



细胞色素P450基因在植物观赏和抗逆性状改良中的应用潜力

岳远征^{1,2}, 刘家伟^{1,2}, 王良桂^{1,2,*}

¹南京林业大学风景园林学院, 南京210037

²南京林业大学风景园林江苏省重点实验室, 南京210037

*通信作者(wlg@njfu.com.cn)

摘要: 超基因家族编码的细胞色素P450 (CYP450)单加氧酶, 是最早被归类为“超级家族”的酶类。研究表明CYP450分布在植物的各组织器官中, 具有非常广泛的催化活性, 参与了植物生命活动过程中的各种初级和次级代谢。植物中目前鉴定出的CYP450共分为11个家族簇、63个基因家族, 来自不同家族簇的CYP450成员分别在植物的各种生命活动中发挥着不同的功能作用。本文针对国内外有关植物CYP450的发现、结构特点以及功能表征等方面的研究进行了总结, 重点归纳了CYP450家族成员在植物花色改良、花香物质合成、观赏器官的生长发育、提升抗逆能力等方面发挥的功能作用, 以期为深入探究CYP-450在植物重要观赏器官生长发育和在植物面对逆境胁迫提升抗逆性过程中发挥的生理功能提供参考。

关键词: 细胞色素P450基因; 观赏特性; 抗逆能力; 性状改良

Potential applications of plant cytochrome P450 genes in plant ornamental and tolerance traits improvement

YUE Yuanzheng^{1,2}, LIU Jiawei^{1,2}, WANG Lianggui^{1,2,*}

¹School of Landscape Architecture, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

²Key Laboratory of Landscape Architecture of Jiangsu Province, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

*Corresponding author (wlg@njfu.com.cn)

Abstract: The cytochrome P450 (CYP450) monooxygenases are encoded by a complex gene superfamily. This family was the first group of enzymes classified as a “super family”. Previous studies have shown that CYP450 enzymes with a broad range of catalytic activities are distributed in all life domains and participate in various secondary metabolic processes of plants. At present, the CYP450 genes identified in plants are divided into 11 clans and 63 gene families. The CYP450 members from different clans play different roles in various biological processes of plants. This paper summarizes the research advances on the discoveries, structural characteristics and functional characterization of plant CYP450s. We focused on the biological functions played by CYP450 family members in plant floral color improvement, the aroma synthesis, growth and development of ornamental organs, and improvement of stress tolerance. This review is expected to provide a reference for further exploration of physiological functions of CYP450s in the growth and development of important ornamental organs of plants and in the process of improving the tolerance of plants to stress.

Key words: cytochrome P450 genes; ornamental characteristics; stress tolerance; traits improvement

收稿 2023-02-25 修定 2023-10-08

资助 国家自然科学基金(32071828)和江苏高校优势学科建设工程资助项目(PAPD)。

由超基因家族编码的单加氧酶细胞色素P450 (CYP450)是首个被归类为“超级家族”的酶类(Ne-bert等1989)。该酶最早是在小鼠的肝微粒体中被发现和命名,随后陆续在植物、真菌、细菌乃至病毒中被发现,研究表明除了大肠杆菌外几乎所有的原核和真核生物中都存在CYP450 (Lamb等2009)。作为植物中最大的酶蛋白家族, CYP450在植物的各个器官包括根、茎、叶、花、果实、种子、甚至休眠的鳞茎中都有分布。这些基因大多定位在植物的分泌途径,通常与内质网、质体、线粒体、高尔基体、液泡等细胞器膜系统结合在一起(Toda等2012)。值得注意的是,这些CYP450分布在植物生命进化过程中的各个分支。它们具有非常广泛的催化活性,参与了植物活动过程中的很多初级和次级代谢过程。随着高通量测序技术的发展,已经在越来越多的植物中对CYP450基因家族进行了系统的成员鉴定和深入的功能探究。目前CYP450家族成员在参与植物次生代谢产物合成、维持细胞内源激素平衡和增强植株抗性等方面的研究已经比较深入(Banerjee和Hamberger 2018),对CYP450家族成员参与外源物质(如除草剂)代谢相关的研究也均有报道(Höfer等2014)。近年来,对植物中CYP450基因的研究愈发深入,针对CYP450基因在植物观赏性状形成和抗逆能力提升等方面的功能挖掘也取得了诸多进展,因此,本文对CYP450家族的结构特点和分类命名进行了总结概括,重点综述了CYP450在植物观赏性状、抗逆性状改良中发挥的功能作用,为进一步探究该基因家族的功能和促进植物性状改良提供参考。

1 CYP450蛋白的结构特点

CYP450蛋白一般包含500个左右的氨基酸,空间结构呈倒三角形,囊括12个 α 螺旋和4个反平行的 β 折叠(Barnaba和Ramamoorthy 2018),保守的核心区域由4个螺旋束(D、E、I和L)、2个螺旋(J与K)组成,具有3个高度保守的残基:血红素结合域(FXX-GXRXCXG)、EXXR残序和传递通道残基(PERF)。其中位于L螺旋上的血红素结合域是判断蛋白是否属于CYP450家族的关键结构域,在血红素结构域中极为保守的半胱氨酸残基能够与血红素5-C结

