

植物 ω -3 脂肪酸去饱和酶的研究进展

刘训言, 孟庆伟*, 李 滨

(山东农业大学生命科学院, 泰安 271018)

摘要: 众多的 ω -3 脂肪酸去饱和酶是由来源于同一祖先基因的多基因家族的成员编码的, 定位于质体或内质网膜上。它们催化十八碳三烯酸 (18:3) 和十六碳三烯酸 (16:3) 的生物合成, 使脂肪酸形成第三个双键。它们在改变植物膜脂脂肪酸的组成、提高其不饱和度、叶绿体的发育及叶片成熟过程中三烯脂肪酸含量的增加、抗冷性的增强、低温光抑制后光合能力的恢复等方面具有重要作用。近年来, 许多植物的 ω -3 脂肪酸去饱和酶基因已被克隆, 并在这些基因的表达调控、遗传转化及转基因植株生理功能研究等方面取得了较大进展。

关键词: ω -3 脂肪酸去饱和酶; 膜脂脂肪酸组成; 生理功能

中图分类号: Q81 **文献标识码:** A **文章编号:** 0253-9977(2004)01-34-5

温度作为重要的环境因子之一, 对植物的生长发育起着决定性作用。低温胁迫会降低作物的产量和品质, 因此, 人们一直在寻找有效的方法来提高植物的抗寒性。自 1970 年 Lyons 和 Raison 提出植物低温伤害的膜脂相变假说以来, 大量实验证明植物的耐冷性与膜脂的组分和结构有关^[1-3], 与质膜中不饱和脂肪酸含量的关系更为密切^[4]。近年来, 植物耐冷性与膜脂脂肪酸饱和度关系的研究取得了较大进展^[5-8]。一般认为, 膜脂不饱和和脂肪酸含量高, 膜脂相变温度会降低, 植物的抗寒性相应提高。

自 20 世纪 80 年代以来, 随着生物技术的广泛应用, 植物抗寒基因工程也开始起步。至今已克隆了约百余种冷诱导基因, 如膜脂脂肪酸去饱和酶基因, 与渗透调节有关的基因及抗冻蛋白基因等^[9-11]。植物体内的膜脂中通常含有特定组成的脂肪酸, 多聚不饱和脂肪酸约占总脂肪酸的 60%。三烯脂肪酸含量的多少与植物耐冷性有关。 ω -3 脂肪酸去饱和酶是不饱和脂肪酸合成途径中催化 16:2 (7,10) 或 18:2 (9,12) 转化为 16:3 (7,10,13) 或 18:3 (6,9,12) 的关键酶。因此, 对去饱和酶尤其是 ω -3 脂肪酸去饱和酶的基因工程研究逐渐成为人们关注的热点之一。(18:2 表示十八碳二烯酸, 18:3 表示十八碳三烯酸, 16:2 表示十六碳二烯酸, 16:3 表示十六碳三烯酸, 括号内数字均表示双键所在的位置。)

脂肪酸去饱和是指以与载体结合的饱和脂肪酸或不饱和脂肪酸为底物, 由脂肪酸去饱和酶催化在脂肪链上形成双键的反应。根据作用底物结合的载体不同可以将脂肪酸去饱和酶分为三类: 脂酰 CoA 去饱和酶、脂酰 ACP 去饱和酶、脂酰一脂去饱和酶。 ω -3 脂肪酸去饱和酶是脂酰一脂去饱和酶的一种, 位于植物内质网膜、质体膜和兰藻类囊体膜上, 其空间位置在 sn-1 或 sn-2, 作用位置在 ω -3, 以与载体结合的不饱和脂肪酸为底物, 催化与甘油脂结合的二烯脂肪酸形成第三个双键。

在植物体内, 根据电子供体不同可将 ω -3 脂肪酸去饱和酶分为两类, 一类定位于植物细胞的内质网, 以细胞色素 b_5 为电子供体, 作用于磷脂酰甘油(PG)或其他磷脂。另一类定位于植物细胞质体, 以铁氧还蛋白为电子供体, 作用于磷脂酰甘油, 硫脂和半乳糖脂。质体定位的去饱和酶氨基酸序列与内质网定位的去饱和酶氨基酸序列有很高的同源性。在模式植物拟南芥中, 人们根据定位差异将该酶进行分类, FAD3 基因编码内质网型 ω -3 脂肪酸去饱和酶, FAD7、FAD8 基因编码该酶的质体型同工酶(见表 1)。其中, FAD3、FAD7 在常温下表达, FAD8 在低于 20℃ 条件下才表达^[12,13]。

