

化橘红脱落酸 8'-羟化酶基因家族的鉴定及其表达分析

吴佳欣^{1,2,3}, 张旭敏¹, 曹 征⁴, 冯伟彬⁴, 沈 超^{1*}

¹ 广东石油化工学院生物与食品工程学院 广东茂名

² 喀什大学生命与地理科学学院 新疆喀什

³ 新疆帕米尔高原生物资源与生态重点实验室 新疆喀什

⁴ 茂名市农业科技推广中心 广东茂名

【摘要】8'-羟化酶 (ABAH) 是植物脱落酸 (ABA) 失活代谢的关键酶, 参与调控植物生长发育及逆境胁迫响应。为解析化橘红 (*Citrus grandis* 'Tomentosa') 中 ABAH 基因家族的组成与功能, 本研究在全基因组水平系统鉴定出 6 个 ABAH 家族成员。结构预测结果显示, 该家族成员具有高度保守的二级与三级结构, 暗示其功能在进化过程中相对稳定。系统进化分析发现, 其中 Cmt252050 基因单独成簇, 与拟南芥 ABAH 成员亲缘关系较远, 可能具有独特的生物学功能。启动子顺式元件分析表明, 大多数成员富含 ABA 响应元件, 提示其在 ABA 信号调控网络中可能发挥作用。结合化橘红果实发育阶段的转录组数据, 发现 Cmt252050 在内果皮发育后期显著高表达, 推测其可能参与调控果皮 ABA 积累及发育过程。本研究为深入揭示 ABAH 基因在化橘红果皮发育中的作用及 ABA 代谢调控机制提供了理论依据与候选基因资源。

【关键词】化橘红; 8'-羟化酶; ABA 代谢; 果皮发育; 基因表达分析

【基金项目】茂名市科技计划项目 (2021KJZXZJGSPDX006); 广东石油化工学院人才引进项目 (2019rc112); 广东石油化工学院教育教学改革项目 "AI+" 背景下《生物信息学》课程教学研究与实践 (710136090405) 资助

【收稿日期】2025 年 5 月 10 日

【出刊日期】2025 年 6 月 11 日

【DOI】10.12208/j.jlsr.20250005

Identification and expression analysis of the abscisic Acid 8'-Hydroxylase (ABAH) gene family in *Citrus grandis* 'Tomentosa'

Jiaxin Wu^{1,2,3}, Xumin Zhang¹, Zheng Cao⁴, Weibin Feng⁴, Chao Shen^{1*}

¹College of Biological and Food Engineering, Guangdong University of Petrochemical Technology, Maoming, Guangdong

²College of Life and Geographical Sciences, Kashgar University, Kashgar, Xinjiang

³Xinjiang Key Laboratory of Bioresources and Ecology of the Pamir Plateau, Kashgar, Xinjiang

⁴Maoming Agricultural Science and Technology Extension Center, Maoming, Guangdong

【Abstract】8'-Hydroxylase (ABAH) is a key enzyme in the oxidative catabolism of abscisic acid (ABA), playing essential roles in plant development and stress responses. In this study, six ABAH gene family members were systematically identified in *Citrus grandis* 'Tomentosa' (Huajuhong). Structural predictions revealed that these proteins possess highly conserved secondary and tertiary structures, suggesting functional conservation during evolution. Phylogenetic analysis indicated that one member, Cmt252050, forms an independent clade and is distantly related to ABAH genes in *Arabidopsis thaliana*, implying possible species-specific functions. Promoter analysis showed that ABA-responsive cis-elements are widely distributed in this gene family, highlighting their potential involvement in ABA signaling pathways. Transcriptome profiling during fruit development revealed that Cmt252050 is highly expressed in the later stages of inner pericarp development, suggesting a role in ABA accumulation and

*通讯作者: 沈超

pericarp regulation. This study provides foundational insights into the ABAH gene family in *C. grandis* and offers valuable candidate genes for further investigation of ABA metabolism and fruit development mechanisms in Huajuhong.

【Keywords】 *Citrus grandis* 'Tomentosa'; 8'-hydroxylase; ABA metabolism; Pericarp development; Gene expression analysis

1 前言

1.1 化橘红研究背景

化橘红是芸香科植物化州柚 (*Citrus grandis* 'Tomentosa') 的未成熟或接近成熟的干燥外层果皮, 表皮有白色绒毛的被称为“毛橘红”, 无绒毛的称为“光橘红”^[1]。其外观呈现独特的圆形或不规则片状, 色泽黄棕或棕褐, 质地坚硬。化橘红气芳香, 味苦微辛, 归肺经与脾经, 具有理气宽中、燥湿化痰的功效, 常用于治疗咳嗽痰多、食积伤酒、呕恶痞闷等症状。化橘红中含有多种活性成分, 主要包括黄酮类、挥发油、多糖、香豆素、无机元素及肌醇等^[2], 研究表明, 其黄酮类成分包括柚皮苷、少量的野漆树苷、新橙皮苷、枳属苷等^[3], 其中柚皮苷是化橘红中最主要的黄酮类成分, 具有显著的抗炎、抗氧化和免疫调节功能。此外, 化橘红中的多糖是一种由 D-木糖、D-葡萄糖、D-半乳糖、D-甘露糖、L-阿拉伯糖和未知物组成的杂多糖, 显示出良好的免疫调节与抗病毒活性^[4]。化橘红的药理研究主要集中于提取物、总黄酮及多糖成分, 但对于挥发油和香豆素类等其他成分的研究相对薄弱。近年来, 对化橘红成分的分离与纯化研究逐渐增加, 特别是对其黄酮类化合物的结构与功能研究有了更多探索。香豆素类成分尽管含量较少, 但在抗凝、抗炎和镇痛方面表现出良好的活性, 具有进一步开发利用的潜力, 除了人们所熟知的止咳化痰功效外, 许多研究表明, 化橘红还具有抗炎、抗氧化、抗血栓、解酒精肝毒、降血糖血脂等生理功能^[5,6]。化橘红广泛应用于中成药与健康产品的开发中, 常见的药物制剂包括橘红丸、橘红片、橘红胶囊、橘红颗粒、止咳橘红口服液等。这些产品在治疗呼吸系统疾病方面表现出良好的临床疗效, 同时也具有保健与预防疾病的潜力。目前关于 ABAH 基因在化橘红中还鲜有研究。