合,使得CYP450与CO结合蛋白在450 nm呈现最高吸光度, CYP450因此而得名。EXXR残序位于K螺旋上,其中的谷氨酸与传递通道残基(PERF)上的精氨酸在构象上形成了E-R-R的三联体结构,这种结构的盐桥效应保障了半胱氨酸残基同血红素5-C结合的稳定(Šrejber等2018)。因其结构上的高度保守,所有的CYP450均呈现相似的折叠结构,但由于CYP450对于底物的识别位点缺乏保守性,使得不同CYP450间的同源性甚至可以低至16% (Werck-Reichhart和Feyereisen 2000),且底物相差较大,致使不同的CYP450往往参与了各种不同的催化反应。

2 CYP450蛋白家族成员的鉴定

保守的血红素结合域是决定基因是否属于CYP450家族的关键,而编码氨基酸序列的相似性与系统进化关系则是对CYP450进行进一步分类和命名的依据:氨基酸序列相似性高于55%的CYP-450属于同一个亚家族;氨基酸序列相似度处于40%~55%之间的CYP450属于同一基因家族下不同的亚家族;氨基酸序列相似度小于40%,则这两个蛋白属于不同的家族。依据这一分类标准,植物中目前已经发现的CYP450被划分为11个家族簇,包括7个单家族簇(CYP51、CYP74、CYP97、CYP-710、CYP711、CYP727、CYP746)和4个多家族簇(CYP71、CYP72、CYP85、CYP86) (Nelson和Werck-Reichhart 2011)。这11个家族簇又可以划分为63个基因家族(表1)。目前在水稻(*Oryza sativa*)、拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、西红柿(*Solanum lycopersicum*)、杨树(*Populus trichocarpa*)、桂花(*Osmanthus fragrans*)等各种植物中都已经对CYP450基因家族在全基因组层面进行了系统的鉴定和分析(表2)。大多数植物中CYP450家族成员数目在100~300范围内,不同植物中CYP450基因家族的成员的具体数目则差别较大,在榴莲(*Durio zibethinus*)中鉴定出的CYP450基因家族成员数目最多,达到355个;而在棉花(*Gossypium hirsutum*)中则数目最少,仅鉴定出了79个成员(Yang等2019)。此外,不同家族簇的CYP450家族成员数目差异较大,但各植物中均是CYP71家族簇的成员最多,高等植物中所有的CYP450成员有一半以上属于CYP71家族

表1 植物CYP450家族分类总结

Table 1 Summary on classification of the CYP450s families in plants

家族簇	家族成员数量	家族名称
CYP51	1	CYP51
CYP74	1	CYP74
CYP97	1	CYP97
CYP710	1	CYP710
CYP711	1	CYP711
CYP727	1	CYP727
CYP746	1	CYP746
CYP71	26	CYP71、CYP73、CYP75、CYP76、CYP77、CYP78、CYP79、CYP80、CYP81、CYP82、CYP83、CYP84、CYP89、CYP92、CYP93、CYP98、CYP99、CYP701、CYP703、CYP705、CYP706、CYP712、CYP719、CYP723、CYP726、CYP736
CYP72	8	CYP72、CYP709、CYP714、CYP715、CYP721、CYP734、CYP735、CYP749
CYP85	15	CYP85、CYP87、CYP88、CYP90、CYP702、CYP707、CYP708、CYP716、CYP718、CYP720、CYP724、CYP725、CYP728、CYP729、CYP733
CYP86	7	CYP86、CYP94、CYP96、CYP704、CYP730、CYP731、CYP732

表2 不同植物中CYP450家族成员的数量

Table 2 The numbers of CYP450 family members in different plants

植物名称	拉丁学名	名称	数量	参考文献
拟南芥	<i>Arabidopsis thaliana</i>	<i>AtCYP</i>	264	Paquette等2000
蒺藜苜蓿	<i>Medicago truncatula</i>	<i>MtCYP</i>	151	Li等2007
桑树	<i>Morus notabilis</i>	<i>MnCYP</i>	174	Ma等2014
水稻	<i>Oryza sativa</i>	<i>OsCYP</i>	326	Wei和Chen 2018
苦荞麦	<i>Fagopyrum tataricum</i>	<i>FtCYP</i>	285	Sun等2020
葡萄	<i>Vitis vinifera</i>	<i>VvCYP</i>	236	Jiu等2020
白菜	<i>Brassica rapa</i>	<i>BrCYP</i>	258	Zhang等2021
番木瓜	<i>Carica papaya</i>	<i>CpCYP</i>	142	Nelson等2008
杨树	<i>Populus trichocarpa</i>	<i>PtCYP</i>	310	Nelson等2008
桂花	<i>Osmanthus fragrans</i>	<i>OfCYP</i>	276	Liu等2022
甘蓝	<i>Brassica oleracea</i>	<i>BoCYP</i>	279	Ji等2021
榴莲	<i>Durio zibethinus</i>	<i>DzCYP</i>	355	Suntichaikamolkul等2021
黄瓜	<i>Cucumis sativus</i>	<i>CsCYP</i>	165	Li等2021
番茄	<i>Solanum lycopersicum</i>	<i>SlCYP</i>	233	Vasav和Barvkar 2019
棉花	<i>Gossypium hirsutum</i>	<i>GhCYP</i>	79	Yang等2019

