等领域应用广泛^[11-12],以白蜡为原料生产的高级烷醇也具有极大的药用价值^[13]。FAR 在白蜡合成中起关键作用,但白蜡虫 *far* 基因家族缺少系统的进化分析研究。本研究对白蜡虫 *far* 家族基因进行鉴定,并进行序列特征分析,同时与其他物种中参与蜡酯合成的 FAR 进行系统进化分析,以期为进一步探究白蜡虫蜡酯合成基因的特点与进化奠定分子基础。

1 材料与方法

1.1 *far* 基因家族鉴定和结构域分析

FAR 的结构域信息下载自 Pfam 数据库 (<http://pfam.xfam.org/>),再利用 HMMER 3.0 在白蜡虫蛋白库搜索含有 *far* 基因结构域的序列。为避免基因组注释有遗漏的 *far* 基因,从 Uniprot 数据库 (<https://www.uniprot.org/>) 下载 FAR 蛋白序列,在白蜡虫转录组蛋白库中进行本地 BLAST 搜索,由此获得白蜡虫转录组预测的 FAR。结合白蜡虫转录组注释信息,将这些 FAR 对应的转录本在白蜡虫基因组序列上进行本地 BLAST 搜索,获得的序列作为 *far* 候选基因。此外,在 Nr (non-redundant protein sequence)、Nt (nucleotide sequence) 和 Swissport 数据库中注释为 FAR 的基因组预测基因同样作为 *far* 候选基因。将以上 *far* 候选基因上传到 CDD (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/bwrpsb/bwrpsb.cgi>) 进行结构域分析,得到 2 种序列,一种包含 2 个完整的 FAR 结构域 (即 NADB Rossmann 结构域和 FAR C 结构域),另一种仅含有 1 个 FAR 结构域,对这些序列进行在线 BLAST 分析,2 种方法都注释为 FAR 的基因保留作为最终的候选 *far* 家族基因。

1.2 白蜡虫 *far* 基因保守基序、基因结构和氨基酸序列属性分析

利用在线网站 MEME (<http://meme-suite.org/tools/meme>)^[14]对白蜡虫 FAR 蛋白保守基序进行分析, 基序的最大数值设为 15, 基序的长度设置介于 6~200 之间, 其他参数使用默认参数。对得到的保守基序使用 CDD 进行功能注释; 使用在线网站 GSDS 2.0 (<http://gsds.gao-lab.org/>)^[15]分析内含子和外显子; 使用 ExPASy (<https://web.expasy.org/protparam/>) 在线工具^[16]对筛选的白蜡虫 FAR 蛋白序列进行等电点和蛋白分子量等属性分析。

1.3 白蜡虫 *far* 基因染色体定位

将 *far* 基因在 scaffold 上进行定位, 得到起始位置信息, 使用在线网站 MapGene2Chrom web v2 (<http://mg2c.iask.in/mg2c v2.0/>)^[17]将所有白蜡虫 *far* 基因在染色体上的物理位置绘制成图。单个染色体宽度设置为 100 px, 染色体边界宽度为 2 px, 其他参数设置保持默认值。

1.4 白蜡虫 *far* 基因的共线性 Circos 分析

使用 Mauve 2.3.0 软件对白蜡虫 *far* 基因进行共线性分析, 参数和视图使用默认值。得到 *far* 基因的共线性区域, 连接共线性较好的 *far* 基因; 利用 Circos 对共线性结果进行可视化。

1.5 系统进化树的构建

利用 ClustalX 软件对白蜡虫 *far* 基因氨基酸序列进行多序列比对, 然后将得到的结果导入 MEGA 6.0 软件, 使用邻接法 (Bootstrap=1 000) 构建系统进化树^[18]; 使用 ClustalX 软件对不同物种的 FAR (表 1) 进行多序列比对, 在 MEGA 6.0 中采用最大似然法 (Bootstrap=500) 绘制不同物种 FAR 蛋白进化树^[19-20]。其中, 拟南芥、西德蒙木和小鼠的 FAR 来自 NCBI; 意蜂、果蝇、豌豆蚜和扶桑绵粉蚧的昆虫 FAR 来自昆虫基因组与转录组数据库 InsectBase (<http://www.insect-genome.com/>)。

1.6 不同物种的 *far* 基因共线性分析

为了进一步检测白蜡虫 *far* 基因与其他物种 *far* 基因^[21-23]的共线关系, 采用 Mauve 2.3.0 软件进行共线性分析。参数设置和视图样式同 1.4 节。

1.7 不同物种的 FAR 相似性统计分析

为了探讨不同物种间 FAR 序列的相似性, 利用在线 BLAST 计算每 2 对 FAR 序列之间的相似性, 将统计结果导入在线网站 Heatmapper (<http://www.ezlab.com/heatmap2/>)^[24]。

表 1 物种的 FAR 信息
Tab. 1 FAR information for species

物种 species	蛋白序列号 accession number of protein sequence	物种 species	蛋白序列号 accession number of protein sequence
意蜂 <i>Apis mellifera</i>	Amei002231.1	豌豆蚜 <i>Acyrtosiphon pisum</i>	Apis001633.1
	Amei002549.1		Apis006064.1
	Amei003064.1		Apis004779.1
	Amei006051.1		Apis005580.1
	Amei008672.1		Apis005344.1
	Amei008780.1		Apis007130.1
	Amei008652.1		Apis005537.1
	Amei008925.1		Apis005072.1
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	Amei008967.1		Apis006967.1
	NP187805.1	黑腹果蝇 <i>Drosophila melanogaster</i>	Apis008073.1
	NP190040.3		Apis012239.1
	NP190041.2		Apis011224.1
	NP190042.2		Apis012361.1
	NP001326776.1		Apis012304.1
	NP567936.5		Apis012211.1
	NP197634.1		Apis013836.1
	NP197642.1		Apis014739.1
西德蒙木 <i>Simmondsia chinensis</i>	Dmen000229.1	扶桑绵粉蚧 <i>Phenacoccus solenopsis</i>	Apis014828.1
	Dmen000534.1		Apis013660.1
	Dmen003281.1		Apis014663.1
	Dmen005455.1		Apis011813.1
	Dmen006382.1		Apis012792.1
	Dmen006383.1		Apis014458.1
	Dmen006385.1	小鼠 <i>Mus musculus</i>	Psol001634.1
	Dmen007655.1		Psol001761.1
	Dmen008323.1		Psol001879.1
	Dmen011464.1		Psol002024.1
	Dmen011465.1		Psol002535.1
	Dmen011993.1		Psol003325.1
	Dmen011994.1		Psol006474.1
	Dmen011995.1		Psol006602.1
	Dmen012359.1		Psol006603.1
	Dmen012861.1		Psol007950.1
	Dmen013480.1		Psol007953.1
	AAD38039.1		Psol007956.1
豌豆蚜 <i>Acyrtosiphon pisum</i>	NP001272760.1		Psol008193.1
	NP001347597.1		Psol008269.1
	NP001334445.1		Psol008337.1
	Apis003809.1		Psol008661.1
扶桑绵粉蚧 <i>Phenacoccus solenopsis</i>	Apis003307.1		Psol008719.1
	Apis002873.1		Psol009103.1
	Apis002455.1		Psol009104.1
	Apis003711.1		Psol009379.1

