

刘蕊,王宁宁,王玉康,等.油菜种子含油量影响因素及调控综述[J].江苏农业科学,2019,47(12):25-29.  
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2019.12.005

# 油菜种子含油量影响因素及调控综述

刘蕊<sup>1</sup>,王宁宁<sup>1</sup>,王玉康<sup>1</sup>,李明<sup>1</sup>,曹维<sup>1</sup>,王政<sup>1</sup>,张洁夫<sup>2</sup>,谭小力<sup>1</sup>

(1.江苏大学生命科学研究院,江苏镇江 212013; 2.江苏省农业科学院经济作物研究所,江苏南京 210014)

**摘要:**作为世界重要油料作物之一的油菜(*Brassica napus*),其种子油不仅在食用植物油领域占据重要地位,在化工产业和生物能源领域也发挥举足轻重的作用。本文主要综述油菜种子含油量影响因素及调控方面的研究进展,提出运用基因工程提高油菜种子油含量的策略,以期对油菜含油量的大幅度提高提供参考依据。

**关键词:**油菜;含油量;影响因素和调控;基因工程

**中图分类号:** S565.401 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2019)12-0025-05

油菜是重要的油料作物,在我国年产量已达 1 400 万 t,其中国民消费量达 600 多万 t,占食用植物油总量的 20% 左右<sup>[1]</sup>。油菜成熟种子中大约含 45% 的储藏油,25% 的蛋白质和 10% 的可溶性糖。种子油含量是重要的农艺性状,也是油菜品质的关键决定因素,随着油菜种子油在食品和非食品应用方面需求量的不断增加,如何提高油菜种子油含量受到人们的广泛关注。然而到目前为止,油菜种子油含量影响因素的作用机制以及油份积累的分子调控机制研究得还不够透彻。本文主要针对油菜种子含油量在影响因素和调控方面已取得的研究进展进行综述。

## 1 油菜种子油生物合成和积累

植物种子油主要以三酰甘油(triacylglycerols,简称 TAG)的形式进行储存,种子油的生物合成可分为脂肪酸(fatty acid,简称 FA)合成和三酰甘油合成两大阶段<sup>[2]</sup>。在油菜种子中,三酰甘油的合成量占种子质量的 60%<sup>[3]</sup>,对种子含油量贡献很大。三酰甘油的合成需要众多亚细胞结构多条途径

共同作用,许多调节基因和酶基因参与这个过程<sup>[4-5]</sup>,任何一类酶的表达或调控出现问题都会影响种子含油量<sup>[6]</sup>。脂肪酸在质体中的合成主要包含饱和脂肪酸从头合成、脂肪酸碳链延长以及不饱和脂肪酸合成<sup>[7]</sup>,质体 FA 的合成途径决定了种子油中酰基链长度和饱和度水平。脂肪酸合成底物乙酰辅酶 A(acetyl-CoA)经过一系列反应生成含有 12~18 个碳原子的脂肪酸,接着在特异性硫酯酶作用下,催化含有酰基载体蛋白(acyl carrier protein,简称 ACP)的脂肪酸从 ACP 上释放出来,成为游离脂肪酸<sup>[8]</sup>,其在酰基辅酶 A 合成酶(acyl-CoA synthetase)作用下又转变为酰基辅酶 A(acyl-CoA),之后转运至胞质或内质网<sup>[9-10]</sup>,胞质内的酰基辅酶 A 通过内质网上 3-磷酸甘油酰基转移酶(glycerol-3-phosphate acyltransferase,简称 GPAT)<sup>[11]</sup>、溶血性磷脂酰基转移酶(lyso-phosphatidic acid acyltransferase,简称 LPAAT)<sup>[12]</sup>以及二酰甘油酰基转移酶(diacylglycerol acyltransferase,简称 DGAT)<sup>[13]</sup>的作用在甘油骨架上连接脂肪酸合成 TAG,储存于亚细胞器油体内。

油菜种子油积累的分子机制目前还不是十分清楚,但种子油积累过程已有研究,其主要与种子形成有关。油菜开花后 25~30 d 种子油积累迟缓,30 d 后高效聚积,40 d 后积累速度减慢,种子成熟时期油含量最高。文均研究了甘蓝型油菜种子发育过程中油脂积累动态变化,结果发现,快速积累时期为油菜种子油累积差异最显著时期,也是不同品种油菜含

收稿日期:2018-03-02

基金项目:国家自然科学基金面上项目(编号:31471527)。

作者简介:刘蕊(1991—),女,河南南阳人,硕士研究生,主要从事植物分子生物学研究。E-mail:17788356219@163.com。

通信作者:谭小力,博士,研究员,主要从事植物功能基因组学研究。E-mail:xltan@ujs.edu.cn。

2014,7(11):4403-4413.