簇(Nelson和Werck-Reichhart 2011)。

3 CYP450家族的分类及功能概述

CYP450的11个家族簇中,单家族簇编码的酶

通常高度保守,在植物中发挥基础的生物学功能。直系同源的CYP51、CYP97、CYP710、CYP711、CYP746 5个单家族簇在进化关系上相对古老和保守,绿藻中都有其家族簇成员的存在(Nelson和

Werck-Reichhart 2011)。CYP51和CYP710是甾醇(细胞半透膜的重要组成物质)生物合成过程中成对发挥作用的酶,其功能在真菌、植物和动物中均高度保守(Lepesheva等2003)。CYP51H亚家族成员在燕麦属(*Avena* spp.)中被表征参与了一种抗菌三萜糖苷的合成,这是目前CYP51家族簇中唯一功能偏离了甾醇生物合成的亚家族(Geisler等2013)。CYP97编码一种质体酶,参与催化 α -和 β -胡萝卜素的环羟基化,在植物的光捕获系统中发挥重要作用(Kim等2009)。CYP74是非典型的CYP450酶,其成员参与催化脂肪酸氢过氧化物的重排,以形成具有抗菌或信号功能的化合物(Hughes等2009)。由于成员较少,CYP711、CYP727和CYP746家族簇的功能尚未完全解析。多家族簇中CYP71、CYP72和CYP85家族簇成员扩张迅速,功能复杂多样,CYP86家族簇则相对保守,仅包含了4个家族(CYP86、CYP94、CYP96、CYP704),绝大多数作用于脂肪酸的CYP450都属于CYP86家族簇(Pinot和Beisson 2011)。CYP72与多种疏水性化合物(包括脂肪酸和类异戊二烯)的代谢、激素(类油菜素和赤霉素)的分解代谢以及细胞分裂素的生物合成有关。CYP85参与维管植物中信号分子的合成和分解代谢相关,其中有些家族(CYP85、CYP90等)的成员参与了油菜素甾醇等中大型类异戊二烯的代谢(Schuler 2015)。CYP71家族簇成员最多,因此功能非常丰富,例如芳香族和脂族氨基酸衍生物(苯丙类、吲哚类衍生物、硫代葡萄糖苷、氰基葡萄糖苷等)、萜烯类挥发物(单萜、倍半萜和一些三萜衍生物等)、生物碱、脂肪酸、激素前体,包括赤霉素等的代谢过程中都有CYP71家族簇成员的参与。

4 CYP450对植物观赏性状的影响

4.1 CYP450基因对植物花色的影响

具有新奇花色的观赏植物往往有较高的经济应用价值,随着基因工程技术的发展,人们对花色素代谢途径的认识逐步深入,已经通过分子育种的方法成功获得了一些改良花色的植物新品种。类黄酮、类胡萝卜素和生物碱色素是植物花色组成中主要的三类色素,花青素(花青苷的发色团和

前体)是类黄酮家族中主要的呈色物质,花青素B环上羟基的数量影响着花青苷的显色,而花青素的羟基化由类黄酮3',5'-羟化酶(flavonoid 3',5'-hydroxylase, F3'5'H)和类黄酮3'-羟基化酶(flavonoid 3'-hydroxylase, F3'H)决定,其中F3'5'H隶属于CYP75A亚家族,F3'H隶属于CYP75B亚家族(Tanaka和Brugliera 2013)。通过确定B环上的羟基数量和催化黄酮的生物合成,CYP450在黄酮类化合物和花青苷这两种主要花卉色素的生物合成中发挥着关键作用(Tanaka 2006)。在缺乏F3'5'H和F3'H活性的淡粉色矮牵牛(*Petunia hybrida*)中过表达矮牵牛的F3'5'H可以促进其花瓣中基于飞燕碱花色苷含量的升高,使转基因植株的花瓣呈现红紫色(Holton等1993)。而当矮牵牛中F3'5'H基因受到抑制时,其花色也会相应的由紫色变为粉色(Shimada等1999)。

除了转化本源物种,国内外对于外源转化F3'5'H基因展开了大量的研究,如将三色堇(*Viola* sp. 'Black Pansy')的F3'5'H基因在杂交月季(*Rosa hybrida*)和菊花(*Chrysanthemum morifolium*)中异源表达(Brugliera等2013; Tanaka和Brugliera 2013),将洋桔梗(*Eustoma grandiflorum*)和风铃草(*Campanula medium*)的F3'5'H基因在烟草中过表达(Okinaka等2003),将蝴蝶兰(*Phalaenopsis hybrid*)的F3'5'H基因稳定转入矮牵牛中,瞬时转入东方百合'Sorbonne'的花被片中(Qi等2013)。在上述研究中F3'5'H基因的异源表达促进了转基因植株中飞燕草素及相关衍生物的合成,使转基因植株的花色加深,呈现出偏向蓝色或紫色的花朵。此外,蝴蝶兰中的CYP78A2的过表达可以促进转基因花瓣中花青素含量的增长,进而修饰植物花色(Su和Hsu 2010)。而来自CYP93B家族的黄酮合酶II(flavone synthase II, FNSII)和来自CYP73家族的肉桂酸-4-羟化酶(cinnamate-4-hydroxylase, C4H)催化黄酮类化合物的生物合成,不仅可以修饰花色,同时在植物与微生物的相互作用中也发挥了重要作用(Tanaka和Brugliera 2013)。