1 ω -3 脂肪酸去饱和酶的种类、分布和性质

收稿日期: 2003-03-03; 修回日期: 2003-07-28
基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目 (G1998010100) 和自然科学基金(30370854)资助项目。

* 通讯作者, E-mail: qwmeng@sdau.edu.cn

表1 拟南芥 ω -3 脂肪酸去饱和酶的性质

基因	基质	位置	前体	产物	电子供体
<i>fad3</i>	磷脂	内质网	18 : 2(9,12)	18 : 3(9,12,15)	细胞色素 b5
<i>fad7</i>	半乳糖脂磷脂,	叶绿体	16 : 2(7,10)	16 : 3(7,10,13)	铁氧还蛋白
	磷脂, 磷脂酰甘油		18 : 2(9,12)	18 : 3(9,12,15)	
<i>fad8</i>	半乳糖脂磷脂	叶绿体	16 : 2(7,10)	16 : 3(7,10,13)	铁氧还蛋白
	磷脂, 磷脂酰甘油		18 : 2(9,12)	18 : 3(9,12,15)	

植物体内有两条多聚不饱和脂肪酸的生物合成途径。其中一条是在微体中合成的, 另一条是在质体膜上。在叶片组织中, 两条合成途径都很重要。

2 ω -3 脂肪酸去饱和酶的生理功能

脂肪酸是生物体的基本组成之一, 具有重要的生理功能。它们既是细胞膜脂的主要成分, 又是重要的能源物质。高含量的多聚不饱和脂肪酸(主要指三烯脂肪酸)在高等植物抗冷中起重要作用^[5,6,14]。三烯脂肪酸是信号分子茉莉酸(JA)的合成前体^[15]。

2.1 ω -3 脂肪酸去饱和酶与植物的抗寒性

Lyons^[16](1973)提出的膜脂相变假说认为, 冷敏感植物的膜脂相变可能是由于膜脂脂肪酸的不饱和程度较低, 或饱和膜脂脂肪酸含量较高, 低温下膜脂由液晶相向凝胶相转变, 造成细胞膜膜相分离, 从而引起细胞生理代谢紊乱。当 ω -3 脂肪酸去饱和酶基因发生突变时, 植物体内不饱和脂肪酸减少, 抗寒性降低。如拟南芥*fad7*突变体在低温条件下叶绿体脂类二烯脂肪酸去饱和程度降低, 叶绿体拷贝数目增加, 但平均大小减小^[13]。Kadama 等^[5](1994)将拟南芥叶绿体 ω -3 脂肪酸去饱和酶基因导入烟草中, 低温对叶片放氧活性的抑制显著减轻, 植株抗寒性增强。最近 Murakami 等^[17](2000)使烟草中 ω -3 脂肪酸去饱和酶的编码基因沉默, 导致突变植株的三烯脂肪酸比野生型植株明显减少, 突变株能更好地适应高温环境。

2.2 ω -3 脂肪酸去饱和酶与植物的抗病性

脂肪酸去饱和作用是植物防御反应中的一个重要组成部分。植物在受到病原菌的侵染时会迅速地做出“系统反应”, 即某一部位、组织或器官受到病原侵染后能迅速地将“信号”传递至其他部位、组织或器官, 通过系统反应而使植物整体都处于抵御病原的状态。如真菌感染和肽激子 Pep25 可诱导荷兰芹质体 ω -3 脂肪酸去饱和酶瞬间表达^[18], 且表达的 mRNA 只积累于感染点周围^[19], 同时催化 α -亚麻酸的合成, 使其不饱和脂肪酸水平显著增加。这些 α -亚麻酸作为细胞信号分子茉莉酸的一个重

要前体^[18,20], 能够促进茉莉酸的积累^[21,22]。此外, 在马铃薯中转入反义的质体型去饱和酶基因后, 损伤诱导的防御基因的表达显著降低, 表明质体中三烯脂肪酸的损伤诱导合成对于后继产物茉莉酸的形成及防御反应来讲是必需的^[23]。现已有证据表明, 茉莉酸是调控伤害及防御反应、花粉败育等不同生物学现象的信号复合物分子^[24,25]。此外, 存在于某些籽粒或植物表面的含 14 至 36 个碳原子的饱和或不饱和脂肪酸可与含 16 至 30 个碳原子的一元醇形成酯即蜡。蜡是动、植物抵御各种侵害的保护物质, 在防止病原物侵染、草食性昆虫侵食及抵御环境胁迫如干旱、紫外线破坏和霜冻中发挥重要作用。