1.2 脱落酸的研究进展

脱落酸 (*abscisic acid*, ABA) 作为植物五大激素之一, 在植物生命周期的各种生理过程中起着至关重要的作用, 包括种子休眠、发芽、气孔运动、果实

发育以及对生物和非生物胁迫的反应。细胞 ABA 水平会随着生理和环境条件的变化而不断波动, 这些浓度变化决定了 ABA 在植物生理学和发育中的功能^[7]。脱落酸在响应非生物胁迫时还充当信使, 诱导编码抗氧化酶的基因表达, 提高抗氧化酶系统对低温胁迫的应对^[8]。郑钊等通过研究发现 ABA 通过介导生长素途径、乙烯途径调控主根生长^[9]。

ABA 参与调控植物逆境响应, 提高植物对于干旱、温度和盐碱等非生物胁迫的抗性。陈静等在低浓度镉胁迫下外施 5 μ mol/L 脱落酸, 通过分析发现外源脱落酸在降低蒸腾速率, 增加叶绿素含量、降低油菜镉含量上起着一定作用, 并引起一系列差异表达基因的表达变化^[10]。韩素蒙等研究发现施用外援脱落酸能启动桑树的防御系统, 在桑树抵御干旱胁迫上起着重要作用^[11]。

早期研究认为, ABA 的合成主要是在根上, 后期发现, 叶片也是 ABA 合成的主要器官^[12]。ABA 合成的途径有类萜途径 (C15 直接途径) 和类胡萝卜素途径 (C40 间接途径)^[13]。ABA 的分解代谢主要有氧化作用和结合作用。在菜豆酸还原酶催化下 PA 生成二氢菜豆酸导致 ABA 的羟基化失活。在结合代谢途径中, 在葡萄糖基转移酶的作用下, ABA 形成无活性的 ABA 葡萄糖酯, 当受到环境胁迫时会被 β -葡萄糖苷酶水解, 从而释放 ABA^[14]。此外, ABA 信号转导过程的 3 个主要成分为: ABA 受体 PYR/PYL/RCAR (PYL)、PP2C 蛋白磷酸酶 (负调节因子) 以及蔗糖非发酵-1 相关蛋白激酶-2 (SnRK2, 正调节因子), 它们共同在植物抵御逆境过程中发挥着重要作用^[14]。

1.3 8'-羟化酶的研究进展

8'-羟化酶 (8'-hydroxylase, ABAH) 是 ABA 的 8'-甲基羟基化代谢途径的关键酶, 属于 P450 酶系。在大多数植物组织中, ABA 失活的关键步骤是 ABA 的 8'-甲基羟基化, 由 8'-羟化酶 (ABAH) 催化产生 8'-羟基-ABA (8'-OH-ABA)。8'-OH-ABA 不稳定, 自发 (和/或酶促) 异构化形成菜豆酸 (PA), PA 在

4'-位置进一步还原, 形成生物无活性的二氢菜豆酸 (DPA) [15], 从而 ABA 失活。2004 年, 在拟南芥中首次鉴定基因 *CYP707A* 的 4 个亚型与这种羟化酶的合成相关, 即 *CYP707A1*、*CYP707A2*、*CYP707A3* 和 *CYP707A4*。其中, *CYP707A3* 在确定脱水期间和再水化后 ABA 的阈值水平方面起着重要作用[16], 而 *CYP707A1* 和 *CYP707A2* 对于正确控制拟南芥的种子休眠和发芽是必不可少[17]。

通常情况, ABAH 由 2 至 5 成员的小基因家族编码。在黄瓜中, 编码 ABAH 的基因是 *Csy2*, 其通过影响类胡萝卜素生物合成结构基因的表达来调节黄肉表型[18]。将柑橘和拟南芥的 *CYP707A* 氨基酸序列比对分析发现, 除了 *CsCYP707A4* 的 3'端有部分缺失外, 其他序列都含有保守的 P450 半胱氨酸血红素铁配位体 (PFGNGTHSCPG), 这是 ABAH 催化活性的必需结构[19]。在甜樱桃中, 编码 ABAH 的基因为 *PacCYP707A1*、*PacCYP707A2*、*PacCYP707A3* 和 *PacCYP707A4*, 其中, *PacCYP707A2* 是调节果实成熟过程中 ABA 水平的关键基因, 而 *PacCYP707A1* 调节果实发育过程中对脱水胁迫的反应[20]。唐硕研究发现水稻中的 ABAH 可能对水稻根系起一定的调控作用, 而根系的大小直接影响养分吸收速率, 因此, 该基因对于根系调控及其对氮素等养分吸收的功能值得关注[21]。在太子参发现, ABAH 主要在韧皮部参与完成块根的 ABA 分解代谢过程, 并通过转录组数据分析及定量 PCR 技术发现, ABAH 在块根的韧皮部及须根中有较高的表达[22]。