tp://www.heatmapper.ca/expression/), 氨基酸与高、中、低值的相似性以红、白、绿三色表示, 并根据统计结果进行聚类分析。

2 结果与分析

2.1 白蜡虫 *far* 基因家族鉴定

根据转录组注释信息, 197 条序列注释为 *far* 基因。利用 197 个候选基因的转录本序列进行基因分析。一些基因被发现是同一基因的不同转录本。根据转录本在 scaffold 中的位置, 共鉴定出 17 个基因。

根据基因组预测基因的注释信息, 26 条序列注释为 *far* 基因。与转录组得到的序列进行比对,

在白蜡虫 *far* 基因家族中有 30 个 *far* 基因; 其中有 22 个具有 2 个完整的结构域和合适的序列长度, 可以进行后续分析。

2.2 保守基序、基因结构和氨基酸序列分析

对 15 个保守基序 (图 1) 进行分析, MEME 分析结果显示: 基序 1~6、9、12 和 14 属于 NADB Rossmann 结构域, 基序 7、8、10 和 13 属于 FAR C 结构域。CDD 分析结果显示: 基序 1~4、9 和 14 属于 NADB Rossmann 结构域, 基序 8 和 13 属于 FAR C 结构域。MEME 分析与 CDD 分析结果基本一致。此外, 基序 11 和 15 位于域间区域, 所有 FAR 都包含基序 11 或 15, 但二者并不同时存在于 1 个 FAR 中。