3 ω -3 脂肪酸去饱和酶基因的克隆及表达调控

近年来, 植物耐冷性与膜脂脂肪酸饱和度关系的研究取得了进展^[1-3]。自 1992 年 Arondel 等^[26]克隆了拟南芥内质网 ω -3 脂肪酸去饱和酶基因以来, 人们又陆续克隆了拟南芥(质体)^[9]、油菜^[9]、大豆^[9]、豇豆^[27]、蓖麻^[28]、小白花^[29]和小麦^[30]等的微体和质体 ω -3 脂肪酸去饱和酶基因。最近又从紫苏种子中克隆出催化亚油酸形成 α -亚麻酸的 ω -3 脂肪酸去饱和酶基因^[31]。

Kadama 等^[5](1994)将叶绿体 ω -3 脂肪酸去饱和酶基因导入烟草中, 转基因烟草十六碳三烯脂肪酸(16 : 3)和十八碳三烯脂肪酸(18 : 3)含量明显增加, 三烯脂肪酸含量的提高增强了转基因烟草植株的抗冷性, 并证明冷适应过程中三烯脂肪酸的增加是低温(0℃以上)条件下叶片正常生长的重要前提条件之一^[6]。此外, 拟南芥*fad7*突变株的叶绿体拷贝数目增加、平均大小减小。将叶绿体 ω -3 脂肪酸去饱和酶基因转入*fad7*突变体后, 抵消了*fad7*突变体对叶绿体拷贝数目的影响^[13]。另有研究者认为该酶基因 mRNA 的聚集可能与叶绿体的发育有关^[32]。

长期以来, 许多研究者认为特殊的脂类结构在确保正常的光合功能方面起重要作用^[33], 低温光抑制程度与高等植物叶片中 PG 类膜脂组成有关, 更

确切地说,是与PG中饱和脂肪酸含量(16:0和18:0)和16:1单烯脂肪酸含量的总和相关^[7]。Vijayan等^[8](2002)通过对拟南芥突变体的研究指出,低的类囊体膜不饱和程度限制了PS II复合体内损伤的D1蛋白被置换的速度,因此低温光抑制后的恢复过程中也需要类囊体膜脂中三烯脂肪酸的存在。同时有研究表明,拟南芥*fad7*突变体对高温的抗性也与膜脂中三烯脂肪酸的含量有关^[34], Murakami等^[17](2000)通过使烟草叶绿体 ω -3脂肪酸去饱和酶基因发生沉默的方法也得出与其相一致的结论。

近年来,人们对 ω -3脂肪酸去饱和酶的研究也越来越深入。Horiguchi等^[35](2000)的实验发现,生长在30℃和10℃条件下的小麦,其根尖中总脂肪酸中18:3所占比例分别为22%和55%。小麦根尖中 α -亚麻酸占总脂肪酸的比例随生长温度的下降而升高的直接原因是小麦TaFAD3(小麦内质网 ω -3脂肪酸去饱和酶基因)蛋白量的增加,并发现是TaFAD3温度依赖性的翻译调控而非转录调控有助于TaFAD3蛋白的聚集。Kodama等^[36](2000)发现拟南芥质体 ω -3脂肪酸去饱和酶基因的逆境响应可能涉及蛋白质的磷酸化与去磷酸化作用。Wakita等^[37](2001)将含有CaMV35S启动子和含有改良的启动子(E12 Ω)烟草微体 ω -3脂肪酸去饱和酶基因(NtFAD3)分别通过农杆菌介导转入甘薯中获得转基因植株,发现由E12 Ω 启动子调控的NtFAD3比由CaMV35S启动子调控的表达更强一些,转基因植株中18:3的含量增加更为明显。此外,Matsuda等^[38](2001)通过构建带有萤火虫荧光素酶基因的FAD3启动子(FAD3:LUC)和FAD7:LUC载体并将其转入拟南芥中,结果表明内质网型去饱和酶的表达被激素的协同或拮抗作用所调控,并且激素调控与该基因表达的组织特异性在植物生长发育的不同时期进一步被修饰。逐渐提高温度,拟南芥FAD8基因及其在玉米中的同源基因ZmFAD8的表达随质膜TA/DA水平的下降而减弱^[12,39](TA表示三烯脂肪酸;DA表示二烯脂肪酸)。而在营养生长期,激素调控与FAD3的表达具有潜在相关性,FAD3与细胞增殖有关。现已初步推测,在生长发育早期,内质网去饱和酶的表达与需要进行细胞分化的质膜的生物合成相关,而质体型去饱和酶的表达与叶绿体分化后的类囊体系统的构建有关^[38]。