[60] Ali A M, Thind H S. A framework for refining nitrogen management in dry direct-seeded rice using GreenSeeker optical sensor[J]. Computers and Electronics in Agriculture, 2015, 110: 114-120.

[61] Gnyp M L, Miao Y X, Yuan F, et al. Hyperspectral canopy sensing of paddy rice aboveground biomass at different growth stages[J]. Field Crops Research, 2014, 155: 42-55.

[62] Ali A M, Thind H S, Sharma S, et al. Prediction of dry direct-seeded rice yields using chlorophyll meter, leaf color chart and GreenSeeker optical sensor in northwestern India[J]. Field Crops Research, 2014, 161: 11-15.

[63] 秦占飞,常庆瑞,谢宝妮,等.基于无人机高光谱影像的引黄灌区水稻叶片全氮含量估测[J].农业工程学报,2016,32(23):

77-85.

[64] Goward S N. Satellite bioclimatology[J]. Journal of Climate, 1989, 2(7): 710-720.

[65] Niethammer U, James M R, Rothmund S, et al. UAV-based remote sensing of the Super-Sauze landslide: Evaluation and results[J]. Engineering Geology, 2012, 128: 2-11.

[66] Colomina I, Molina P. Unmanned aerial systems for photogrammetry and remote sensing: a review [J]. ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing, 2014, 92(2): 79-97.

[67] 殷丽萍,邹忠,王冬梅,等.水稻不同品种光谱监测试验研究[J].现代农业科技,2016(19):13-15.

[68] 杨肖娥,孙羲.不同水稻品种  $\text{NH}_4^+$  和  $\text{NO}_3^-$  吸收的动力学[J].土壤通报,1991,22(5):222-224.

油量产生差异的重要时期<sup>[14]</sup>。

## 2 影响油菜种子油合成及积累的因素及调控

### 2.1 油菜种子含油量的影响因素及调控

2.1.1 关键酶编码基因的作用及调控 油菜含油量主要受其基因的影响,研究表明,油菜子代含油量与母体基因型有关,母体含油量与后代含油量呈正相关关系。在油菜种子油合成过程中关键酶编码基因发挥重要作用,其对油菜种子油含量的影响主要依靠基因的表达并通过调节酶的活性来实现,这个过程涉及的基因主要包括催化脂肪酸链合成的关键酶基因乙酰辅酶 A 羧化酶基因(*Acetyl-CoA carboxylase*, 简称 *ACCase*)、脂肪酸硫酯酶 A 基因(*Fatty acidthioesterase A*, 简称 *Fat A*)、脂肪酸硫酯酶 B 基因(*Fatty acidthioesterase B*, 简称 *Fat B*)等以及与 TAG 组装相关的关键酶基因 *GPAT*、*LPAAT* 和 *DGAT* 等。已有大量研究表明,油菜含油量的提高可通过调节关键酶活性的方式进行,如合成脂肪酸的关键限速酶基因 *ACCase*,在一定程度上其酶活性决定着油菜高油份的形成。1983 年,Turnham 等研究油菜授粉后发育的种子时发现,种子发育早期 *ACCase* 的活性明显增强,种子油合成量急速增加,随后酶的活性下降,种子油合成量也随之降低<sup>[15]</sup>, *ACCase* 活性与油菜种子含油量呈正相关关系。*DGAT* 是合成 TAG 的关键编码限速酶基因,其酶活性是油菜种子油含量的关键影响因素。*DGAT* 有 4 种类型,其中对 *DGAT1*、*DGAT2* 这 2 种类型的研究较多。在甘蓝型油菜中,过表达 *DGAT1* 会显著增加种子油含量和种子大小。另外 *DGAT1* 的活性水平对 TAG 合成会产生实质性影响,当沉默油菜 *DGAT1* 基因后发现,该酶活性和种子含油量明显下降<sup>[16]</sup>,而过表达低芥酸油菜 *DGAT1* 基因,*DGAT1* 活性升高,产物与底物比率增加,经自上而下控制分析(TDCA),测定证实种子油含量也增加<sup>[17]</sup>。*DGAT2* 主要影响后期油脂的转化,对油菜高油份的形成作用不大。

2.1.2 转录调控因子 关键转录因子也会影响油菜种子含油量,其主要在调控油菜种子发育以及种子油累积方面起作用。研究表明,在转录因子的作用下激活或抑制种子油合成相关基因的表达可以提高种子含油量<sup>[18]</sup>。调控油菜种子含油量的转录因子主要有 *WRI1* (*WRINKLED1*)、*LEC1* (*LEAFY COTYLEDON1*)、*LEC2* (*LEAFY COTYLEDON2*)、*FUS3* (*FUSCA3*)和 *ABI3* (*abscisic acid-insensitive 3*)等。