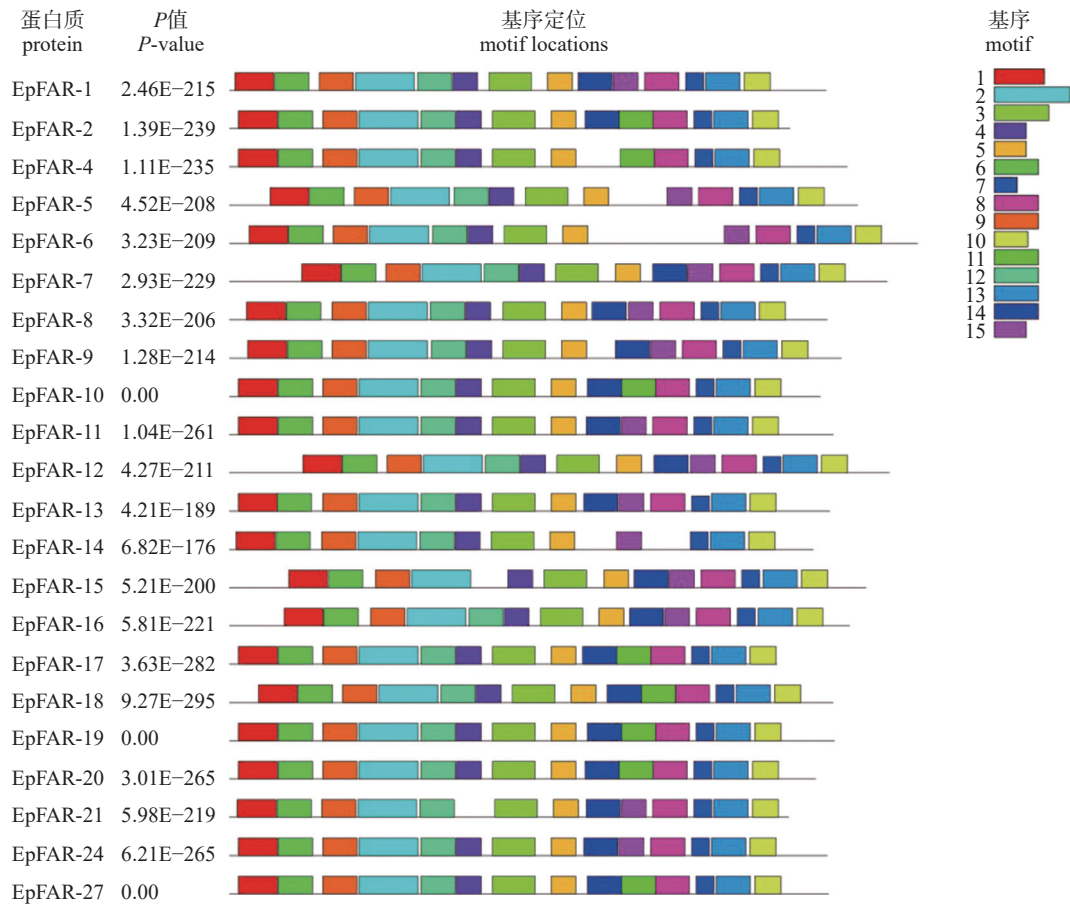


图 1 白蜡虫 FAR 保守基序分析

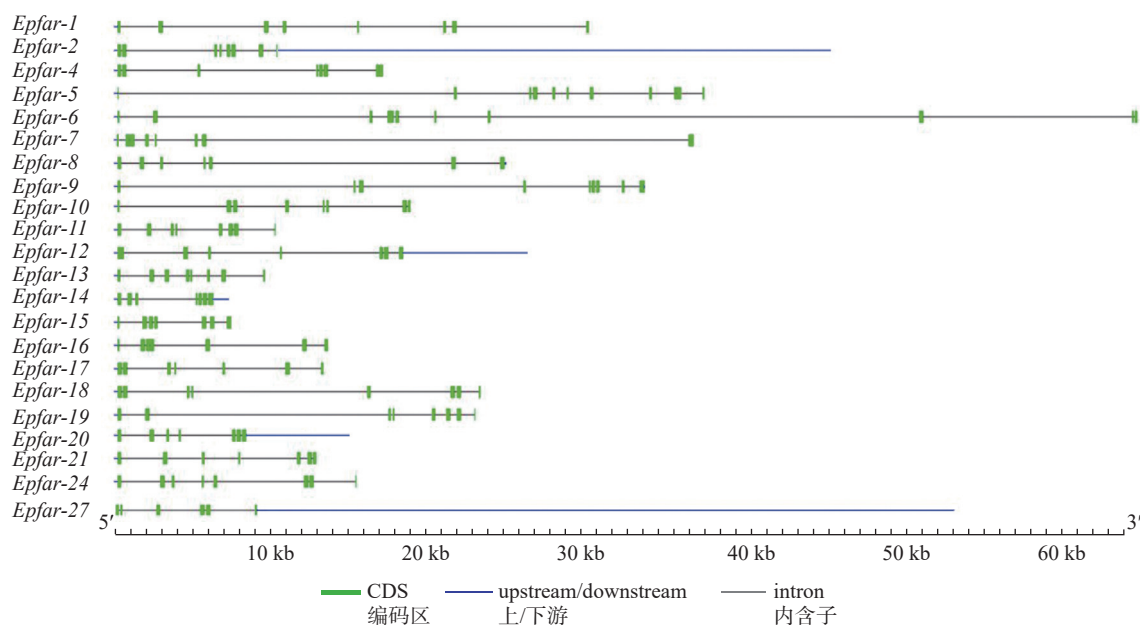
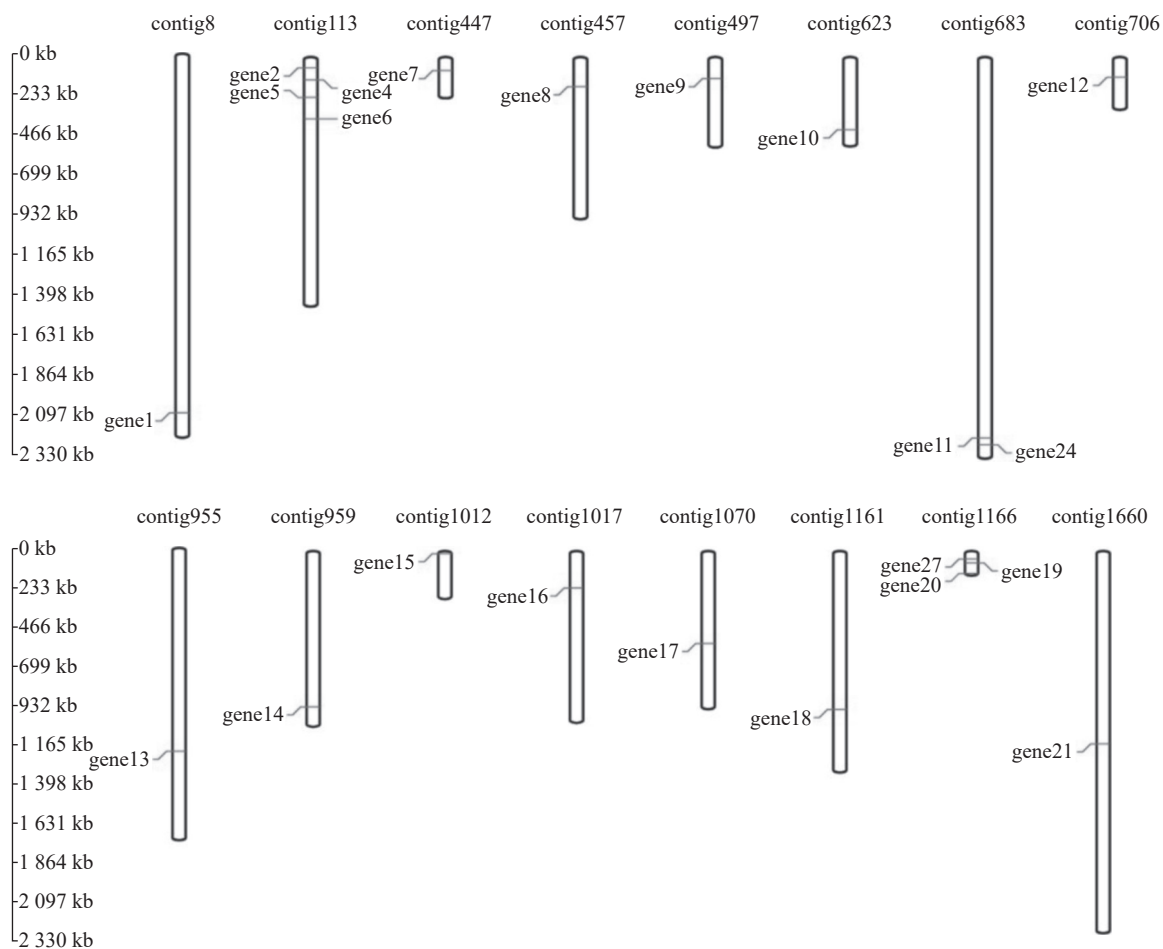
Fig. 1 Conserved motif analysis of FAR in *Ericerus pela*

白蜡虫 *far* 基因有 6~11 个外显子、5~10 个内含子。外显子平均长度为 145~225 bp, 内含子平均长度为 777~7 098 bp。Epfar-5 包含 10 个内含子和 11 个外显子, 数量最多 (图 2)。在 22 条白蜡虫 FAR 中, 氨基酸序列长度为 467~587 aa,

仅有 FAR-19 的等电点小于 7。

2.3 白蜡虫 *far* 基因染色体定位

图 3 显示: 22 个 *far* 基因分布在 16 个重叠群 (contig) 上, contig113 的 *far* 基因最多 (4 个), 其次是 contig1166 (3 个), 即 contig113 和 1166 有