植物 ω -3脂肪酸去饱和酶基因的表达受ABA等植物激素和许多环境因素包括温度、光照、盐浓度

和伤害刺激等多种因子的调节,并且表达具有组织特异性。如用ABA处理油菜胚胎后,其籽粒内质网 ω -3脂肪酸去饱和酶基因转录物受诱导而积累^[40];对绿豆外施生长素或采用受伤处理绿豆下胚轴,内质网 ω -3脂肪酸去饱和酶基因转录物水平上升^[41];玉米的2个质体 ω -3脂肪酸去饱和酶基因ZmFAD7、ZmFAD8的表达受温度和盐浓度的调节^[39];拟南芥叶绿体 ω -3脂肪酸去饱和酶基因*fad7*的表达受光和损伤诱导^[42];小麦质体 ω -3脂肪酸去饱和酶基因转录物随植株从黑暗转入光照下迅速增加^[43];荷兰芹质体 ω -3脂肪酸去饱和酶基因受到真菌和肽激酶子Pep25诱导后,转录物 α -亚麻酸含量升高^[44]。

4 展 望

目前,对 ω -3脂肪酸去饱和酶基因的研究已取得较大进展,但仍存在许多问题,主要有以下几点:

4.1 ω -3脂肪酸去饱和酶基因的催化机制和调节机制

对 ω -3脂肪酸去饱和酶基因的催化、调节机制已有许多研究,但远远不够,例如植物如何感受、传递胁迫信息,又如何诱导和调控基因的表达等等都还不是很清楚。总的来讲,尽管 ω -3脂肪酸去饱和酶基因调控18:2或16:2向18:3或16:3的转换,但脂肪酸生物合成途径较为复杂,在此基础上的不饱和脂肪酸的形成就更为复杂,现在只有在模式植物拟南芥中对该基因的分类、定位、功能、表达调控研究较清楚,且许多研究均处于假设中,需要进一步证实; ω -3脂肪酸去饱和酶在许多物种的定位、分类、功能、表达调控,尤其是功能及表达调控还有待研究。这使人们无法准确地预测外源基因在植物内表达时除膜脂成分改变外的其他方面的影响,也无法找出有些转基因植物中增强该基因表达后对其膜脂成分改变作用不大的原因。

4.2 多基因调控

植物对低温胁迫的耐性是由多个基因控制的数量性状,植物的抗性不仅可通过编码脂肪酸去饱和酶的基因工程得到,还可通过增强细胞合成渗透调节物质的酶基因、抗氧化酶基因、冷诱导基因及鱼类抗冻基因等的基因工程来获得。 ω -3脂肪酸去饱和酶基因是去饱和酶基因中的一部分,而饱和酶基因也只是植物进化过程中形成的适应低温胁迫的诸多因素之一。若将多个与耐低温胁迫相关的基因同

时转入植物, 转基因植物的抗性可能会大大提高。该方法已在植物抗虫、抗病基因工程中获得成功, 在耐盐碱基因工程中也作过良好尝试^[45]。另外, 单纯的转移某一个基因往往形成此基因的组成型表达, 如何对细胞进行精确的定位, 以避免转入的基因对作物产生消极的影响等问题还需要进一步研究。

4.3 表达体系的构建

当蛋白质表达丰度与生物活性直接相关时, 怎样使基因高效表达至关重要, 这要求人们选用高效组成型表达的启动子, 目前多采用的是CaMV35S启动子。但无低温胁迫时, 外源抗冷基因的表达不是必要的。因此, 在表达载体构建的同时最好将CaMV35S启动子改良或选用胁迫型诱导启动子, 并将其引入骨架附着区域序列。随着研究的深入, 已有通过改变 ω -3 脂肪酸去饱和酶基因的启动子来提高表达效率的报道^[37-38]。