4.2 CYP450基因对植物花香的影响

花香是评价植物观赏性状的重要指标之一,花香的挥发物质主要是由植物花朵中释放出的萜类、苯类、脂肪酸衍生物等分子量低、挥发性强

的芳香物质组成的复杂混合物。以柠檬烯、月桂烯、薄荷醇、芳樟醇等为代表的单萜类物质是花香中最常见的单一化合物(Knudsen等2006), 这些植物次生代谢产物结构非常多样, 大多数催化这些代谢物骨架结构重排和修饰反应的修饰酶都是CYP450酶。迄今为止, 萜类合成代谢相关的大部分CYP450基因都属于CYP71家族簇, CYP71家族中的许多成员被证明参与了单萜的生物合成。植物中发现的第一个CYP450基因CYP71A1就参与了单萜橙花醇和香叶醇的羟基化代谢过程(Hallahan等1992)。CYP71A和CYP71D亚家族的基因通常是与单萜或倍半萜的代谢有关。异源表达薄荷(*Mentha canadensis*)油腺中发现的CYP71A32表明其参与了薄荷呋喃的生物合成(Mizutani和Sato 2011), 而薄荷中3个CYP71D亚家族的成员(CYP71D13、CYP71D15和CYP71D18)则被表征参与了柠檬烯的羟基化和后续的氧化反应, 分别生成了薄荷醇和香芹酮等香气化合物(Schalk和Croteau 2000)。

无环单萜醇芳樟醇是很多植物花香重要的组成成分, 通过萜烯合成酶(terpene synthase, TPS)生成, 并被CYP450进一步氧化代谢, 形成一系列氧化衍生物。拟南芥中的CYP71B31和CYP76C3, 在花瓣中优势表达, 二者以(3S)-和(3R)-芳樟醇为底物, 催化芳樟醇的羟基化和氧化代谢, 生成了5-羟基芳樟醇、8-羟基芳樟醇、8-氧代芳樟醇和9-羟基芳樟醇等各种多样化的芳樟醇代谢产物(Ginglinger等2013)。CYP76家族的大多数成员都参与了含氧单萜醇衍生物的合成过程, 催化芳樟醇、香叶醇和其他单萜醇的级联氧化(Hansen等2021)。如拟南芥中的CYP76C1、CYP76C2和CYP76C4, 葡萄(*Vitis vinifera*)中的VvCYP76F14都被证明参与了芳樟醇的氧化代谢(Boachon等2015), 其中来自拟南芥的CYP76C4同时参与了香叶醇的代谢过程, 这与长春花(*Catharanthus roseus*)中发现的CYP76B6基因和川西獐芽菜(*Swertia mussotii*)中的CYP76B10基因的功能一致(Höfer等2013; Wang等2010)。本课题组前期的研究中发现, 桂花CYP94家族的OqCYP142在烟草中的超量表达促进了转基因烟草花朵中芳樟醇、石竹烯氧化物等香气物质含量的上升, 其在香气挥发性化合物合成方面潜在的作用

机制有待进一步的研究(Liu等2022)。上述的这些研究表明, CYP450家族的很多成员, 尤其是CYP71家族簇中的成员广泛地参与了植物各类初生、次生代谢过程, 是香叶醇、薄荷醇、芳樟醇及其衍生物等香气萜类物质合成代谢途径中的关键酶, 在促进植物花香成分合成、改良花香表型方面有着广阔的应用前景。

4.3 CYP450基因对植物花、叶形态的影响

植物花与叶片的形状、大小、对称性等形态特征是植物重要的观赏特性。花、叶器官大小形态的生长形成主要经历了细胞增殖增长和细胞扩张增长的过程。细胞增殖增长阶段, AP2结构域转录因子(ANT)和TCP蛋白通过维持细胞增殖能力促进器官生长(Mizukami和Fischer 2000), 随后CYP450 ROTUDIFOLIA3 (ROT3/CYP90C1)参与油菜素甾醇的生物合成进而刺激细胞的扩张(尤其是纵向的伸长扩张)增长(Sugimoto-Shirasu等2005), 促进植物花、叶的伸长。油菜素甾醇作为植物重要的生长调节剂参与了植物发芽、细胞伸长、维管元件分化、光形态发生等各种形态发育的过程, 除了CYP90C1控制油菜素甾醇的生物合成外, CYP90D1也被证明能够在黑暗条件下控制油菜素甾醇的生物合成, 促进了拟南芥叶片的伸长(Kim等2005)。尽管与拟南芥中油菜素甾醇信号传导的途径不同, 卷柏(*Selaginella moellendorffii*)中的油菜素甾醇也能够促进卷柏嫩叶和幼芽的伸长生长, CYP90E2和CYP90F1是卷柏中鉴定出的控制油菜素甾醇生物合成的基因(Cheon等2013)。

不同的植物激素也影响着植物器官的形态形成, 例如细胞分裂素主要刺激细胞增殖, 而生长素和油菜素则促进细胞增殖和扩张。拟南芥中编码CYP78A5的KLUH (KLU)及其同源基因CYP78A7可以促进产生一种不同于传统植物激素的生长刺激信号, 防止增殖停滞, 促进花、叶的生长。此外CYP78A5还参与了角质层的生物合成、角质层蜡的积累以及增强植物的非生物胁迫抗性(Kajino等2022)。角质层是花、叶、果实等植物器官重要的表皮结构, 角质层形成过程中脂肪酸的氧化过程主要由CYP450完成。CYP86A亚家族的3个成员(CYP86A2、CYP86A4、CYP86A8)都参与了角质的