图 2 白蜡虫 *far* 基因结构分析Fig. 2 Gene structure analysis of the *far* genes in *E. pela*图 3 白蜡虫 *far* 基因在基因组上的分布Fig. 3 Genomic distribution of the *far* genes of *E. pela*

far 基因簇；contig683 有 2 个 *far* 基因；其余 13 个 contig 上各有 1 个 *far* 基因。

2.4 白蜡虫 *far* 基因的共线性 Circos 分析

由图 4 可知：22 个 *far* 基因共有 11 个共线

性模块。其中，*far* 6 号基因与其他 *far* 基因有最多的共线性模块，与 *far* 5、9、13、18 号基因都有连线。*far* 9 号有 3 个连线。*far* 2 号和 27 号各有 2 个连线。其余 5 个基因只有 1 个连线。

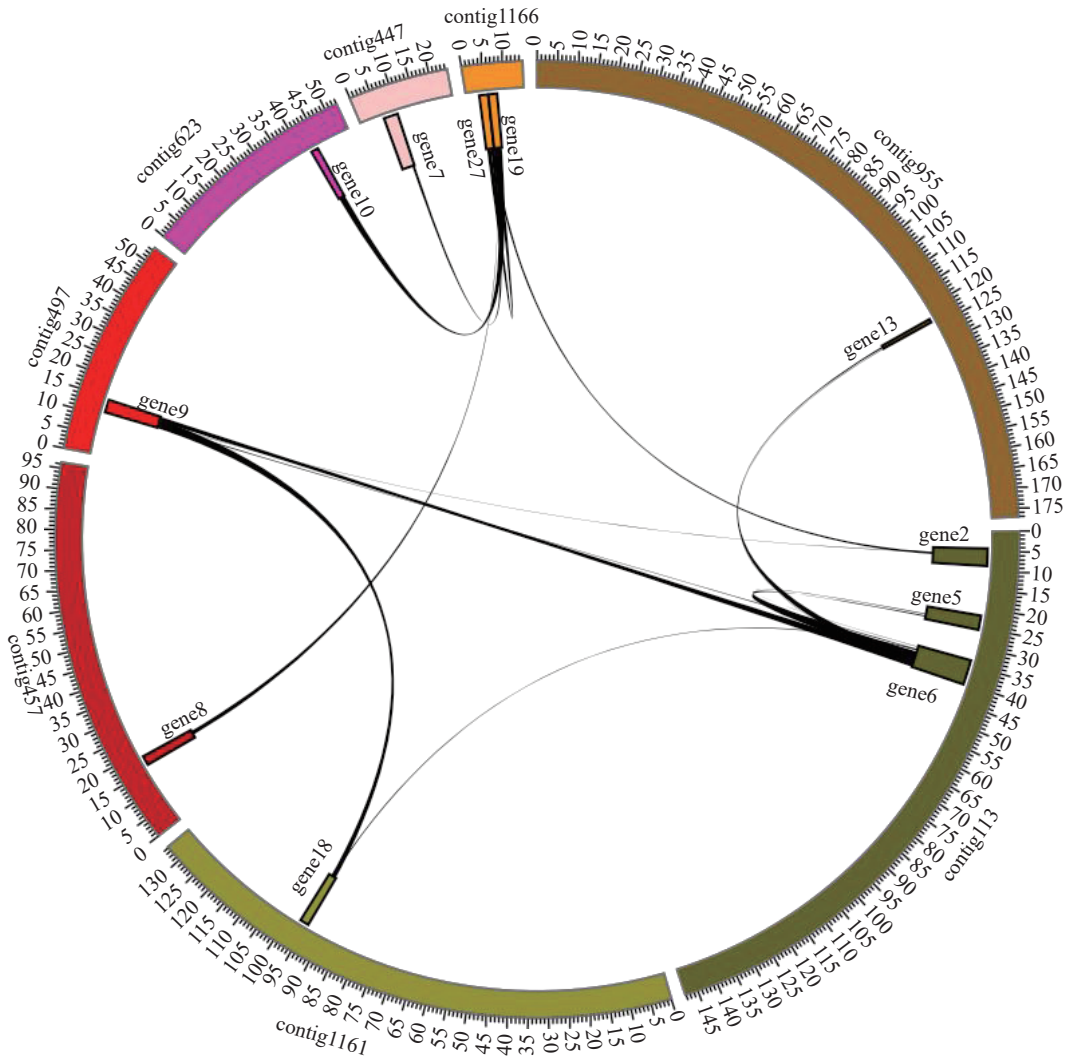


图 4 白蜡虫 *far* 基因的共线性 Circos 分析
Fig. 4 Synteny relationships of the *far* genes in *E. pela*

2.5 系统进化树

由图 5 可知：白蜡虫的 22 个 *far* 基因聚为 2 类。第 1 类有 12 个 *far* 基因，聚为 4 组；第 2 类有 9 个 *far* 基因，聚为 2 组。由图 6 可知：不同物种的 FAR 大多按所属物种的亲缘关系聚为 3 类。白蜡虫的 FAR 主要在第 1 类，豌豆蚜 (*Acyrtosiphon pisum*) 和黑腹果蝇 (*Drosophila melanogaster*) 的 FAR 主要在第 2 类，扶桑绵粉蚧 (*Phenacoccus solenopsis*) 的 FAR 在第 1、2 类中都有分布，第 1 类中的 FAR 基本与白蜡虫聚在一起。

2.6 不同物种的 *far* 基因共线性分析

由图 7 可知：白蜡虫与扶桑绵粉蚧的共线性最好，二者之间的共线性连线最多，共线性模块覆盖率最高。白蜡虫 *far* 基因与小鼠、意蜂、豌豆蚜和黑腹果蝇 *far* 基因的共线性较差，共线性连线较少，共线性模块覆盖率较低。白蜡虫 *far* 基因与拟南芥和西德蒙木的 *far* 基因共线关系最差，几乎没有共线性连线。