ABAH 对种子胚发育以及纤维细胞的分化具有一定的调控作用。康苗苗等从花生品种闽花 6 号叶片中克隆了脱落酸 8'-羟化酶基因 *AhCYP707A4* 的开放阅读框, 研究发现该基因在花生胚发育的整个过程都起着重要的作用, 是调控花生种子发育特别是胚发育的关键基因[23]。除此之外, 叶树娥通过研究棉花 8'-羟化酶 (*GhABAH*) 基因, 发现 *GhABAH* 在棉花根部中的表达水平最高, 在叶片中的表达量相对较低, 同时还发现 *GhABAH* 与纤维的伸长及次生壁的合成有密切联系, 既参与纤维细胞分化和起始的调控, 也影响次生壁的形成[24]。

1.4 本研究的目的及意义

8'-羟化酶 (ABAH) 作为脱落酸 (ABA) 代谢途径中的关键酶, 在调控植物体内 ABA 水平、协调植物生长发育与逆境响应中发挥核心作用。尽管

ABAH 基因在模式植物中的功能已有较多研究, 但在药用植物、特别是具有重要药用价值的柑橘类植物——化橘红 (*Citrus grandis* 'Tomentosa') 中, 其基因家族的组成、结构特征及功能尚未被系统研究, 因此解析其结构功能机制对研究脱落酸的代谢途径对化橘红各物种的性质及功能影响具有重要的意义。

2 材料与方法

2.1 化橘红 ABAH 基因家族成员的鉴定方法及理化性质分析

在拟南芥数据库 TAIR (<https://www.arabidopsis.org/>) 中搜索下载 *CYP707A1*、*CYP707A2*、*CYP707A3* 和 *CYP707A4* 的基因序列。基于化橘红基因组[25], 利用 NCBI 的 blast 工具 (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) 进行比对, 鉴定出化橘红中的 ABAH 基因家族成员。

通过 TBtools[26]提取从柑橘数据库中下载的化橘红全基因组数据中的 ABAH 基因家族蛋白序列, 并使用 EXPASy 的在线工具 ProParam (<https://web.expasy.org/protparam/>) 计算 ABAH 家族成员的氨基酸长度、分子量、等电点、脂肪系数和亲水系数等蛋白质理化特性。

2.2 化橘红 ABAH 基因家族成员的二级结构及三级结构分析

利用 ABAH 基因家族蛋白序列, 并在 SOPMA (<https://npsa-prabi.ibcp.fr/>) 中得到 ABAH 基因家族成员的二级结构。应用 SWISS-MODEL (<https://swissmodel.expasy.org/>) 进行建模分析, 得到各个基因的三级结构。

2.3 化橘红 ABAH 基因家族染色体定位及共线性分析

利用 TBtools 进行 ABAH 基因家族染色体定位和共线性分析[26]。

2.4 化橘红 ABAH 基因家族系统进化树构建方法

使用软件 MEGA 7.0[27]及邻接法 (Neighbor-Joining Method, NJ) 构建进化树, bootstrap 值为 1 000, 其他设置默认。再通过 itol 网站 (<https://itol.embl.de/>) 对进化树进行美化。

2.5 化橘红 ABAH 基因家族基因结构分析及 motif 分析方法

使用基序预测在线网站 MEME ([- 34 -](https://meme-</p></div><div data-bbox=)

suite.org/meme/) 对 ABAH 基因家族蛋白的保守基序进行预测, 保守基序搜索参数设置为 10, 其他设置默认。根据基因组注释信息使用 TBtools 软件的 Gene Structure View (Advanced) 工具对 ABAH 家族的保守基序及基因内含子、外显子结构进行可视化分析, 参数为默认值。

2.6 化橘红 ABAH 基因家族组织表达分析方法

对化橘红 ABAH 基因在 HZY-T 和 HZY-S 果皮六个不同发育时期的数据^[28]采用 FPKM 值进行基因表达量分析, 并利用 TBtools 的 HeatMap 工具画图。

其中, 采用 FPKM 作为衡量表达水平的指标, 计算公式为:

$$\text{FPKM} = \frac{\text{cDNA Fragments}}{\text{Mapped Fragment (Millions)} \times \text{Transcript Length (kb)}}$$

在公式中, cDNA Fragment 为双端 Reads 数目; Mapped Fragment (Millions) 为比对到转录本上片段的总数, 单位为 Millions; Transcript Length (kb) 为转录本长度, 单位为 kb。

2.7 化橘红 ABAH 基因家族启动子顺式作用元

件分析

从化橘红基因组中提取 ABAH 基因转录起始位置上游 2000bp 的序列, 然后提交至 Plant CARE 数据库 (<https://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>) 进行顺式作用元件预测, 对得到的数据进行整理画图。

3 结果与分析

3.1 化橘红 ABAH 基因家族成员的鉴定及其理化性质分析

如表 1 所示, 化橘红的氨基酸数量在 432-627 之间, 其中 *Cmt051980* 最小, *Cmt252050* 最大, 分子量在 49.43 kD-71.58 kD 之间, 等电点在 7.40-9.33 之间, 说明该基因编码的是碱性蛋白, 不稳定系数在 33.38-52.69 之间, 只有 *Cmt129360*、*Cmt252050* 基因的不稳定系数小于 40, 说明这两个基因较稳定。脂肪族系数在 86.46-93.42 之间, 说明该基因编码的蛋白质含有的脂肪族氨基酸较多, 具有较好的溶解性和稳定性。亲水性平均数在 -0.366 到 -0.084 之间, 说明化橘红的 ABAH 基因家族编码的均为疏水蛋白。