合成过程(Hu等2009), 拟南芥中 *CYP86A4* 和 *CYP77A6* 共同参与链中碳的羟基化, 产生了大量具有中链羟基的多羟基脂肪酸, 在开花前的花瓣角质形成过程中发挥了关键作用, *CYP77A6* 的突变体中由于缺少角质层和表面的纳米脊结构, 花瓣的形状也发生了显著的变化(Li-Beisson等2009)。

4.4 CYP450基因对植物整体株形的影响

植物的株形主要受植株高度和分蘖分枝等因素的影响, 对于观赏植物而言, 株形不仅是重要的观赏性状, 同时也对植株的经济价值起到决定性作用。影响植株整体株形的遗传调控机理较为复杂, 生长素(indole-3-acetic acid, IAA)、赤霉素(gibberellin, GA)等植物激素在其中发挥了重要的作用。拟南芥中的 *CYP79B2* 和 *CYP79B3* 能够催化色氨酸(tryptophan, Trp)合成生长素的前体物质吲哚乙醛肟, 是植物体内生长素合成的关键酶。过表达 *CYP79B2* 的转基因拟南芥中生长素的含量大幅提升, 同时产生了植株矮化、不育等生长素大量积累对应的植株表型(Zhao等2002)。赤霉素是一种二萜类激素, 能够促进植物茎的伸长, 在拟南芥和水稻中, *CYP714* 家族成员通过催化赤霉素的代谢调节植物的生长发育。*CYP714A1* 或 *CYP714A2* 过表达的拟南芥植株呈现出显著的矮化表型, 而 *CYP714A1* 和 *CYP714A2* 双敲除的植株中 GA_4 的含量提高, 表现出了植株增高和早花的表型(Zhang等2011)。水稻中的 *CYP714D1* 可以促进非13-羟基化的赤霉素(GA_4 、 GA_9 和 GA_{12})代谢。杨树 *PtCYP714A3* 基因在水稻中的异源表达产生了半矮化的表型, 促进了转基因水稻的分蘖并使种子变小(Wang等2016)。

5 CYP450对植物抗逆性状的影响

5.1 CYP450基因对植物抗旱能力的影响

为实现植物推广和高效生产, 提升植株抗逆能力始终是改良植物品质的重要内容。通过参与激素的信号转导过程和一些次生代谢产物的生物合成, CYP450在提升植物抗性方面发挥了重要的作用。植物激素脱落酸(abscisic acid, ABA)和植物对逆境胁迫的响应密切相关, 能够激活多个胁迫响应的基因, 在受到干旱胁迫时, 植物通过 *CYP707* 编码的ABA 8'-羟化酶(ABA 8'-hydroxylase)催

化ABA的分解代谢进而调节植物的生理反应, 影响植株抵御干旱胁迫的能力。例如玉米(*Zea mays*)中的 *CYP707A* (*ABA8Ox*)和拟南芥中的 *CYP707A1* 和 *CYP707A2* 均在植株受到干旱胁迫时表达上调(Li和Wei 2020), *CYP707A1* 和 *CYP707A2* 基因还在耐旱能力极强的小叶杨(*Populus simonii*)中同样存在, 且也在干旱条件下表达显著上调(Chen等2013)。次生代谢产物黄酮类化合物因其具有高抗氧化活性, 有助于消除植物受干旱胁迫所产生的活性氧, 在植物提升抗旱能力方面发挥了重要的作用。柑橘(*Citrus sinensis*)中的基因 *CsCYP75B1* 受干旱胁迫的显著诱导, 在过表达了 *CsCYP75B1* 的转基因拟南芥中活性氧含量低于野生型植株, 抗氧化类黄酮的含量和抗氧化酶活性显著上升, 增强了转基因植株对干旱胁迫的抗性(Rao等2020)。此外, *CYP96A8* 参与木质素的生物合成, 前文提到过的 *CYP86A* 亚家族的3个成员参与角质的生物合成, 影响植物角质膜的厚度和透水性, 这些也都与植株响应干旱胁迫的功能密切相关(Hu等2009)。

5.2 CYP450基因对植物抗寒能力的影响

低温是常见的非生物胁迫类型之一, 长时间的低温环境通常会影响植物的呼吸和光合作用, 产生大量活性氧导致氧化损伤, 使植物生长受到抑制, 发育迟缓, 甚至造成不可逆的植株受损(Sanghera等2011)。多年生黑麦草(*Lolium perenne*)和高羊茅(*Festuca arundinacea*)都具备较强的抗寒能力, 基于低温胁迫处理多年生黑麦草和高羊茅的转录组数据分析表明2种植物中一些来自 *CYP71* 和 *CYP99* 家族的成员参与了苯丙氨酸和油菜素甾醇的合成与代谢过程, 对冷胁迫表现出了较强的应激响应(Tao等2017)。面对持续的冷胁迫, 高粱(*Sorghum bicolor*)中同样属于 *CYP99* 家族成员的 *CYP99A1* 基因表达显著上调, 拟南芥中参与类黄酮代谢的 *CYP83A1* 基因表达上调了2~4倍, 均表现出对冷胁迫的响应(Chopra等2015)。此外, 前文中提到的ABA 8'-羟化酶(*CYP707*)催化ABA的分解代谢, 在植物对冷胁迫的应答过程中也发挥了关键的作用。