2.7 不同物种的 FAR 相似性

由图 8 可知：不同物种的 FAR 的氨基酸相

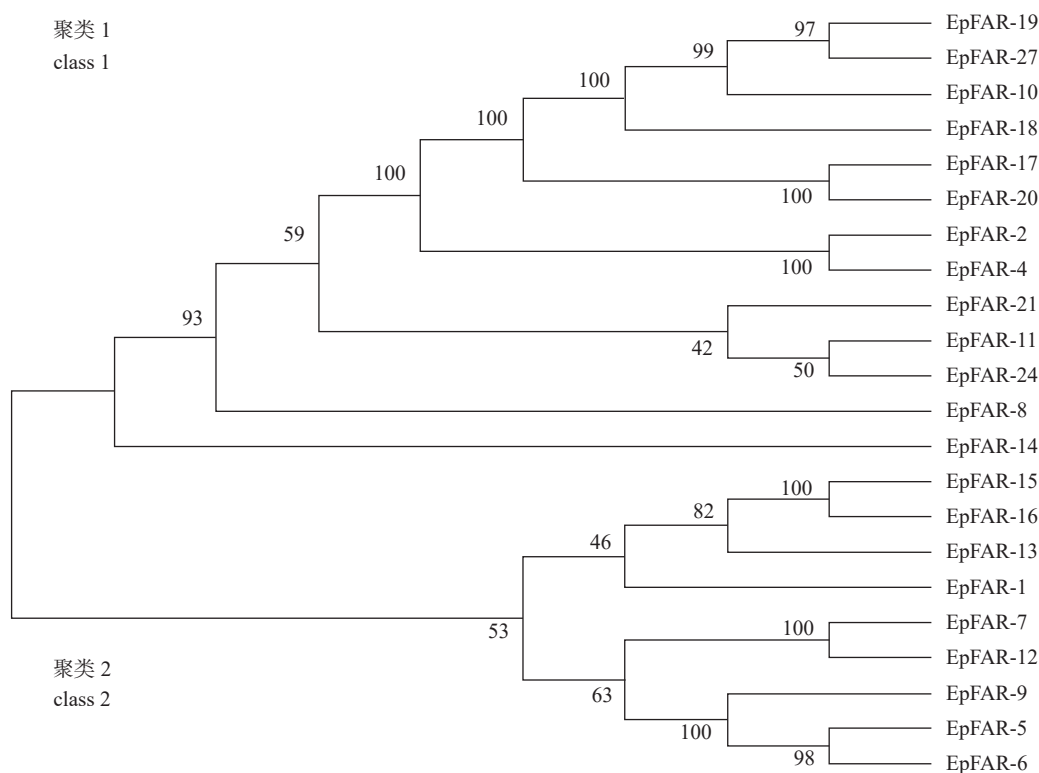


图 5 白蜡虫 FAR 的系统发育树

Fig. 5 Phylogenetic tree of FAR in *E. pela*

似性在 25%~60%，高相似性 (50%~60%) 的 FAR 蛋白主要来自同一物种。拟南芥和西德蒙木的 FAR 相似性约为 50%；不同昆虫体内 FAR 蛋白的相似性大多不高 (25%~40%)；具有泌蜡功能的 FAR 氨基酸与其他物种的 FAR 相似性仅为 25%~40%。

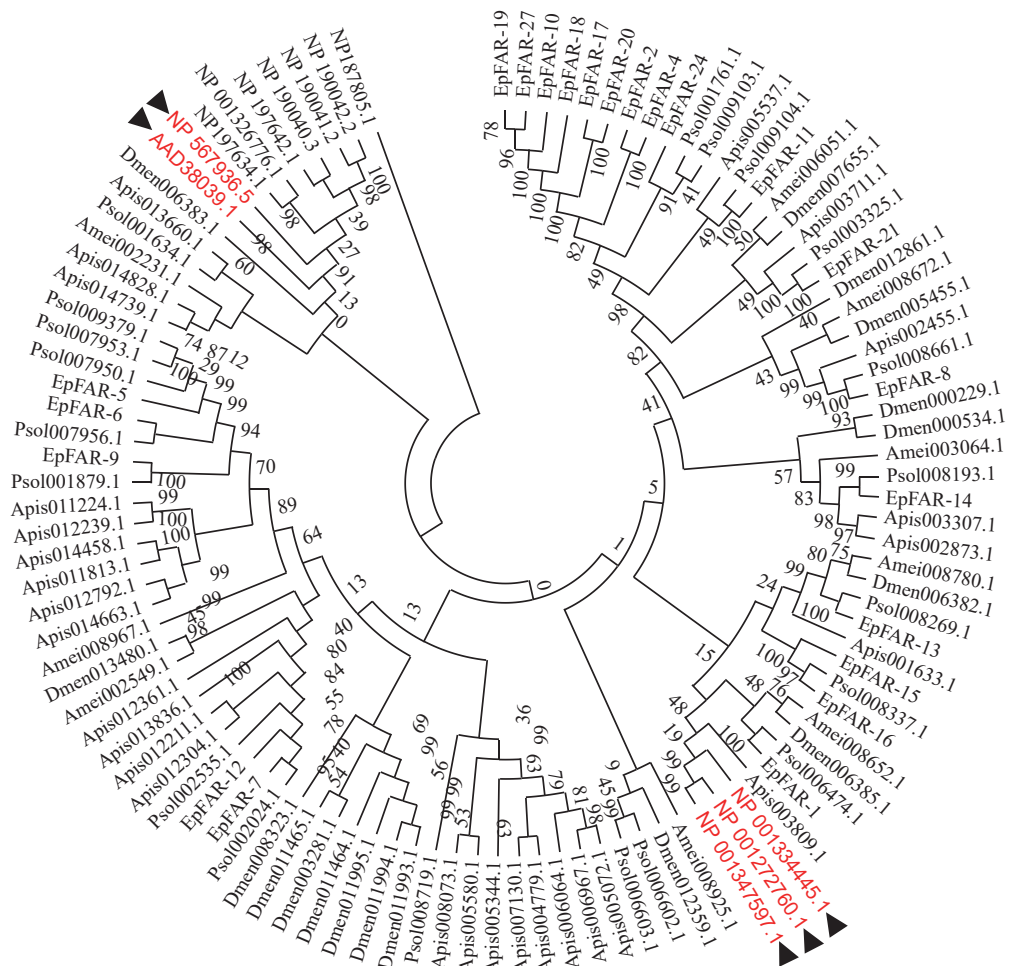
3 讨论

脂酰辅酶 A 还原酶是生物体内蜡质合成的关键酶之一，在动物、植物和微生物中广泛存在。截至目前，蜡质合成途径以及关键酶的研究较少，仅有少部分植物 (拟南芥和希蒙德木等)^[24]、动物 (小鼠和鹅等)^[25-26] 和昆虫 (褐飞虱和巢蛾等)^[27-29] 开展了 FAR 的功能研究。随着研究工作的深入展开，发现 *far* 基因在昆虫基因组中一般以基因家族存在，如对褐飞虱 *far* 基因家族进行了功能分析^[30]。本研究基于白蜡虫的全基因组数据，结合生物信息学分析方法对其 *far* 基因家族进行鉴定，获得 30 个 *far* 候选基因，多数含有 NADB_Rossmann 结构域和 FAR C 结构域；氨基酸普遍等电点大多在 7 以上，说明其可能多在弱