表 1 化橘红的 ABAH 基因家族理化性质分析表

基因	氨基酸数量	分子量 (kD)	等电点	不稳定系数	脂肪族系数	亲水性平均数
<i>Cmt032790</i>	474	53.83	9.13	41.85	93.42	-0.093
<i>Cmt051980</i>	432	49.43	9.05	48.33	86.46	-0.335
<i>Cmt052780</i>	477	54.46	9.33	52.69	89.54	-0.262
<i>Cmt129360</i>	470	53.30	9.28	33.38	91.09	-0.197
<i>Cmt225420</i>	470	53.47	9.05	41.20	92.34	-0.084
<i>Cmt252050</i>	627	71.58	7.40	35.27	85.06	-0.366

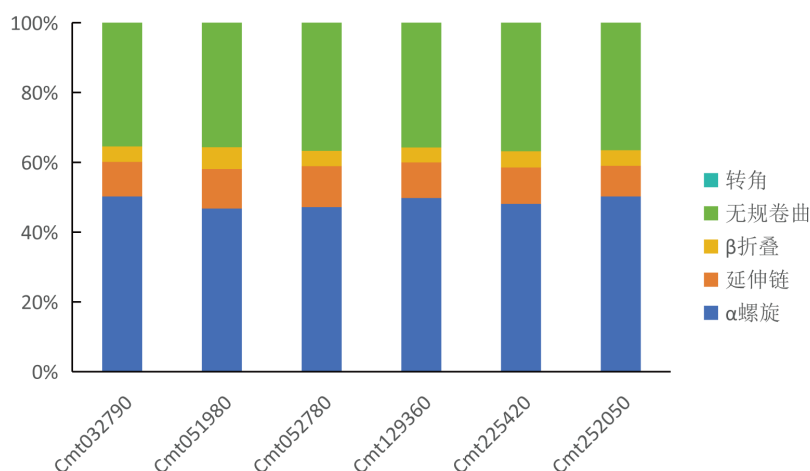


图 1 化橘红二级结构分析图

3.2 化橘红 ABAH 基因家族成员的二级结构及三级结构分析

化橘红的蛋白二级结构分析表明, ABAH 的二级结构由 α 二螺旋、 β 折叠、延伸链、无规卷曲组成 (图 1)。分析三级结构发现, 大部分的基因都具有球状结构域和跨膜螺旋结构域, 但不同基因的跨膜螺旋结构域的倾斜角度有所不同 (图 2)。

3.3 化橘红 ABAH 基因家族染色体定位及共线性分析

如图 3 所示, 通过对化橘红 ABAH 基因家族 6 个基因进行染色体定位分析可知, ABAH 的基因均位于染色体上, *Cmt225420* 位于 Chr1 染色体, *Cmt129360* 位于 Chr3 染色体, *Cmt225420* 位于 Chr6 染色体, *Cmt032790*、*Cmt051980* 与 *Cmt052780* 位于 Chr8 染色体上, 且均位于染色体两端。化橘红与晚白柚、马家柚种间的比较基因组分析发现, 化橘红 ABAH 基因家族中存在基因复制事件 (图 4)。