直接调控脂肪酸和 TAG 合成的 *WRI1* 为 AP2/EREBP 家族成员<sup>[19]</sup>,2010 年已在油菜中克隆出 *WRI1* 基因<sup>[20]</sup>,其存在多个拷贝,高表达于种子中,其他组织表达量相对较低。*BnWRI1* 可以通过与 *GT1-element* 或 *GCC-box* 结合或与二者均结合的方式将脂肪酸合成与光合作用结合起来,使得油菜种子含油量水平得以提高<sup>[21]</sup>。过表达甘蓝型油菜中的 *WRI1* 会使种子油含量增加<sup>[22]</sup>,且油菜油脂积累与膜脂合成代谢的脂质稳态也会受其调控<sup>[23]</sup>。*LEC1* 属于 NFY-B 型 *CCAT-box* 结合转录因子家族,位于 *WRI1* 的上游,它能够提高与脂肪酸合成有关基因的表达量,增加种子发育中油脂的累积量,从而影响含油量<sup>[13]</sup>。*LEC1* 过表达于油菜中,种子油含量可增加 7%~16%,若对其表达进行抑制,含油量则减少 10%左右,但脂肪酸组成未发生显著变化<sup>[24]</sup>。*LEC2*、*FUS3* 和

*ABI3* 是植物特异性的 B3 结构域转录因子。*LEC2* 也位于 *WRI1* 的上游,分别异位表达 *LEC1* 和 *LEC2*,均能激活 *WRI1*,所以在调控 *WRI1* 表达上 *LEC1* 和 *LEC2* 可能互不影响<sup>[25]</sup>。*FUS3* 能调控种子发育和参与油脂积累,Elahi 等对甘蓝型油菜 *FUS3* 基因的 B3 结构域下游区域进行突变得到 3 个突变体,其蛋白质含量虽然得到提高,但角果数和种子含油量均降低,同时 *LEC1*、*LEC2*、*ABI3* 和 *WRI1* 等基因的表达也受到了影响,表达量均下降<sup>[26]</sup>。油菜种子成熟时期,在脱落酸响应途径中,*ABI3* 作为主要的调控因子发挥作用<sup>[27]</sup>。由于油菜种子中存在叶绿素会影响种子成熟和油含量,ABA 依赖的转录因子 *ABI3* 可以调节保留种子绿色的基因,从而去除种子叶绿素,使种子发育和种子油合成积累得以顺利进行<sup>[28]</sup>。这些转录调控因子除了发挥自己特有的功能外,还可以相互调节。在拟南芥种子成熟阶段,关键调节因子 *FUS3*、*ABI3*、*LEC1*、*LEC2* 均可调控 *WRI1* 的表达<sup>[29-30]</sup>。这 4 个关键调节因子之间的调控可构成一个调控网络,可以通过互作发挥作用,也可通过对代谢信号通路和激素进行调控发挥作用。*LEC1* 和 *LEC2* 能彼此调控,也可调控 *FUS3* 和 *ABI3* 的表达,*ABI3* 对 *FUS3* 的表达起到正调控作用,*FUS3* 既可以自我调控,又可以调控 *ABI3* 的表达<sup>[31]</sup>。除此之外,还有一些转录调控因子也参与种子油的调控,如拟南芥中的 *MADS* 域转录调节因子 *AGL15* 可直接调控 *AFL* 家族 *ABI3*、*FUS3* 和 *LEC2* 的表达,其主要通过赤霉素分解代谢途径调控转录因子影响胚的发育<sup>[32]</sup>,油菜中 *MADS-box* 家族的 *AGL11* 转录调控因子与拟南芥的亲缘关系极近,在种子发育以及种子油积累期间该基因都能够高效表达,说明该转录调控因子对种子发育和种子油合成可能起到重要作用<sup>[33]</sup>。

2.1.3 具有调节功能的非编码 RNA 分子 植物种子发育阶段存在一些能以 RNA 方式调控基因表达的非编码 RNA 分子。*miRNAs* 是非编码性 *sRNAs* 中的一类,其调控基因表达主要是通过转录后修饰的方式进行。Wang 等使用甘蓝型油菜开花后 14、21、28 d 的早期种子构建了 3 个小 RNA 文库,使用高通量测序技术对 *miRNA* 的表达进行检测,结果发现,一些 *miRNA* 可能直接调控脂肪酸生物合成功能基因的表达,还有许多 *miRNA* 间接调节脂肪酸生物合成过程,这些 *miRNA* 主要通过与大量的转录因子发生作用进行调控,这些结果揭示了 *miRNA* 可参与种子发育过程并在脂肪酸生物合成中发挥重要作用<sup>[34]</sup>。运用高通量测序技术还鉴定了甘蓝型油菜种子不同发育过程中涉及脂肪酸和脂类代谢的 *miRNA* 及其靶转录物,结果显示,589 个 *miRNA* 可以被 236 个 *miRNAs* 所靶向,其中新型的 *miRNA* 有 49 个,保守的 *miRNA* 有 187 个;*miRNA* 的靶转录物与乙酰辅酶 A 生成和碳链去饱和酶有关,可以调节极长链脂肪酸、 $\beta$ -氧化和脂质转运以及代谢过程的水平,结果表明,*miRNA* 可能在甘蓝型油菜种子脂肪酸和脂类代谢中起重要作用<sup>[35]</sup>。