虽然还有许多问题尚待认识和解决, 但 ω -3 脂肪酸去饱和酶基因的研究在植物抗寒工程、抗病工程等领域的广阔应用前景是不容置疑的。该酶是脂肪酸合成途径中的一个限速酶, 今后可以通过增加其基因拷贝数或点突变技术来调控反馈调节和代谢旁路调节, 增加基因表达能力, 也可以使该基因沉默, 增加中间脂肪酸如16:2或18:2的含量。同时可以通过在新受体中表达外源基因来定向产生新的脂肪酸品种, 还可以通过启动子的时空特异表达提高转基因的效率, 从而使其遗传操作在更广阔的领域得到应用。另外在研究转 ω -3 脂肪酸去饱和酶基因植株的生理功能时, 应把注意力集中在转基因植株伴随不饱和脂肪酸含量变化而出现的整体生理功能的变化上, 这样才能正确的评价其功能。

参 考 文 献

- [1] SOMERVILLE C. Direct tests of the membrane lipid composition in low-temperature-induced photoinhibition and chilling sensitivity in plants and cyanobacteria [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1995, **92**: 6215 - 6218.
- [2] NISHIDA I, MURATA N. Chilling sensitivity in plants and cyanobacteria: the crucial contribution of membrane lipids [J]. *Plant Mol Biol*, 1996, **47**: 541 - 568.
- [3] MURATA N, LOS D A. Membrane fluidity and temperature perception [J]. *Plant Physiol*, 1997, **115**(3): 875 - 879.
- [4] 费云标, 舒念红, 黄涛等. 植物寒冻损伤与抗性的细胞化学及生物化学[J]. *生物工程进展*, 1994, **14**(3): 39 - 44.
- [5] KODAMA H, HAMADA T, HORIGUCHI G, *et al.* Genetic enhancement of cold tolerance by expression of a gene for chloroplast omega-3 fatty acid desaturase from *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant Physiol*, 1994, **105**: 601 - 605.
- [6] KODAMA H, HORIGUCHI G, NISHIUCHI T, *et al.* Fatty acid desaturation during chilling acclimation is one of the factor involved in conferring low-temperature tolerance to young tobacco leaves[J]. *Plant Physiol*, 1995, **107**: 1177 - 1185.
- [7] MOON BY, HIGASHI S I, GOMBOS Z, *et al.* Unsaturation of the membrane lipids of chloroplasts stabilizes the photosynthetic machinery against low-temperature photoinhibition in transgenic tobacco plants[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1995, **92**: 6219 - 6223.
- [8] VIJAYAN P, BROWSE J. Photoinhibition in mutants of *Arabidopsis* deficient in thylakoid unsaturation [J]. *Plant Physiol*, 2002, **129**(2): 876 - 885.
- [9] YADAV NS, WIERZBICKI A, AERGERTER M, *et al.* Cloning of higher plant omega-3 fatty acid desaturase[J]. *Plant Physiol*, 1993, **103**: 467 - 476.
- [10] QIANG LIU, KASUGA M, SAKUMA Y, *et al.* Two transcription factors, *DREB1* and *DREB2*, with an *EREBP/AP2* DNA binding domain separate two cellular signal transduction pathways in drought- and low-temperature-responsive gene expression, respectively, in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 1998, **10**(8): 1391 - 1406.
- [11] ANTIKAINEN M, GRIFFITH M. Antifreeze protein accumulation in freezing-tolerant cereals [J]. *Physiologia Plantarum*, 1997, **99**: 423 - 432.