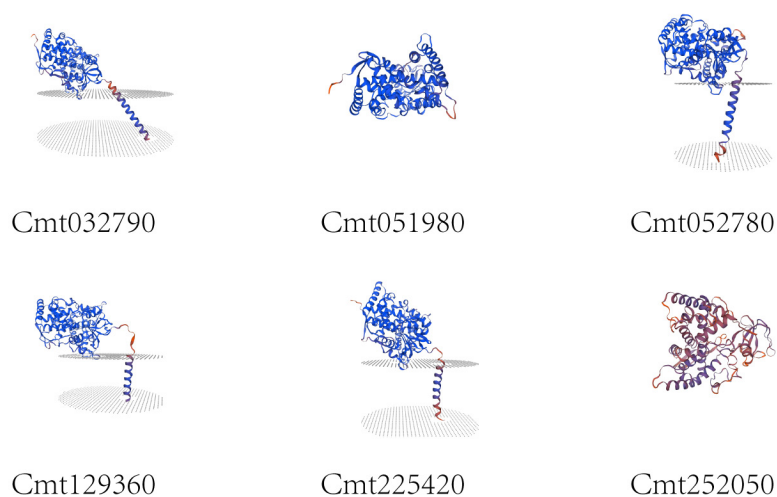


图 2 三级结构预测图

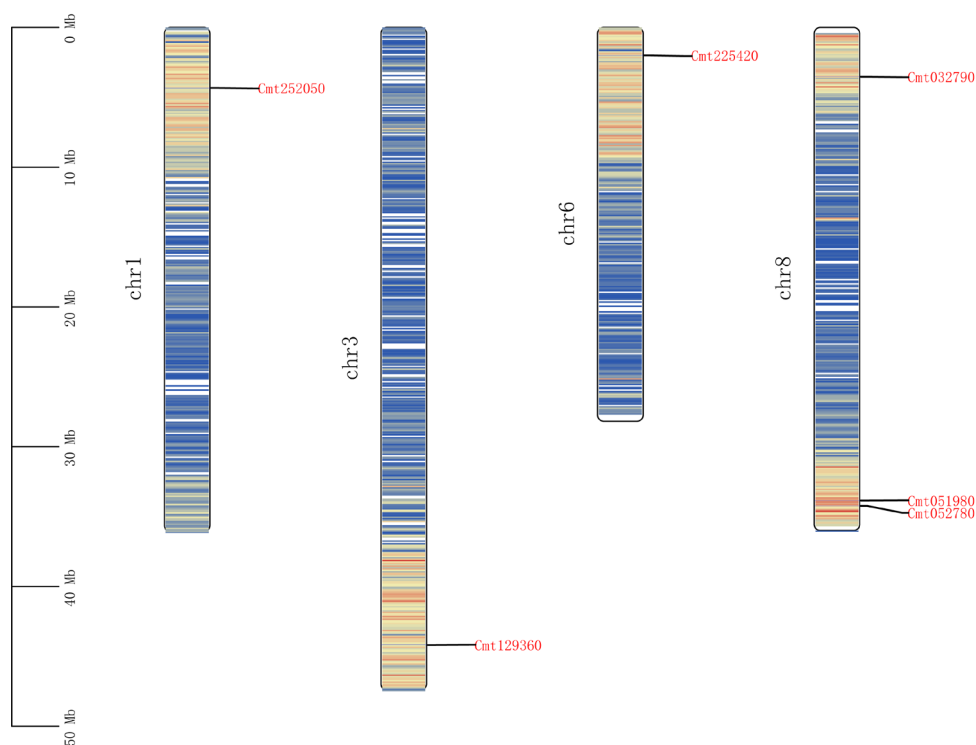


图 3 染色体定位

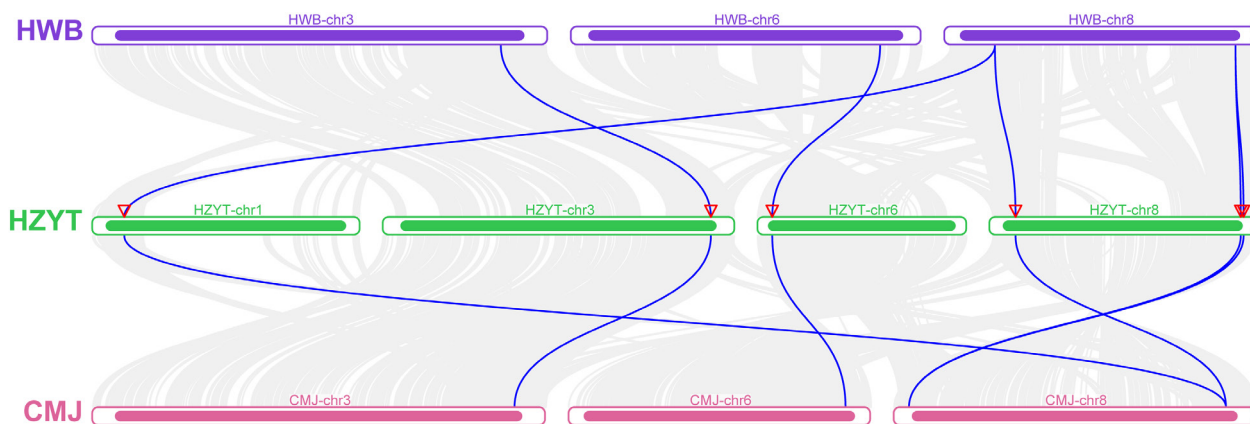


图4 共线性分析图

注: HWB 为晚白柚, HZYT 为化橘红, CMJ 为马家柚。



图5 系统进化树

3.4 化橘红 ABAH 基因家族系统进化树构建

对鉴定出的化橘红 ABAH 家族序列和拟南芥 ABAH 蛋白序列进行比对, 并构建 NJ 系统发育树。结果发现, CYP707A1、CYP707A3 与 Cmt225420 的亲缘关系较近, CYP707A2 与 Cmt051980 的亲缘关系较近, CYP707A4 与 Cmt032790、Cmt129360 的亲缘关系较近 (图 5)。

3.5 化橘红 ABAH 基因家族基因结构分析及

motif 分析

为了研究化橘红 ABAH 基因家族的进化关系, 我们分析了 ABAH 的保守基序及基因结构 (图 6), 保守基序分析显示, 有 10 个不同的 Motif 保守元件, 6 个基因都共同含有保守基序 1、2、3、4、5、6、8 和 9, 仅 Cmt252050 缺少保守基序 7 和 10, 体现了该基因家族的功能保守性, 同时也能表明它们在植物生长发育和环境适应的关键功能。

基因结构分析表明, ABAH 基因家族成员上下游的框架序列很完整且基因结构相似, 但在基因长度、外显子的数量上处在一定差异。化橘红 *Cmt252050* 基因中含有外显子数量最多有 16 个, 由此猜测该基因的功能较其他基因会更复杂, 可能含有某些特殊的功能。

3.6 化橘红 ABAH 基因家族组织表达分析

为了研究化橘红果实生长周期过程中 ABAH 转录调控网络, 我们收集了两种化橘红 (HZY-T 和 HZY-S) 品种果皮在六个发育阶段的外果皮 (Flavode) 和内果皮 (Albedo), 所述六个发育阶段为 45 天 (开花后天数)、65 天、85 天、115 天、145 天和 185 天, 总共 24 个样品数据。发现 *Cmt252050* 在两种化橘红

的内外果皮的六个发育阶段表达量都较高, 且在开花后 115 天、145 天和 185 天的 HZY-T 和 HZY-S 内果皮中表达量明显增加 (如图 7), 这表明 *Cmt252050* 在内果皮发育过程尤其是后期发挥重要作用。

3.7 化橘红 ABAH 基因家族启动子顺式作用元件分析

在化橘红 ABAH 基因家族的启动子中鉴定了大量的光、逆境胁迫、激素响应和生长发育与节律相关的顺式作用元件, 其中 ABRE 为参与脱落酸反应的元件, *Cmt051980*、*Cmt052780*、*Cmt129360*、*Cmt225420*、*Cmt252050* 分别有 10、9、2、6、9 个该脱落酸响应元件 (图 8)。