### 2.2 气象因子对油菜含油量的影响

气候环境对油菜种子油含量也会有不同程度的作用。Zhu 等研究了油菜种子成熟过程中 *NIL-9* 和 *NIL-1* 这 2 个近等位基因系,在高温条件下前者具有比后者更高的种子油含量,另外随着温度升高种子油含量下降,同时伴随着许多与脂质代谢、赤霉素刺激反应、光合作用以及翻译延伸等途径相

关基因表达量的下调<sup>[36]</sup>。高温还会影响甘蓝型油菜开花,会致其不育或结实不良等<sup>[37]</sup>。除温度外,光照也会影响油菜种子含油量,一般油菜开花后 30 d 内,温度在 25 ℃ 条件下,光照度由 900 lx 增加到 2 880 lx 时,种子油含量可增加 4.2% ~ 4.7%<sup>[38]</sup>。油菜种子油含量也受到种植地海拔高度的影响,高海拔地域油菜种子含油量与低海拔地域相比明显开高<sup>[39]</sup>。通常情况下,对于同一种油菜而言,种植地区随着纬度的增加,油含量也逐渐上升。油菜种子成熟阶段,土壤湿度适宜,昼夜温差较大,光照度合适便于积累较多的种子油。最近有研究预测未来气候条件会致使油菜种子油含量和品质下降,但是值得庆幸的是品种间差异表明,尽管气候条件变化较大,仍然可以鉴定和开发具有特定有益基因的品种以保持种子油含量和品质的稳定<sup>[40]</sup>。

### 2.3 栽培因子与含油量的关系

播期、播种量、密度、肥力、耕作方式、植物生长调节物质等影响油菜种子含油量。适期早播,采用直播方式以适宜的播种量将种子均匀地播在适宜位置,且播深稳定,成苗率提高,采用毯苗机械移栽方式移苗,栽培密度适当加大,有利于种子含油量的提高。在油菜营养生长期接种蚯蚓油菜的单株荚果数增加了 36.7%,单株种子产量增加了 46.5%,全株种子产量增加了 29.7%,单株产油量、全株产油量也得到提升,分别上升了 37.4%、21.0%<sup>[41]</sup>。在油菜成熟时期,依据油菜种植地土壤性质以及需肥条件,选择合适的肥料种类和用量补充营养元素对提高种子含油量大有裨益。谭太龙等研究了肥料单施和配合施用对油菜含油量的影响,若单独施加钾肥、磷肥、氮肥,其用量与油菜含油量均呈负相关关系,若合理配合施用对提高油菜含油量有帮助,另外施加硫肥对油菜含油量也存在影响,具体用量要按照油菜种植地硫含量合理施用<sup>[42]</sup>。若在氮、磷、钾肥施加均衡情况下再施加硼肥,油菜含油量可显著增加,继续增施锌肥则无明显影响<sup>[43]</sup>。将植物生长促进菌株与高效植物定殖能力结合起来,并使其表达一系列植物生长促进性状,应用于全球重要作物。促进植物生长的根际细菌已被提议用作可持续农业的环保生物肥料,其通过多种机制促进植物生长和健康,这些机制包括固氮作用、激素的合成、调节植物乙烯水平、溶解不可利用的土壤磷酸盐以及通过小生境排斥抑制病原菌和产生抗微生物代谢物。细菌生物肥料的应用可以增强甘蓝型油菜作物在大田中的发育,作物高度、茎、叶和荚生物量增加,种子油含量提高<sup>[44]</sup>。在油菜角果成熟前喷洒催熟剂和植物生长调节剂乙烯利可促进角果成熟,便于油菜机器收割,这对油菜含油量无负面效应<sup>[45-46]</sup>,多次用 1 mg/L 萘乙酸喷洒处于正在发育中的角果也可增加油菜种子油含量<sup>[47]</sup>。杜雪研究发现,在油菜生殖生长阶段,喷施多效唑会使单位面积产油量显著增加<sup>[48]</sup>。在油菜收获时期,要保证上部角果还未完全变黄的植株占到所有植株的 80% 左右才可收割<sup>[49]</sup>。