碱性环境发挥作用。

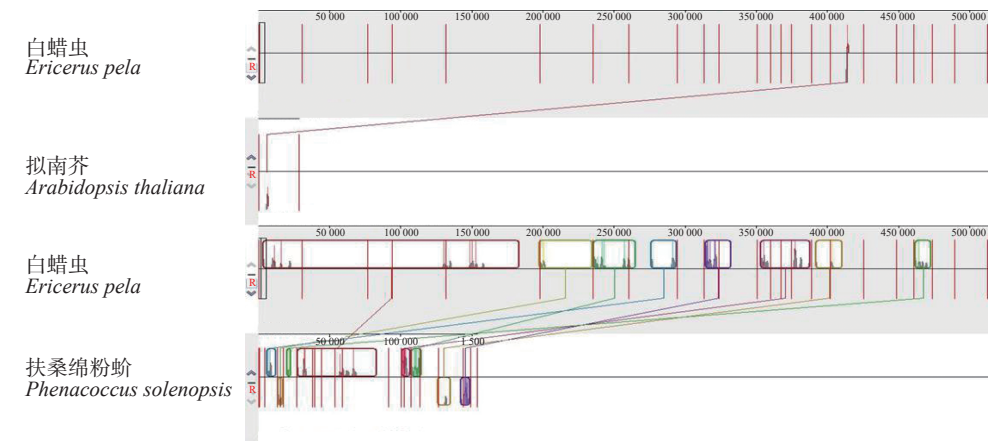
基因家族成员可以紧密排列在一起，形成 1 个基因簇 (一般认为 200 kb 的核苷酸单位中含有 3 个以上基因的基因群)^[31]，更多的家族基因分布在同一染色体的不同部位，或者分散于不同的染色体，具有各自不同的表达调控模式。对白蜡虫 *far* 基因的染色体分布和基因重复进行分析后发现 2 个基因簇，其中的 11 对基因有一定的共线性。白蜡虫 *far* 基因家族仅有 2 个基因簇，其他基因大多存在于不同 contig 上。这些成簇排列的 *far* 基因可能由基因复制产生，具有共线性的 *far* 基因可能有相同的起源。基序在白蜡虫 *far* 基因家族成员内分布相似，在白蜡虫 FAR 的 NJ 树中，含有基序 11 的聚为一小支，表明含有相同基序的 FAR 序列或者功能可能更相似。

不同物种的 FAR 氨基酸相似性分析表明：多数相似性高的 FAR 都是同一物种或亲缘关系近的物种。同属泌蜡功能相关的 FAR 在相同物种间相似性高，在不同物种间相似性低。不同物种的 FAR 进化分析表明：同物种的 FAR 大多聚在一起，亲缘关系近的聚为 1 小支。系统进化的分析结果与共线性分析的结果一致，从共线性分



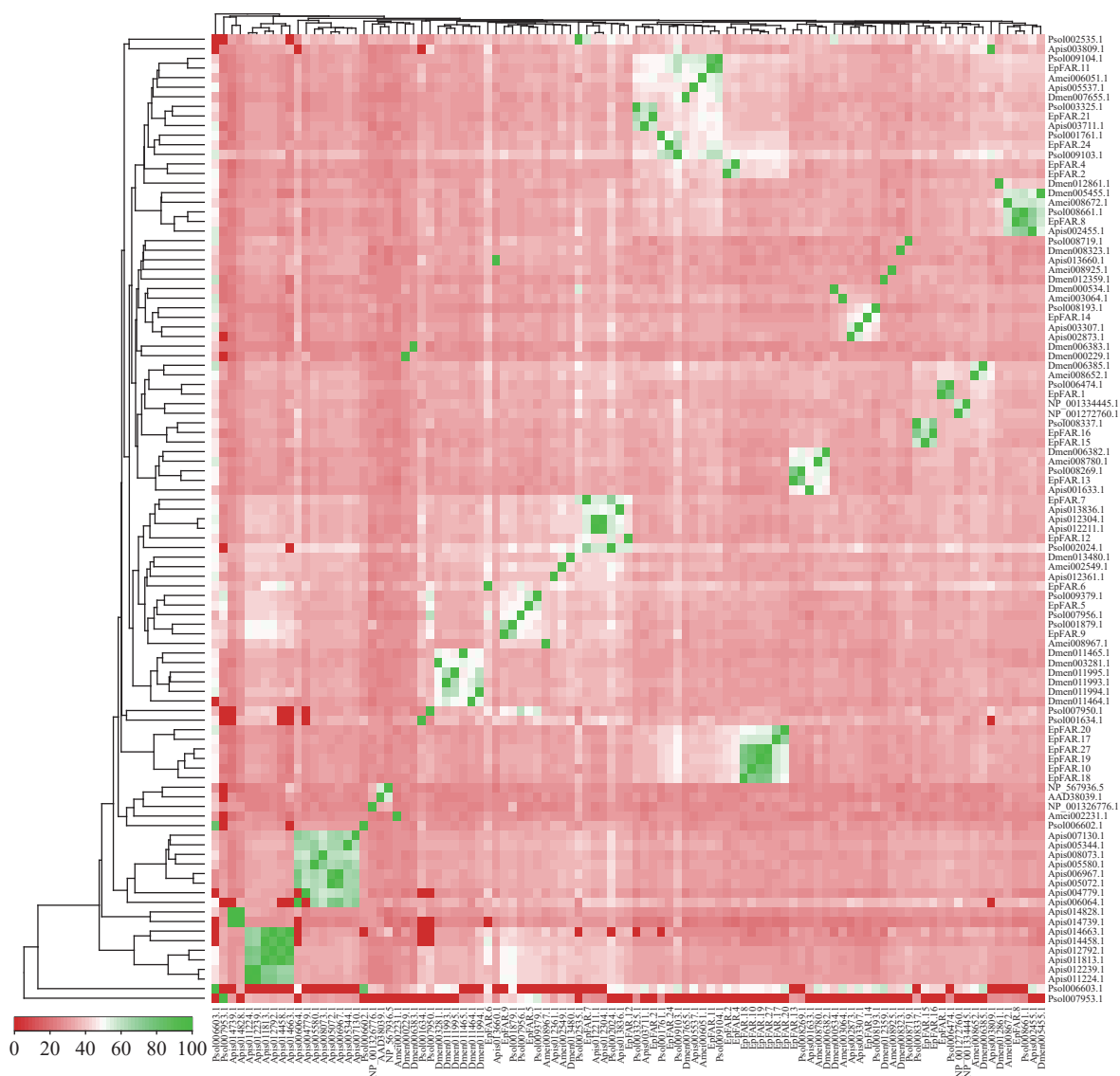
注：三角形标注为已明确的泌蜡相关 FAR；其他对应物种与蛋白编号见表 1。
Note: The accession numbers that with triangle labels were FAR responsible for wax secretion; the other species and their protein accession numbers were shown in Tab.1.