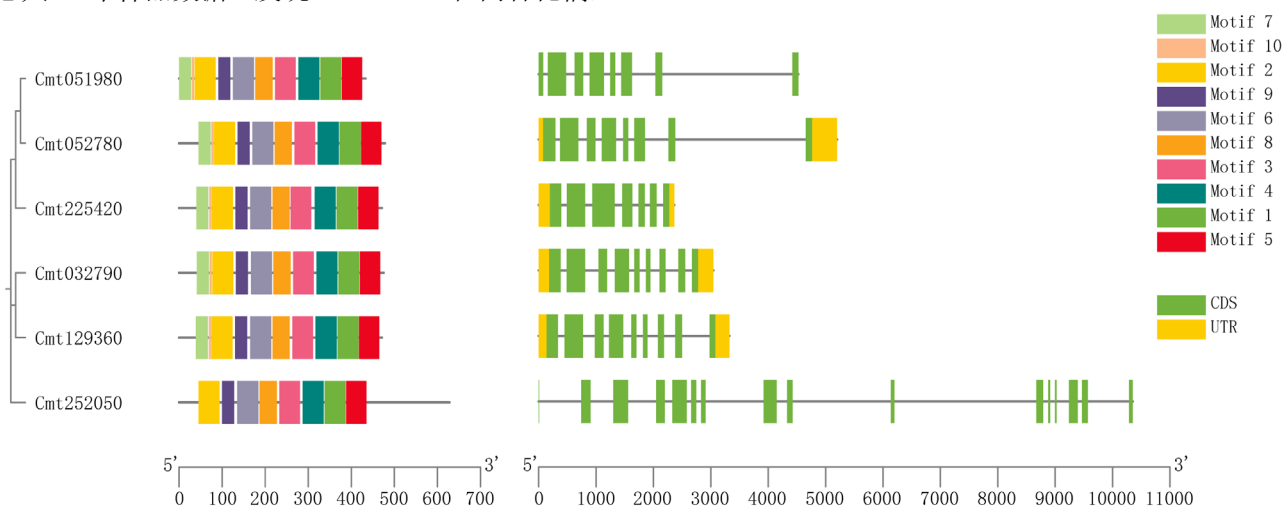


图 6 基因结构分析图

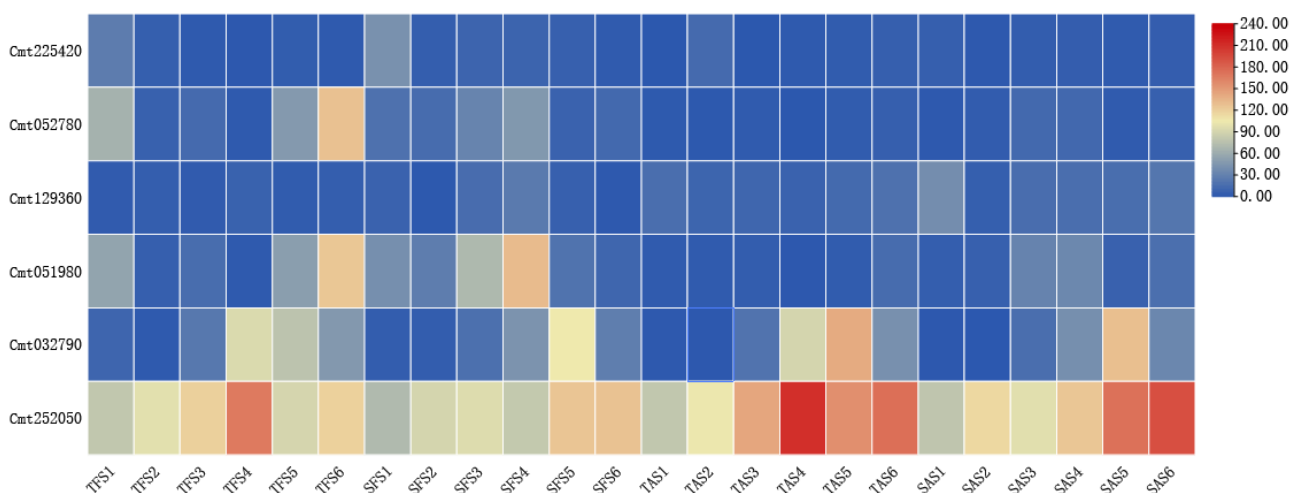


图 7 ABAH 基因在 HZY-T 和 HZY-S 果皮发育阶段的表达特性

注: TF 为 HZY-T 外果皮, TA 为 HZY-T 内果皮, SF 为 HZY-S 外果皮, SA 为 HZY-S 内果皮, S1~S6 分别对于果实发育的六个阶段 (开花后 45 天、65 天、85 天、115 天、145 天和 185 天)。