### 2.4 油菜种子休眠性对含油量的影响

油菜种子在成熟过程中会出现种子油含量先增加达到一个最高点,然后在即将收获时又减少的情况,这对油菜种子最终的含油量会产生不良后果。甘蓝型油菜在种子发育的脱水阶段,发育中胚的主要储存产物三酰甘油至少损失 10%,在种子成熟末期油脂含量下降更为明显<sup>[50]</sup>,且温室栽培的甘蓝

型油菜在成熟时期油脂含量下降 10% ~ 14%,比田间种植的油料作物(甘蓝型油菜和海甘蓝为 5% ~ 13%)下降得略高一些<sup>[51-54]</sup>。

在收获之前,若油菜植株角果开裂,种子休眠不完善导致种子萌发,将对种子含油量会产生不利影响,同时也会影响其他养分品质。 $\beta$ -氧化影响种子休眠,种子发育期间  $\beta$ -氧化的重要性由拟南芥中的 *kat2* 突变体所揭示,其导致 3-酮酰基辅酶 A 硫解酶活性的丧失并且种子中油脂减少约 30%<sup>[55]</sup>。突变体和野生型具有相似的整体植株生长和表型,油脂含量降低似乎是由发育中种子的变化而不是由植株生长的变化决定的<sup>[50]</sup>。制止收获前植株上油菜种子的萌发,减少种子油消减可有利于油菜种子含油量的提高。

## 3 运用基因工程提高油菜种子含油量

油菜种子油合成与分解是一个复杂的动态平衡过程,在促进种子油积累的同时要减少其降解。使用基因工程来增加油菜种子油含量已有大量研究。目前常用的方法有 3 种:(1)过表达种子油生物合成途径上的酶基因或转录因子可提高油菜种子含油量。如在甘蓝型油菜中分别过表达 *GPDH*、*GPAT*、*DGAT*、*LPAAT* 这 4 个基因会使种子含油量提高 12.57% ~ 14.46%,且在甘蓝型油菜中同时过表达 *BnGPDH*、*BnGPAT* 和 *ScLPAAT* 可以进一步提高油含量<sup>[22]</sup>。Wu 等将油菜的 *BnWR11* 基因过表达发现,种子发育过程中参与光合作用的基因 *BnCAB* 和种子油合成关键酶基因 *BnBCCP* 的表达均上调,最终使油菜种子油含量提高<sup>[21]</sup>。Elhiti 等研究了 *BnSTM* 在种子储存积累过程中的作用,结果发现,过表达 *BnSTM* 后种子油含量增加,而蛋白质和蔗糖含量不受影响,同时伴随着诱导编码促进脂肪酸合成转录因子(*BnLEC1*、*BnLEC2*、*BnWR11*)基因的表达<sup>[56]</sup>。(2)运用 RNAi 等方法沉默基因,如沉默贮藏蛋白基因、转录基因等<sup>[57]</sup>。在种子成熟过程中使用 RNAi 抑制 *SUGAR-DEPENDENT1* (*SDP1*) 的表达,油菜种子油含量增加约 8%,对种子影响相对较小<sup>[58]</sup>。丁全如构建了包含油菜 2 种主要种子贮藏蛋白基因的 hpRNAi 植物表达载体以及 AP2-hpRNAi 植物表达载体,转入油菜中可分别抑制油菜种子贮藏蛋白合成和干扰 AP2 基因的表达,进而增加油菜种子含油量<sup>[59]</sup>。邢蔓等将 ihpRNA 植物表达载体导入湘油 15 号中,该载体含有磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶基因(*PEPC*),T2 代种子含油量与对照相比增加约 10%<sup>[60]</sup>。(3)运用转基因技术增加油菜种子含油量。向油菜中转入玉米的 C4 型 *PEPC*,让其在油菜叶片中高效表达,增加其光合速率,最终增加了油菜种子油含量<sup>[61]</sup>。在油菜中异位表达酵母中的基因,该基因编码 3-磷酸甘油脱氢酶,结果显示,种子发育过程中该酶活性和 3-磷酸甘油含量均提高,最终油菜种子油含量提升<sup>[62]</sup>。王伏林等将异质型 *ACCCase* 复合基因导入油菜中,油菜种子能够特异表达该符合基因,对 T2 代转基因油菜含油量进行检测发现,其比对照提高了约 5.7%<sup>[63]</sup>。运用基因工程技术增加油菜种子含油量已取得了一系列成果,为基因工程提升种子油含量奠定基础,但还需深入研究种子油合成途径,找出重要关键基因,并将其作为靶基因用于基因工程,提高油菜种子油含量。