5.3 CYP450基因对植物抗盐能力的影响

盐胁迫对植物生长发育的影响可以分为促进

和抑制2种作用,但自然界中大多数植物都属于盐敏感抑制型,长时间的盐胁迫会导致植株生长受到抑制,叶片枯萎缩小,根系生长迟滞,生物量的积累受到抑制。在面对盐分胁迫时,植物通常会通过渗透调节机制减少体内的盐离子聚集,通过活性氧清除机制保护细胞膜的结构稳定,结合这两种机制以适应胁迫环境,增强对盐分的耐受性(Zhang等2016)。CYP450主要是通过促进植物体内活性氧清除和催化ABA的代谢(如CYP707)影响植株的抗盐能力。小麦(*Triticum aestivum*)中5个CYP81D亚家族的成员组成了一个基因簇,敲除这一基因簇导致了小麦抗盐能力的下降,而在小麦中组成型的过表达基因簇中响应盐胁迫的*TaCYP81D5*基因则促进了植株对活性氧的清除,增强了小麦在幼苗和生殖阶段的耐盐性(Wang等2020)。拟南芥中*AtCYP81D8*基因被用作活性氧应激反应的标记基因,*AtCYP709B3*基因响应盐胁迫诱导,能够增强拟南芥的耐盐性(Mao等2013)。盐胁迫下的刺槐(*Robinia pseudoacacia*)中也有CYP709家族成员响应胁迫,表达量显著上调(Xu等2015)。此外,水稻中CYP94家族的成员*CYP94C2b*通过促进茉莉酸及茉莉酸异亮氨酸复合物的分解代谢增强了水稻的抗盐能力(Kurotani等2015)。

5.4 CYP450基因对植物抗重金属能力的影响

锌(Zn)、铜(Cu)、钴(Co)、镍(Ni)等金属元素是植物生长发育过程中所需的重要微量元素,而当土壤中这些密度大于 $4.5\text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$ 的金属元素含量过高时,则造成了土壤的重金属污染,破坏植物正常的生理结构,导致植物理化特性紊乱。CYP-450酶与谷胱甘肽S转移酶(glutathione-S-transferase, GST)共同参与镉的代谢,响应重金属胁迫的机制广泛存在于动植物的体内,例如水稻中的*CYP99A1*就受镉胁迫的显著诱导,表达量极显著上调(Ogawa等2009)。*CYP88A*基因(*KAOL1*)参与赤霉素的生物合成,在耐铝(Al)毒性品种的小麦中表达量显著上调(Guo等2007),*CYP81D8*也可能参与了铝的代谢过程,其在拟南芥应对铝胁迫的响应过程中表达上调了4倍(Goodwin和Sutter 2009)。上述的这些研究表明一些CYP450基因的表达水平受重金属胁迫的显著诱导,在提升植物相应抗性方面可能

发挥了重要的功能作用,但针对CYP450基因参与增强植物抗重金属胁迫能力的功能作用和调控机制,目前尚未得到完整的解析,仍需进一步的实验验证。

5.5 CYP450基因对植物抗生物胁迫能力的影响

自然条件下生长的植物常常会面临病原体(包括真菌、病毒、细菌等)、食草动物和害虫等的侵袭,这类因虫害、杂草、疾病等导致植物生长状态紊乱、种子质量下降、根系腐烂、作物产量降低,甚至植株死亡的胁迫被称作生物胁迫。植物受到的病害胁迫大多源于细菌、真菌的感染,CYP82家族的很多成员被报道参与了植物抵抗病原体胁迫的过程。如棉花中*GhCYP82D*基因通过硬脂酸信号通路调控了系统性的细胞死亡,并通过控制茉莉酸的合成代谢负调控棉花对大丽轮枝菌的抗病能力(Sun等2014);大豆(*Glycine max*)中的*GmCYP82A3*基因在各抗性株系中表达水平始终很高,在烟草过表达*GmCYP82A3*基因增强了转基因植株对灰霉病和寄生疫霉的抗性(Yan等2016);拟南芥中的*AtCYP82C2*基因能够促进茉莉酸诱导防御相关基因的表达,并增强植株对灰霉病的抗性(Liu等2010)。CYP82家族的*CsCYP82D47*、*GhCYP82L1*、*AtCYP82G1*则是通过参与挥发性萜类物质的合成,吸引食草昆虫的天敌,以抑制害虫种群增长,实现对虫害的间接防御(Jing等2021)。黄连(*Coptis japonica*)中的CYP719家族成员催化合成能够保护植物免受虫害的生物碱;杨树中的*CYP79D6*和*CYP79D7*诱导产生植物毒素,对食草动物和昆虫起到直接防御作用(Pandian等2020)。CYP720B亚家族的成员在针叶树种中参与多种二萜类物质的氧化代谢,如云杉(*Picea sitchensis*)中的*CYP720B4*对24种不同的二萜底物具有氧化活性,催化树脂酸生物合成中的多个氧化步骤,在松柏类针叶树对害虫的防御反应中发挥了关键作用(Hamberger等2011)。