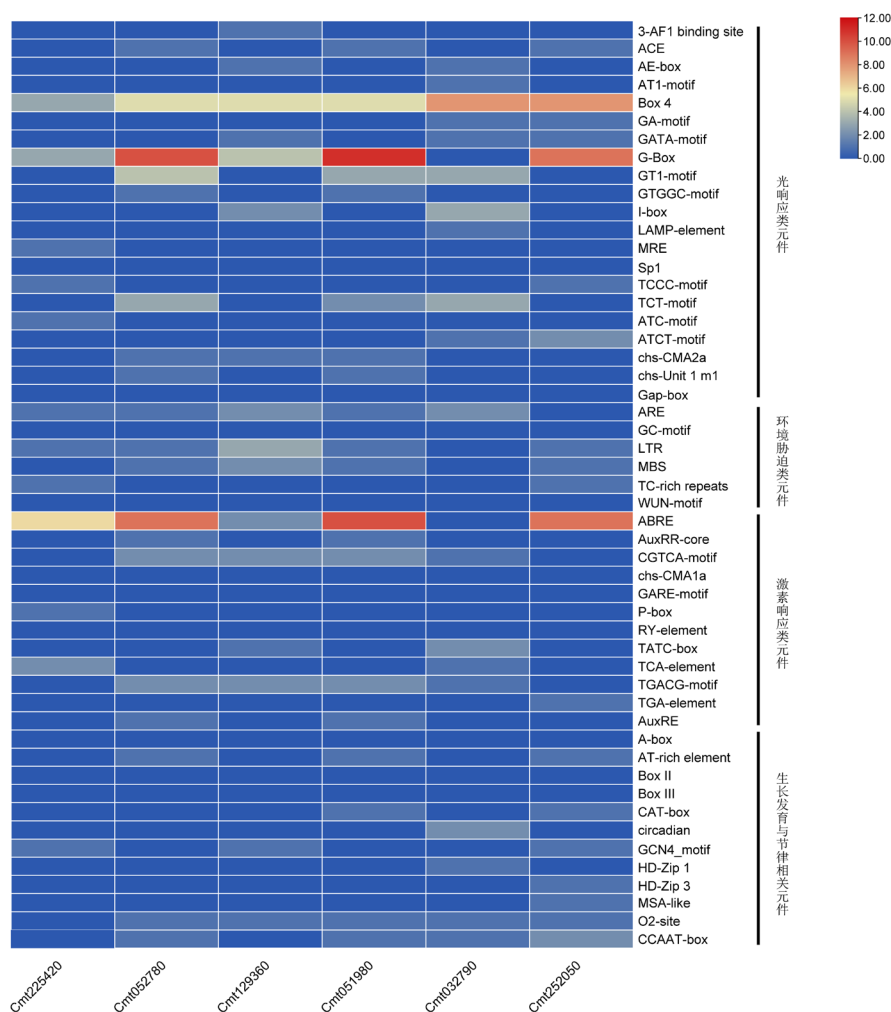


图8 顺势作用元件

4 结论与讨论

ABAH 是植物中特有的一种酶, 其主要的功能是调节 ABA 的代谢途径, 负调控 ABA 的积累^[19]。但在某些植物中可能具有特殊的作用, 例如在水稻^[21]和太子参^[22]中, ABAH 对根系起一定的调控作用。在花生中, ABAH 对种子胚的发育具有一定的调控作用^[23]。到目前为止, ABAH 已在多种植物中被发现, 例如, 在拟南芥中鉴定出了 4 个 ABAH 基因^[28], 在太子参中发现了 7 个 ABAH 基因^[22], 在葡萄中发现了 5 个 ABAH 基因^[29], 这些发现说明 ABAH 在不同植物中具有普遍性和多样性。

本研究利用拟南芥 *CYP707A* 蛋白序列与化橘红蛋白序列比对, 鉴定出了 6 条 ABAH 蛋白序列, 大于拟南芥^[28]、葡萄^[28], 小于太子参^[22]。同时在二级结构中, β 折叠和延伸链的含量较少, 这个研究发现与康苗苗等研究的花生 *AhCYP707A4* 的理化性质和

二级结构是相似的^[23], 说明 ABAH 在物种间是相对保守的。在拟南芥中, *CYP707A3* 在确定脱水期间和再水化后 ABA 的阈值水平方面起着重要作用^[16], 而 *CYP707A1* 和 *CYP707A2* 对于正确控制拟南芥的种子休眠和发芽是必不可少的^[17], 因此推测与它们亲缘关系较近的基因可能具有相关的功能, 即同一组中的基因功能可能相似。对化橘红 ABAH 基因家族成员进行启动子顺式作用元件分析, 发现基因含 ABRE 的启动子元件数量较多, 推测其在脱落酸的分解代谢中起到的作用较为显著, 可能在脱落酸的表达调控中起重要作用。对化橘红与晚白柚、马家柚进行共线性分析, 发现化橘红 ABAH 出现了基因复制现象。*Cmt252050* 作为新分化出来的基因, 结合果实发育转录组数据发现在果实发育过程中尤其是后期发挥了重要作用。

5 未来展望

ABAH 是植物中广泛存在的一种调控 ABA 代谢的酶, 对植物的生长发育和抗逆性等方面起着调控作用。迄今为止, 研究人员已在多种植物中对不同的 ABAH 基因家族成员的结构、功能、分类、调控机制进行了深入的研究。然而, 目前仍有许多物种的 ABAH 基因家族成员未被鉴定出, 其调控机制或功能也未被挖掘, 这就需要进一步对 ABAH 基因家族成员进行探究。本研究对化橘红进行 ABAH 基因家族的鉴定, 总共鉴定了 6 个基因, 并对这些基因进行了理化性质分析、二级结构分析、三级结构分析、染色体定位和共线性分析、基因结构分析、进化树分析、表达量分析和启动子顺式作用元件分析, 深入分析了 ABAH 在不同化橘红中的性质和结构, 为研究化橘红的代谢及功能提供了一定的数据支持。同时, 在本研究中也发现 *Cmt252050* 基因对 HZY-T 和 HZY-S 的果皮六个生长发育阶段过程中内果皮发育尤其是后期可能具有重要作用。未来, 我们期待通过深入研究化橘红 ABAH 基因家族中 *Cmt252050* 基因的功能、抗逆性机制、生长发育等方面的工作, 为揭示植物生长发育和抗逆性的分子机理提供新的视角和方法。