#### 4 结论与展望

多年来我国油菜产量和种植面积均处于世界领先地位,在油菜单产方面提高幅度更是显著,但油菜的平均含油量与国外品种相比较低,油菜产业发展受阻,影响了国际竞争力,解析影响油菜种子油合成和积累的因素以及分子调控机制对提高我国油菜种子含油量至关重要。酶基因作用、气象因子、栽培技术和种子休眠性等因素都会影响油菜种子含油量,其中关于种子休眠性的研究鲜有报道,如何通过有效控制收获前油菜植株开裂角果内种子发芽,完善种子休眠机制来增加油菜种子含油量还需要进一步研究。而对于关键酶编码基因的作用研究较多,运用基因工程技术过表达种子油生物合成途径上的酶基因或转录因子,沉默储藏蛋白基因、转录基因以及引入新基因快速提高油菜种子含油量的研究成果颇丰。

经过前人的不懈努力,油菜种子油合成机制的研究已逐渐明晰,也筛选出一些决定种子高油份的关键基因,提高油菜含油量的栽培技术已逐步得到改进,如何充分运用影响油菜种子含油量的因素和调控机制大幅度提高油菜种子含油量还有待进一步研究。

#### 参考文献:

- [1] Subramaniam S, Fahy E, Gupta S, et al. Bioinformatics and systems biology of the lipidome [J]. Chemical Reviews, 2011, 111 (10): 6452 – 6490.
- [2] 柴国华. 甘蓝型油菜含油量相关转录因子的研究及突变位点的筛选[D]. 北京:中国农业科学院, 2009.
- [3] Frentzen M. Acyltransferases from basic science to modified seed oils [J]. Lipid – Fett, 1998, 100(4/5): 161 – 166.
- [4] Bates P D, Johnson S R, Cao X, et al. Fatty acid synthesis is inhibited by inefficient utilization of unusual fatty acids for glycerolipid assembly [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2014, 111(3): 1204 – 1209.
- [5] Hills M J. Control of storage – product synthesis in seeds [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2004, 7(3): 302 – 308.
- [6] 张 垚, 李云昌, 梅德圣, 等. 油菜油脂研究进展[J]. 植物学通报, 2007, 24(4): 435 – 443.
- [7] 代柳亭. 不同含油量甘蓝型油菜种子油脂分布、生理生化特性以及化学调控的研究[D]. 重庆:西南大学, 2008: 4 – 6.
- [8] Salas J J, Ohlrogge J B. Characterization of substrate specificity of plant FatA and FatB acyl – ACP thioesterases [J]. Archives of Biochemistry and Biophysics, 2002, 403(1): 25 – 34.
- [9] 朱亚娜. 油菜种子油脂基因的定位及温度对种子油分积累影响的分子机制[D]. 杭州:浙江大学, 2011: 3 – 5.
- [10] 周 丹, 赵江哲, 柏 杨, 等. 植物油脂合成代谢及调控的研究进展[J]. 南京农业大学学报, 2012, 35(5): 77 – 86.
- [11] Jain R K, Coffey M, Lai K, et al. Enhancement of seed oil content by expression of glycerol – 3 – phosphate acyltransferase genes [J]. Biochemical Society Transactions, 2000, 28(6): 958 – 961.
- [12] Bourgis F, Kader J C, Barret P, et al. A plastidial lysophosphatidic acid acyltransferase from oilseed rape [J]. Plant Physiology, 1999, 120(3): 913 – 922.
- [13] Jako C, Kumar A, Wei Y, et al. Seed – specific over – expression of an *Arabidopsis* cDNA encoding a diacylglycerol acyltransferase

enhances seed oil content and seed weight [J]. Plant physiology, 2001, 126(2): 861 – 874.