- [12] GIBSON S, ARONDEL V, IBA K, *et al.* Cloning of a temperature-regulated gene encoding a chloroplast ω -3 desaturase from *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant Physiol*, 1994, **106**: 1615 - 1621.
- [13] IBA K, GIBSON S, NISHIUCHI T, *et al.* A gene encoding a chloroplast ω -3 fatty acid desaturase complements alterations in fatty acid desaturation and chloroplast copy number of the *fad7* mutant of *Arabidopsis thaliana*[J]. *J Biol Chem*, 1993, **268**: 24099 - 24105.
- [14] HUGLY S, SOMERVILLE C. A role for membrane lipid polyunsaturation in chloroplast biogenesis at low temperature[J]. *Plant Physiol*, 1992, **99**: 197 - 202.
- [15] MCCONN M, AND BROWSE J. The critical requirement for linolenic acid is for pollen development, not photosynthesis, in an *Arabidopsis* mutant[J]. *Plant Cell*, 1996, **8**: 403 - 416.
- [16] LYONS J M. Chilling injury in plants[J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 1973, **24**: 445 - 528.
- [17] MURAKAMI Y, TSUYAMA M, KOBAYASHI Y, *et al.* Trienoic fatty acids and plant tolerance of high temperature [J]. *Science*, 2000, **287**: 476 - 479.
- [18] KIRSH C, HAHLBROCK K, SOMSSICH I E. Rapid and transient induction of a parsley microsomal delta 12 fatty acid desaturase mRNA by fungal elicitor[J]. *Plant Physiol*, 1997a, **115**: 283 - 299.
- [19] KIRSCH C, WIK MJ, REINOLD S, *et al.* Rapid, transient, and highly localized induction of plastidial ω 3 fatty acid desaturase mRNA at fungal infection sites in *Petroselinum crispum*[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997, **94**: 2079 - 2084.
- [20] BELL E, CREELMAN R, RENARD M, *et al.* A rape seed *FAE1* gene is linked to the *El* locus associated with variation in the content of erucic acid [J]. *Theor appl genet*, 1998, **96**: 177 - 186.
- [21] TAYLOR JL, FRITZEMEIER KH, HAUSEER I, *et al.* Structural analysis and activation by fungal infection of a gene encoding a pathogenesis-related protein in potato[J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 1990, **3**: 72 - 77.
- [22] DITTRICH H, KUTCHAN T M, ZENK M H. The jasmonate precursor, 12-oxo-phytodienoic acid, induces phytoalexin synthesis in *Petroselinum crispum* cell cultures [J]. *FEBS Lett*, 1992, **309**: 33 - 36.
- [23] MARTÍN M, LEÓJ, DAMMANN C, *et al.* Antisense-mediated depletion of potato leaf omega 3 fatty acid desaturase lowers linolenic acid content and reduces gene activation in response to wounding [J]. *Eur J Biochem*, 1999, **262**: 283 - 290.
- [24] MCCONN M, CREELMAN RA, BELL E, *et al.* Jasmonate is essential for insect defense *Arabidopsis*[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997, **94**: 5473 - 5477.
- [25] VIJAYAN P, SHOCKEY J, ANDRÉ LÉVESQUE C, *et al.*