参考文献

- [1] 刘国秀, 李丝雨, 戴莹, 王宁宁, 郭兆娟, 袁一平, 翟华强. 大数据背景下的化橘红历史源流分析与标准体系构建初探 [C]; 第四届中国中医药信息大会, 2025-07-14.
- [2] 尹美娟, 胡春林, 黄靖, 等. 化橘红的黄酮类化合物研究进展[J]. 2017, 17: 69-70+3.
- [3] 王雯. 化橘红总黄酮提取纯化工艺及其功效研究 [D]; 江西农业大学, [2025-07-11].
- [4] 马超, 江明树. 化橘红多糖的提取工艺优化[J]. 2009, 18: 10.
- [5] Peng Y, Hu M, Lu Q, et al. Flavonoids derived from *Exocarpium Citri Grandis* inhibit LPS-induced inflammatory response via suppressing MAPK and NF- κ B signalling pathways [J]. Food and Agricultural Immunology, 2019, 30: 564-80.
- [6] Zhao Y, Kao C P, Liao C R, et al. Chemical compositions, chromatographic fingerprints and antioxidant activities of *Citri Exocarpium Rubrum* (Juhong) [J]. Chin Med, 2017, 12: 6.
- [7] Dong T, Park Y, Hwang I. Absciscic acid: biosynthesis, inactivation, homeostasis and signalling [J]. Essays Biochem, 2015, 58: 29-48.
- [8] 王鹏博, 杨茂林, 冯国军, 等. 低温胁迫下脱落酸对菜豆种子萌发的影响[J]. 2024: 15-21.
- [9] 郑钊, 杨颖增, 罗晓峰, 等. 植物激素 ABA 调控植物根系生长的研究进展[J]. 2019, 37: 690-8.
- [10] 陈静, 赵玉全, 黄锡金, 等. 外源脱落酸对甘蓝型油菜镉胁迫的生理响应及基因表达分析[J]. 2024, 25: 2107-21.
- [11] 韩素蒙, 农艳丰, 廖艳艳, 等. 外源脱落酸 (ABA) 对桑树抗旱生理及生长的影响[J]. 2024, 18: 86-90.
- [12] 甄梦缘, 王丽芝, 孙超. 脱落酸及其调控植物次生代谢产物生物合成的研究进展[J]. 2024, 43: 259-67.
- [13] 陈应娥, 梁巧兰. 植物脱落酸及其受体基因 PYL9 的作用研究进展[J]. 2024, 40: 1-11.
- [14] 郭景然, 娄永根. 脱落酸信号途径在调控植物抗虫反应中的作用与机理[J]. 2024, 51: 1259-67.
- [15] Saito S, Hirai N, Matsumoto C, et al. Arabidopsis CYP707As encode (+)-abscisic acid 8'-hydroxylase, a key enzyme in the oxidative catabolism of abscisic acid [J]. Plant Physiol, 2004, 134(4): 1439-49.
- [16] Umezawa T, Okamoto M, Kushihiro T, et al. CYP707A3, a major ABA 8'-hydroxylase involved in dehydration and rehydration response in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant J, 2006, 46(2): 171-82.
- [17] Okamoto M, Kuwahara A, Seo M, et al. CYP707A1 and CYP707A2, which encode abscisic acid 8'-hydroxylases, are indispensable for proper control of seed dormancy and germination in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiol, 2006, 141(1): 97-107.
- [18] Wang X, Jin B, Yan W, et al. Cucumber abscisic acid 8'-hydroxylase Csyf2 regulates yellow flesh by modulating carotenoid biosynthesis [J]. Plant Physiol, 2023, 193(2): 1001-15.
- [19] 金龙飞, 徐建国, 黄贝, 等. 柑橘脱落酸 8'-羟化酶基因 CsCYP707A 的鉴定及其表达分析[J]. 2025-06-04: 1-9.
- [20] Li Q, Chen P, Dai S, et al. PacCYP707A2 negatively regulates cherry fruit ripening while PacCYP707A1 mediates drought tolerance [J]. J Exp Bot. 2015 Jul;66(13):

- 3765-74.
- [21] 唐硕. 水稻氮素介导抽穗因子 Nhd1-ABA8'-羟化酶基因通路的发现和初步解析 [D], 2022.
- [22] 李军, 龙登凯, 周涛, 等. 太子参分解代谢关键酶 8'-羟化酶基因的克隆及生物信息学分析[J]. 2016, 41: 2397-403.
- [23] 康苗苗, 张冲, 庄瑞蓉, 等. 花生脱落酸 8'-羟化酶基因 AhCYP707A4 的克隆及表达分析[J]. 2016, 14: 812-8.
- [24] 叶树娥. 棉花脱落酸 8'-羟化酶基因的功能分析 [D], 2014.
- [25] Zheng W, Zhang W, Liu D, et al. Evolution-guided multiomics provide insights into the strengthening of bioactive flavone biosynthesis in medicinal pummelo [J]. Plant Biotechnol J, 2023, 21(8): 1577-89.
- [26] Chen C, Chen H, Zhang Y, et al. TBtools: An Integrative Toolkit Developed for Interactive Analyses of Big Biological Data [J]. Molecular Plant, 2020, 13(8): 1194-202.
- [27] Tamura K, Stecher G, Kumar S. MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 11 [J]. Mol Biol Evol, 2021, 38(7): 3022-7.
- [28] Kushiro T, Okamoto M, Nakabayashi K, et al. The Arabidopsis cytochrome P450 CYP707A encodes ABA 8'-hydroxylases: key enzymes in ABA catabolism [J]. Embo j, 2004, 23(7): 1647-56.
- [29] 龚丽丽, 余花, 杨杰, 等. 葡萄 CYP707A 基因家族的鉴定及对果实成熟的功能验证[J]. 2024, 40: 160-71.
- 版权声明:** ©2025 作者与开放获取期刊研究中心(OAJRC)所有。本文章按照知识共享署名许可条款发表。
<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>

**OPEN ACCESS**