- [14] 文 均. 甘蓝型油菜种子发育过程中油脂积累动态及关键基因的表达差异分析[D]. 重庆:西南大学, 2017.
- [15] Turnham E, Northcote D H. Changes in the activity of acetyl – COA carboxylase during rape – seed formation [J]. Biochemical Journal, 1983(212): 223 – 229.
- [16] Lock Y Y, Snyder C L, Zhu W, et al. Antisense suppression of type 1 diacylglycerol acyltransferase adversely affects plant development in *Brassica napus* [J]. Physiologia Plantarum, 2009, 137(1): 61 – 71.
- [17] Weselake R J, Shah S, Tang M G, et al. Metabolic control analysis is helpful for informed genetic manipulation of oilseed rape (*Brassica napus*) to increase seed oil content [J]. Journal of Experimental Botany, 2008, 59(13): 3543 – 3549.
- [18] 夏 晗, 王兴军, 王孟军, 等. 利用基因工程改良植物脂肪酸和提高植物含油量的研究进展[J]. 生物工程学报, 2010, 26(6): 735 – 743.
- [19] 李擎天, 牛素玲, 陈受宜, 等. 植物种子油脂积累的转录调控及在大豆中的研究进展[J]. 大豆科学, 2013(1): 124 – 129, 132.
- [20] Liu J, Hua W, Zhan G, et al. Increasing seed mass and oil content in transgenic *Arabidopsis* by the overexpression of *wri1* – like gene from *Brassica napus* [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2010, 48(1): 9 – 15.
- [21] Wu X L, Liu Z H, Hu Z H, et al. BnWRI1 coordinates fatty acid biosynthesis and photosynthesis pathways during oil accumulation in rapeseed [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2014, 56(6): 582 – 593.
- [22] Liu F, Xia Y P, Wu L, et al. Enhanced seed oil content by overexpressing genes related to triacylglyceride synthesis [J]. Gene, 2015, 557(2): 163 – 171.
- [23] Li Q, Shao J, Tang S, et al. Wrinkled1 accelerates flowering and regulates lipid homeostasis between oil accumulation and membrane lipid anabolism in *Brassica napus* [J]. Frontiers in Plant Science, 2015(6): 1015.
- [24] Elahi N, Duncan R W, Stasolla C. Modification of oil and glucosinolate content in canola seeds with altered expression of *Brassica napus* LEAFY COTYLEDON1 [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2016, 100: 52 – 63.
- [25] Wang H, Guo J, Lambert K N, et al. Developmental control of *Arabidopsis* seed oil biosynthesis [J]. Planta, 2007, 226(3): 773 – 783.
- [26] Elahi N, Duncan R W, Stasolla C. Decreased seed oil production in FUSCA3 *Brassica napus* mutant plants [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2015, 96: 222 – 230.
- [27] Kagaya Y, Toyoshima R, Okuda R, et al. LEAFY COTYLEDON1 controls seed storage protein genes through its regulation of FUSCA3 and ABSCISIC ACID INSENSITIVE3 [J]. Plant and Cell Physiology, 2005, 46(3): 399 – 406.
- [28] Delmas F, Sankaranarayanan S, Deb S A, et al. ABI3 controls embryo degreening through Mendel's I locus [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2013, 110(40): 3888 – 3894.
- [29] Baud S, Mendoza M S, To A, et al. WRINKLED1 specifies the regulatory action of LEAFY COTYLEDON2 towards fatty acid