6 总结与展望

作为植物中最大的酶蛋白家族,CYP450家族成员功能丰富,在植物各类观赏性状和抗逆性状的改良中均有相关的CYP450酶发挥作用。例如属

于CYP75家族的F3'5'H和F3'H是合成飞燕草素、形成蓝色花色的关键酶, 在各种切花蓝色花的种质遗传改良方面发挥了重要的作用; CYP71、CYP76等家族的成员广泛地参与了植物各类香气物质的代谢过程, 是挥发性萜类物质合成代谢途径中的关键酶, 而以芳樟醇、香叶醇等为代表的各类挥发性萜类物质不仅是植物花香的重要组成部分, 同时也是植物抵抗昆虫侵蚀的重要的防御拮抗剂(Junker等2011)。因此参与植物香气物质代谢的CYP71、CYP76等家族成员在改良植株花香性状的同时具有提升植株生物胁迫抗性的潜力。CYP86A亚家族的成员参与角质的合成, 不仅影响了植物花、叶的形态, 同时通过对角质膜的调节影响了植株对于干旱胁迫的抵抗能力。CYP71、CYP707等家族的成员参与脱落酸、油菜素甾醇等植物激素的合成代谢过程, 在植物的生长发育中发挥重要的调控作用, 不仅影响了植株的观赏性状, 同时与提升植物抗逆能力密切相关。本文针对参与植物各种性状改良的CYP450基因家族进行了归纳总结(图1), 对利用CYP450家族的基因资源进行植物

性状改良提供了参考。

目前, 在很多植物中都已经对CYP450基因家族在全基因组层面进行了成员鉴定, 针对其参与植物次生代谢产物合成、维持细胞内源激素平衡和增强植株抗性等方面的研究也愈发深入, 在利用CYP450酶改变植物花香、花色等观赏性状, 提升抗盐、抗旱等抗逆能力方面已经展现出了高度的利用价值和广阔的应用前景。而在提升抗寒能力、抗重金属胁迫和结合激素代谢诱导植物防御等方面的研究中仅筛选鉴定出了一些响应胁迫诱导或是与提升抗性功能相关的CYP450基因, 仍缺乏进一步的功能表征和更深层次的机制探究。随着分子生物学和遗传学的不断深入发展, 越来越多CYP450家族的成员被发掘报道, 其在改良植物观赏性状, 提升植物抗逆能力等方面也发挥了愈发重要的关键作用。但当前针对CYP450基因的研究大多聚焦于单一的功能, 而一些CYP450成员具备双重甚至多重的功能作用, 例如: CYP82A3能够提升大豆的抗盐和抗旱能力, 而其在烟草中的过表达则增强了转基因植株对对灰霉病和寄生疫霉

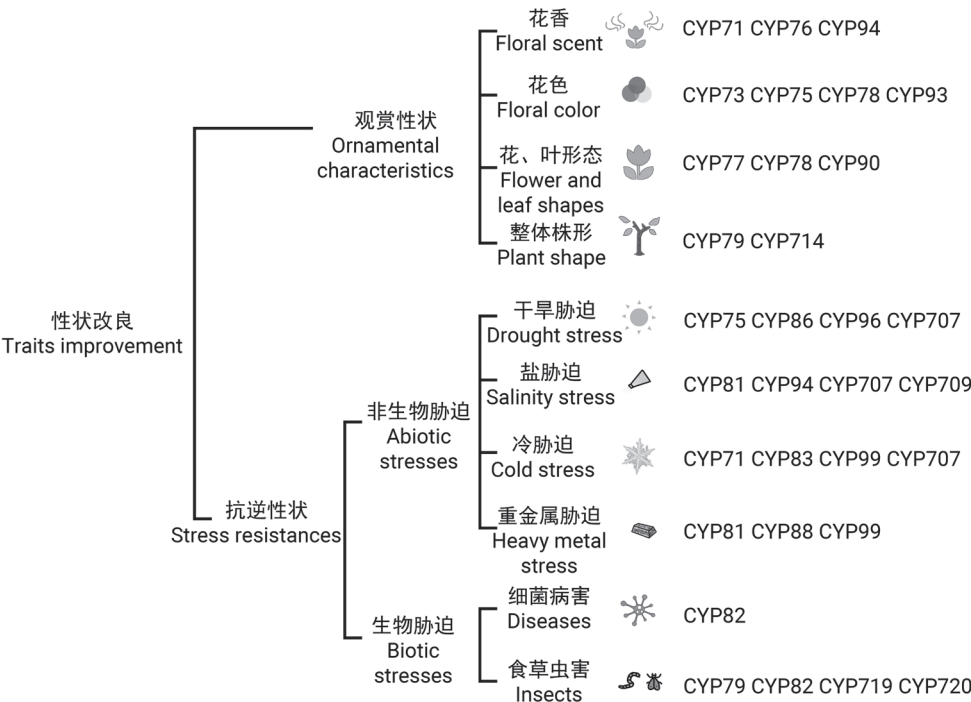


图1 参与植物性状改良的CYP450基因家族
Fig. 1 CYP450 gene families involved in plant traits improvement