- A role for jas Emonate in pathogen defense of *Arabidopsis*[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998, **95**: 7209 — 7214.
- [26] ARONDOL V, LEMIEUX B, HWANG I, *et al.* Map-based cloning of a gene controlling omega-3 fatty acid desaturation in *Abidopsis*[J]. *Science*, 1992, **258**: 1353 — 1355.
- [27] YAMAMOTO KT, MORI H, IMASEKI H. Novel mRNA sequences induced by indole-3-acetic acid in sections of elongating hypocotyls of Mung Bean(*Vigna radiata*) [J]. *Plant Cell Physiol*, 1992, **33**: 13 — 20.
- [28] VAN DE LOO F J, SOMEVILLE C. Plasmid ω -3 fatty acid desaturase cDNA from *Ricinus communis*[J]. *Plant Physiol*, 1994, **105**: 443 — 444.
- [29] BHELLA RS, MACKENZIE S L. Nucleotide sequences of a cDNA from *limnanthes douglasii* L. encoding a Δ -15 linoleic acid desaturase[J]. *Plant Physiol*, 1995, **108**:861—865.
- [30] HORIGUCHI G, IWAKAWA H, KODAMA H, *et al.* Expression of a gene for plastid ω -3 fatty acid desaturase and changes in lipid and fatty acid compositions in light-and dark-grown wheat leaves[J]. *Physiol Plant*, 1996, **96**:275—283.
- [31] CHUNG CH, KIM JL, LEE YC, *et al.* Cloning and characterization of a seed-specific ω -3 fatty acid desaturase cDNA from *Perilla frutescens*[J]. *Plant Cell Physiol*, 1999, **40**: 114 — 118.
- [32] HORIGUCHI G, KAWAKAMI N, KUSUMI K, *et al.* Developmental regulation of genes for microsomal and plastid omega-3 fatty acid desaturases in wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *Plant Cell Physiol*, 1998, **39**(5): 540544.
- [33] SIGENTHALER PA, MURATA N. Lipids in photosynthesis: structure function and genetics. 1998, [M] Kluwer Academic Press, Dordrecht, The Netherlands.
- [34] HORIGUCHI G, KODAMA H, NISHIMURA M, *et al.* Role of ω -3 fatty acid desaturases in the regulation of the level of trienoid fatty acids during leaf cell maturation[J]. *Planta*, 1996, **199**: 439 — 422.
- [35] HORIGUCHI G, FUSE T, KAWAKAMI N, *et al.* Temperature-dependent translational regulation of the ER omega-3 fatty acid desaturase gene in wheat root tips[J]. *The Plant Journal*, 2000, **24**(6): 805 — 813.
- [36] KODAMA H, NISHIUCHI T, SEO S, *et al.* Possible involvement of protein phosphorylation in the wound-responsive expression of *Arabidopsis* plastid omega-3 fatty acid desaturase gene[J]. *Plant Science*, 2000, **155**: 153 — 160.
- [37] WAKITA Y, OTANI M, HAMADA T, *et al.* A tobacco microsomal omega-3 fatty acid desaturase gene increases the linolenic acid content in transgenic sweet potato (*Ipomoea batatas*) [J]. *Plant Cell Reports*, 2001, **20**: 244 — 249.
- [38] MATSUDA O, WATANABE C, IBA K. Hormonal regulation of tissue-specific ectopic expression of an Arabidopsis endoplasmic reticulum-type omega-3 fatty acid desaturase (*FAD3*) gene [J]. *Planta*, 2001, **213**: 833 — 840.
- [39] BERBERICH T, HARADA M, SUGAWARA H, *et al.* Two maize genes encoding omega-3 fatty acid desaturase and their differential expression to temperature[J]. *Plant Mol Biol*, 1998, **36**: 297 — 306.
- [40] ZOU J, ABRAMS GD, BARTON DL, *et al.* Induction of lipid and oleoic acid biosynthesis by(+)- abscisic acid and its metabolites in microspore-derived embryos of *Brassica napus* L.cv Restom[J]. *Plant Physiol*, 1995, **108**: 563 — 571.
- [41] YAMAMOTO KT. Further characterization of auxin-regulated mRNA in hypototyl section of mung bean[J]. *Planta*, 1994, **192**: 359 — 364.
- [42] NISHIUCHI T, HAMADA T, KODMA H, *et al.* Wounding changes the spatial expression pattern of the Arabidopsis plastid omega-3 fatty acid desaturase gene (*FAD7*) through different signal transduction pathways[J]. *Plant Cell*, 1997, **9**: 1701 — 1712.
- [43] NISHIUCHI T, NAKAMURA T, Abe T, *et al.* Tissue-specific and light responsive regulation of the promoter region of the *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant Mol Biol*, 1995, **29**: 599 — 609.
- [44] KIRSCH C, WIK MJ, REINOLD S, *et al.* Rapid, transient, and highly localized induction of plastidial omega-3 fatty acid desaturase mRNA at fungal infection sites in *Petroselinum crispum*[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997, **94**: 2079 — 2084.
- [45] 刘岩, 彭学贤, 谢友菊等. 植物抗渗透胁迫基因工程研究进展[J]. *生物工程进展*, 1997, **17**(2): 31 — 37.

Advances in ω -3 Fatty Acid Desaturases of Plants

LIU Xun Yan, MENG Qing Wei*, LI Bin

(College of Life Sciences, Shandong Agricultural University, Taian 271018, China)

Abstract: Genes of ω -3 fatty acid desaturases are encoded by the multiple gene family which come from a similar ancestor gene. They located in the plastid or endoplasmic reticulum. The synthesis of trienoic fatty acids from 18:2 and 16:2 are catalyzed by them. In addition, they can change the fatty acid composition of plant membrane lipid, improve the unsaturation, increase the level of trienoic fatty acids during chloroplast development and leaf mature, enhance the endurance on chilling and make a important role in recovery form photoinhibition after chilling stress. In resent years, many genes of ω -3 fatty acid desaturases in plant were cloned and new advances in gene expression and regulation and the physiological function of transgenic plants are made.

Key words: ω -3 fatty acid desaturase; fatty acid composition of membrane lipid; physiological function

This research was supported by the State Key Basic Research and Development Plan of China (G1998010100) and the National Natural Science Foundation of China (30370854)

*Author for correspondence, E-mail: qwmn@sdau.edu.cn