- metabolism during seed maturation in *Arabidopsis* [J]. The Plant Journal; for Cell and Molecular Biology, 2007, 50(5): 825–838.
- [30] Wang H Y, Guo J H, Lambert K N, et al. Developmental control of *Arabidopsis* seed oil biosynthesis [J]. Planta, 2007, 226(3): 773–783.
- [31] To A, Valon C, Savino G, et al. A network of local and redundant gene regulation governs *Arabidopsis* seed maturation [J]. The Plant Cell, 2006, 18(7): 1642–1651.
- [32] Zheng Y M, Ren N, Wang H, et al. Global identification of targets of the *Arabidopsis* MADS domain protein AGAMOUS – Like15 [J]. Plant Cell, 2009, 21(9): 2563–2577.
- [33] 熊书, 李彦杰, 周大祥. 油菜 MADS – box 家族基因 *AGL11* 的克隆、表达及转化油菜的研究 [J]. 西南农业学报, 2017(10): 2174–2178.
- [34] Wang J, Jian H J, Wang T Y, et al. Identification of microRNAs actively involved in fatty acid biosynthesis in developing *Brassica napus* seeds using High – Throughput sequencing [J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 1570.
- [35] Wang Z W, Qiao Y, Zhang J J, et al. Genome wide identification of microRNAs involved in fatty acid and lipid metabolism of *Brassica napus* by small RNA and degradome sequencing [J]. Gene, 2017, 619: 61–70.
- [36] Zhu Y A, Cao Z Y, Xu F, et al. Analysis of gene expression profiles of two near – isogenic lines differing at a QTL region affecting oil content at high temperatures during seed maturation in oilseed rape (*Brassica napus* L.) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2012, 124(3): 515–531.
- [37] Young L W, Wilen R W, Bonham – Smith P C. High temperature stress of *Brassica napus* during flowering reduces micro – and megagametophyte fertility, induces fruit abortion, and disrupts seed production [J]. Journal of Experimental Botany, 2004, 55(396): 485–495.
- [38] 唐琳. 青藏高原地区甘蓝型油菜油份积累潜势研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2013: 2–4.
- [39] 徐亮. 不同海拔条件下春油菜光合生理和产油量的响应 [J]. 江苏农业科学, 2017, 45(1): 92–94.
- [40] Namazkar S, Stockmarr A, Frenck G, et al. Concurrent elevation of CO<sub>2</sub>, O<sub>3</sub> and temperature severely affects oil quality and quantity in rapeseed [J]. Journal of Experimental Botany, 2016, 67(14): 4117–4125.
- [41] 张树杰, 张春雷. 接种蚯蚓对油菜籽粒产量和含油率的影响 [J]. 应用生态学报, 2011, 22(6): 1499–1503.
- [42] 谭太龙, 徐一兰, 张宏军, 等. 栽培因子对油菜含油量的影响 [J]. 作物研究, 2009, 23(2): 97–100.
- [43] 张辉, 朱德进, 黄卉, 等. 不同施肥处理对油菜产量及品质的影响 [J]. 土壤, 2012, 44(6): 966–971.
- [44] Lally R D, Galbally P, Moreira A S, et al. Application of endophytic *Pseudomonas fluorescens* and a bacterial consortium to *Brassica napus* can increase plant height and biomass under greenhouse and field conditions [J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 2193.
- [45] 周可金. 油菜 (*Brassica napus* L.) 化学催熟及其生理机制的研究 [D]. 长沙: 湖南农业大学, 2009.
- [46] 马霓, 肖圣元, 张明海, 等. 栽培方式对油菜中双 11 生长及收获特性的影响 [J]. 湖北农业科学, 2011, 50(2): 244–247.
- [47] Zentella R, Zhang Z L, Park M, et al. Global analysis of DELLA direct targets in early gibberellin signaling in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2007, 19(10): 3037–3057.
- [48] 杜雪. 油菜生殖生长阶段赤霉素对产油量与籽粒品质的影响及机制 [D]. 杭州: 浙江大学, 2015: 103–105.
- [49] 王小丹. 油菜高产栽培技术 [J]. 农民致富之友, 2017(13): 20.
- [50] Chia T Y, Pike M J, Rawsthorne S. Storage oil breakdown during embryo development of *Brassica napus* (L.) [J]. Journal of Experimental Botany, 2005, 56(415): 1285–1296.
- [51] McKillican M E. Lipid changes in maturing oil – bearing plants: IV. Changes in lipid classes in rape and crambe oils [J]. Journal of the American Oil Chemists' Society, 1966, 43(7): 461–465.
- [52] Gurr M I, Blades J, Appleby R S. Studies on seed – oil triglycerides: the composition of *Crumbé abyssinica* triglycerides during seed maturation [J]. European Journal of Biochemistry, 1972, 29(2): 362–368.
- [53] Norton G, Harris J F. Compositional changes in developing rape seed (*Brassica napus* L.) [J]. Planta, 1975, 123(2): 163–174.
- [54] Murphy D J, Cummins I. Biosynthesis of seed storage products during embryogenesis in rapeseed, *Brassica napus* [J]. Journal of Plant Physiology, 1989, 135(1): 63–69.
- [55] Germain V, Rylott E L, Larson T R, et al. Requirement for 3 – ketoacyl – CoA thiolase – 2 in peroxisome development, fatty acid beta – oxidation and breakdown of triacylglycerol in lipid bodies of *Arabidopsis* seedlings [J]. Plant Journal, 2001, 28(1): 1–12.
- [56] Elhiti M, Yang C C, Chan A, et al. Altered seed oil and glucosinolate levels in transgenic plants overexpressing the *Brassica napus* SHOOTMERISTEMLESS gene [J]. Journal of Experimental Botany, 2012, 63(12): 4447–4461.
- [57] 陈四龙. 花生油脂合成相关基因的鉴定与功能研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2012.
- [58] Kelly A A, Shaw E, Powers S J, et al. Suppression of the *SUGAR – DEPENDENT1* triacylglycerol lipase family during seed development enhances oil yield in oilseed rape (*Brassica napus* L.) [J]. Plant Biotechnology Journal, 2013, 11(3): 355–361.
- [59] 丁全如. 通过干扰油菜 AP2 及种子储藏蛋白调节油菜种子含油量 [D]. 武汉: 湖北大学, 2011: 26–31.
- [60] 邢蔓, 谭太龙, 李健, 等. 甘蓝型油菜 *PEPC* 基因 ihpRNA 表达载体的构建与遗传转化研究 [J]. 华北农学报, 2016, 31(6): 7–11.
- [61] 唐鹤珊, 张边江, 陈全战, 等. 转玉米 C<sub>4</sub> 型 *PEPC* 基因油菜叶片特异性表达的可行性探讨 [J]. 湖北农业科学, 2013, 52(22): 5396–5398.
- [62] Vigeolas H, Waldeck P, Zank T, et al. Increasing seed oil content in oil – seed rape (*Brassica napus* L.) by over – expression of a yeast glycerol – 3 – phosphate dehydrogenase under the control of a seed – specific promoter [J]. Plant Biotechnology Journal, 2007, 5(3): 431–441.
- [63] 王伏林, 吴关庭, 郎春秀, 等. 转异质型 *ACCase* 复合基因对油菜含油量的影响 [J]. 分子植物育种, 2017, 15(3): 920–927.