图 6 8 个物种的 FAR 的系统发育树
Fig. 6 Phylogenetic tree of FAR in eight species



注：图中横线分别表示 far 基因，标尺显示每个基因的长度，相同颜色的模块和连线表示有共线性的模块。
Note: The line showed the far genes, the scale showed the length of genes, the blocks and lines with the same colors were the blocks with synteny.

图 7 白蜡虫与拟南芥和扶桑绵粉蚧的 far 基因共线性分析
Fig. 7 Synteny analysis of far genes among E. pela, Arabidopsis thaliana and Phenacoccus solenopsis



注: 白蜡虫和其他物种 FAR 见表 1。

Note: The FAR of *E. pela* and other species shown in Tab. 1.

图 8 不同物种的 FAR 相似性热图

Fig. 8 Heat maps of FAR similarity of different eight species

析来看, 白蜡虫与亲缘关系最近的扶桑绵粉蚧的 *far* 基因有更多的共线性连线, 而与拟南芥的 *far* 基因共线性连线非常少。

4 结论

本研究获得 30 个白蜡虫 *far* 基因候选基因, 其中 22 个具有完整的结构域。序列分析和系统进化分析表明: 这些基因存在很多保守基序, 基因之间共 11 个共线性模块, 聚类为 2 大支, 不同物种之间的 FAR 亲缘关系较远。该研究为了解白蜡虫 *far* 基因的功能分化提供了参考。

[参考文献]

- [1] 杨璞, 徐冬丽, 陈晓鸣, 等. 蜡酯合成途径及关键酶的研究进展[J]. 中国细胞生物学学报, 2012, 34(7): 695.
- [2] 肖一凡, 彭杰, 张扬, 等. 蜡酯合成酶的研究进展及其应用[J]. 北京化工大学学报(自然科学版), 2020, 47(6): 1. DOI: [10.13543/j.bhxbzr.2020.06.001](https://doi.org/10.13543/j.bhxbzr.2020.06.001).
- [3] LI X L, ZHENG T X, ZHENG X W, et al. Molecular characterization of two fatty acyl-CoA reductase genes from *Phenacoccus solenopsis* (Hemiptera: Pseudococcidae)[J]. Journal of Insect Science, 2016, 16(1): 49. DOI: [10.1093/jisesa/iew038](https://doi.org/10.1093/jisesa/iew038).
- [4] BENZION A. Jojoba research as basis for domestication of jojoba in Israel[J]. Israel Journal of Plant Sciences, 2006, 54(3): 157. DOI: [10.1560/IJPS_54_3_157](https://doi.org/10.1560/IJPS_54_3_157).
- [5] STÖVEKEN T, KALSCHEUER R, MALKUS U, et al.

- The wax ester synthase/acyl coenzyme A: diacylglycerol acyltransferase from *Acinetobacter* sp. strain ADP1: characterization of a novel type of acyltransferase[J]. Journal of bacteriology, 2005, 187(4): 1369. DOI: [10.1128/JB.187.4.1369-1376.2005](https://doi.org/10.1128/JB.187.4.1369-1376.2005).
- [6] DOAN T T P, CARLSSON A S, HAMBERG M, et al. Functional expression of five *Arabidopsis* fatty acyl-CoA reductase genes in *Escherichia coli*[J]. Journal of Plant Physiology, 2009, 166(8): 787. DOI: [10.1016/j.jplph.2008.10.003](https://doi.org/10.1016/j.jplph.2008.10.003).
 - [7] METZ J G, POLLARD M R, ANDERSON L, et al. Purification of a jojoba embryo fatty acyl-coenzyme A reductase and expression of its cDNA in high erucic acid rapeseed[J]. Plant physiology, 2000, 122(3): 635. DOI: [10.1104/pp.122.3.635](https://doi.org/10.1104/pp.122.3.635).
 - [8] TEERAWANICHPAN P, QIU X. Fatty acyl-CoA reductase and wax synthase from *Euglena gracilis* in the biosynthesis of medium-chain wax esters[J]. Lipids, 2010, 45(3): 263. DOI: [10.1007/s11745-010-3395-2](https://doi.org/10.1007/s11745-010-3395-2).
 - [9] CHENG J B, RUSSELL D W. Mammalian wax biosynthesis: I. Identification of two fatty acyl-Coenzyme A reductases with different substrate specificities and tissue distributions[J]. Journal of Biological Chemistry, 2004, 279(36): 37789. DOI: [10.1074/jbc.M406225200](https://doi.org/10.1074/jbc.M406225200).
 - [10] TEERAWANICHPAN P, ROBERTSON A J, QIU X. A fatty acyl-CoA reductase highly expressed in the head of honey bee (*Apis mellifera*) involves biosynthesis of a wide range of aliphatic fatty alcohols[J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2010, 40(9): 641. DOI: [10.1016/j.ibmb.2010.06.004](https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2010.06.004).
 - [11] 杨凯. 再论我国虫白蜡利用的起源[J]. 自然科学史研究, 2020, 39(2): 152.
 - [12] MUDGE S M, BELANGER S E, DELEO P C. Fatty alcohols: anthropogenic and natural occurrence in the environment[M]. 2nd ed. Abingdon: Royal Society of Chemistry, 2018.
 - [13] 马李一, 王有琼, 张重权, 等. 虫白蜡还原法制备高级烷醇混合物研究[J]. 林产化学与工业, 2009, 29(5): 6. DOI: [10.3321/j.issn:0253-2417.2009.05.002](https://doi.org/10.3321/j.issn:0253-2417.2009.05.002).
 - [14] 袁娜, 王彤, 刘廷利, 等. 棉花 *FAR1/FHY3* 基因家族的全基因组分析[J]. 棉花学报, 2018, 30(1): 11. DOI: [10.11963/1002-7807.yndjc.20171214](https://doi.org/10.11963/1002-7807.yndjc.20171214).
 - [15] LEI P Z, WEI X L, GAO R T, et al. Genome-wide identification of *PYL* gene family in wheat: evolution, expression and 3D structure analysis[J]. Genomics, 2021, 113(2): 854. DOI: [10.1016/j.ygeno.2020.12.017](https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2020.12.017).
 - [16] 刘宁, 黄欣, 刘寒, 等. 团头鲂 *Hox* 基因家族的鉴定、进化与表达分析[J]. 水产学报, 2021, 45(2): 161. DOI: [10.11964/20200612288](https://doi.org/10.11964/20200612288).
 - [17] 赵慧霞, 李凤霞, 郭瑞, 等. 辣椒属 *GRF* 基因家族全基因组鉴定和表达分析[J]. 园艺学报, 2020, 47(11): 2145. DOI: [10.16420/j.issn.0513-353x](https://doi.org/10.16420/j.issn.0513-353x).
 - [18] YU S Z, KAKAR K U, YANG Z X, et al. Systematic study of the stress-responsive *Rboh* gene family in *Nicotiana tabacum*: genome-wide identification, evolution and role in disease resistance[J]. Genomics, 2020, 112(2): 1404. DOI: [10.1016/j.ygeno.2019.08.010](https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2019.08.010).
 - [19] LI Z, GAO Z Q, LI R H, et al. Genome-wide identification and expression profiling of *HD-ZIP* gene family in *Medicago truncatula*[J]. Genomics, 2020, 112(5): 3624. DOI: [10.1016/j.ygeno.2020.03.008](https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2020.03.008).
 - [20] HAO L D, QIAO X L. Genome-wide identification and analysis of the *CNGC* gene family in maize[J]. PeerJ, 2018, 6: e5816. DOI: [10.7717/peerj.5816](https://doi.org/10.7717/peerj.5816).
 - [21] ZHAO X Y, YANG J J, LI G J, et al. Genome-wide identification and comparative analysis of the *WRKY* gene family in aquatic plants and their response to abiotic stresses in giant duckweed (*Spirodela polyrhiza*)[J]. Genomics, 2021, 113(4): 1761. DOI: [10.1016/j.ygeno.2021.03.035](https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2021.03.035).
 - [22] FENG G Y, HAN J T, YANG Z F, et al. Genome-wide identification, phylogenetic analysis, and expression analysis of the *SPL* gene family in orchardgrass (*Dactylis glomerata* L.)[J]. Genomics, 2021, 113(4): 2413. DOI: [10.1016/j.ygeno.2021.05.032](https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2021.05.032).
 - [23] ZHU M, YAN B W, HU Y J, et al. Genome-wide identification and phylogenetic analysis of rice *FTIP* gene family[J]. Genomics, 2020, 112(5): 3803. DOI: [10.1016/j.ygeno.2020.03.003](https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2020.03.003).
 - [24] ROWLAND O, ZHENG H Q, HEPWORTH S R, et al. CER4 encodes an alcohol-forming fatty acyl-coenzyme A reductase involved in cuticular wax production in *Arabidopsis*[J]. Plant Physiology, 2006, 142(3): 866. DOI: [10.1104/pp.106.086785](https://doi.org/10.1104/pp.106.086785).
 - [25] CHENG J B, RUSSELL D W. Mammalian wax biosynthesis: II. Expression cloning of wax synthase cDNAs encoding a member of the acyltransferase enzyme family[J]. Journal of Biological Chemistry, 2004, 279(36): 37798. DOI: [10.1074/jbc.M406226200](https://doi.org/10.1074/jbc.M406226200).
 - [26] 安晨, 杜垒, 顾天天, 等. 鹅 *FAR1* 基因克隆与表达分析[J]. 中国畜牧杂志, 2018, 54(12): 49. DOI: [10.19556/j.0258-7033.2018-12-049](https://doi.org/10.19556/j.0258-7033.2018-12-049).
 - [27] CAROT-SANS G, MUÑOZ L, PIULACHS M D, et al. Identification and characterization of a fatty acyl reductase from a *Spodoptera littoralis* female gland involved in pheromone biosynthesis[J]. Insect Molecular Biology, 2015, 24(1): 82. DOI: [10.1111/imb.12138](https://doi.org/10.1111/imb.12138).
 - [28] LASSANCE J M, GROOT A T, LIÉNARD M A, et al. Allelic variation in a fatty-acyl reductase gene causes divergence in moth sex pheromones[J]. Nature, 2010, 466(7305): 486. DOI: [10.1038/nature09058](https://doi.org/10.1038/nature09058).
 - [29] LI D T, DAI Y T, CHEN X, et al. Ten fatty acyl-CoA reductase family genes were essential for the survival of the destructive rice pest, *Nilaparvata lugens*[J]. Pest Management Science, 2020, 76(7): 2304. DOI: [10.1002/ps.5765](https://doi.org/10.1002/ps.5765).
 - [30] 李丹婷. 褐飞虱体表脂质合成通路基因研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2019.
 - [31] HOLUB E B. The arms race is ancient history in *Arabidopsis*, the wildflower[J]. Nature Reviews Genetics, 2001, 2(7): 516. DOI: [10.1038/35080508](https://doi.org/10.1038/35080508).

责任编辑: 何馨成