的抗性(Yan等2016); 桂花中CYP94家族的*OfC-YP142*不仅参与了花香物质的合成, 同时响应了盐胁迫和冷胁迫的诱导(Liu等2022); 高粱中*CYP99A1*受冷胁迫的诱导, 而在水稻中*CYP99A1*则被报道响应了重金属镉的胁迫(Ogawa等2009)。这类能够发挥多重功能作用, 参与植物多种生命活动过程的CYP450成员, 分布在各CYP450基因家族中, 期待后续的研究能够充分挖掘这类基因在植物性状改良方面发挥的多重作用, 以期对植物性状改良提供更优质的基因资源。

参考文献(References)

- Banerjee A, Hamberger B (2018). P450s controlling metabolic bifurcations in plant terpene specialized metabolism. *Phytochem Rev*, 17: 81–111
- Barnaba C, Ramamoorthy A (2018). Picturing the membrane-assisted choreography of cytochrome P450 with lipid nanodiscs. *Chemphyschem*, 19 (20): 2603–2613
- Boachon B, Junker RR, Miesch L, et al (2015). CYP76C1 (Cytochrome P450)-mediated linalool metabolism and the formation of volatile and soluble linalool oxides in *Arabidopsis* flowers: a strategy for defense against floral antagonists. *Plant Cell*, 27 (10): 2972–2990
- Brugliera F, Tao GQ, Tems U, et al (2013). Violet/blue chrysanthemums—metabolic engineering of the anthocyanin biosynthetic pathway results in novel petal colors. *Plant Cell Physiol*, 54 (10): 1696–1710
- Chen J, Song Y, Zhang H, et al (2013). Genome-wide analysis of gene expression in response to drought stress in *Populus simonii*. *Plant Mol Biol Rep*, 31: 946–962
- Cheon J, Fujioka S, Dilkes BP, et al (2013). Brassinosteroids regulate plant growth through distinct signaling pathways in *Selaginella* and *Arabidopsis*. *PLOS One*, 8 (12): e81938
- Chopra R, Burow G, Hayes C, et al (2015). Transcriptome profiling and validation of gene based single nucleotide polymorphisms (SNPs) in sorghum genotypes with contrasting responses to cold stress. *BMC Genomics*, 16 (1): 1040
- Geisler K, Hughes RK, Sainsbury F, et al (2013). Biochemical analysis of a multifunctional cytochrome P450 (CYP51) enzyme required for synthesis of antimicrobial triterpenes in plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 110 (35): E3360–E3367
- Ginglinger JF, Boachon B, Höfer R, et al (2013). Gene co-expression analysis reveals complex metabolism of the monoterpene alcohol linalool in *Arabidopsis* flowers. *Plant Cell*, 25 (11): 4640–4657
- Goodwin SB, Sutter TR (2009). Microarray analysis of *Arabidopsis* genome response to aluminum stress. *Biol Plant*, 53: 85–99
- Guo P, Bai G, Carver B, et al (2007). Transcriptional analysis between two wheat near-isogenic lines contrasting in aluminum tolerance under aluminum stress. *Mol Genet Genomics*, 277: 1–12
- Hallahan DL, Nugent JH, Hallahan BJ, et al (1992). Interactions of avocado (*Persea americana*) cytochrome P-450 with monoterpenoids. *Plant Physiol*, 98 (4): 1290–1297
- Hamberger B, Ohnishi T, Hamberger B, et al (2011). Evolution of diterpene metabolism: sitka spruce CYP720B4 catalyzes multiple oxidations in resin acid biosynthesis of conifer defense against insects. *Plant Physiol*, 157 (4): 1677–1695
- Hansen CC, Nelson DR, Møller BL, et al (2021). Plant cytochrome P450 plasticity and evolution. *Mol Plant*, 14 (8): 1244–1265
- Höfer R, Boachon B, Renault H, et al (2014). Dual function of the cytochrome P450 CYP76 family from *Arabidopsis thaliana* in the metabolism of monoterpenols and phenylurea herbicides. *Plant Physiol*, 166 (3): 1149–1161
- Höfer R, Dong L, André F, et al (2013). Geraniol hydroxylase and hydroxygeraniol oxidase activities of the CYP76 family of cytochrome P450 enzymes and potential for engineering the early steps of the (seco) iridoid pathway. *Metab Eng*, 20: 221–232
- Holton TA, Brugliera F, Lester DR, et al (1993). Cloning and expression of cytochrome P450 genes controlling flower colour. *Nature*, 366 (6452): 276–279
- Hu Y, Li WC, Xu Y, et al (2009). Differential expression of candidate genes for lignin biosynthesis under drought stress in maize leaves. *J Appl Genet*, 50: 213–223
- Hughes RK, Dedomenico S, Santino A (2009). Plant cytochrome CYP74 family: biochemical features, endocellular localisation, activation mechanism in plant defence and improvements for industrial applications. *Chembiochem*, 10 (7): 1122–1133
- Ji J, Cao W, Yang L, et al (2021). Genome-wide analysis of cabbage cytochrome P450 genes and characterization of *BoCYP704B1*, a gene responsible for cabbage anther development. *Sci Hortic*, 283: 110096
- Jing T, Du W, Gao T, et al (2021). Herbivore-induced DMNT catalyzed by CYP82D47 plays an important role in the induction of JA-dependent herbivore resistance of neighboring tea plants. *Plant Cell Environ*, 44 (4): 1178–1191
- Jiu S, Xu Y, Wang J, et al (2020). The cytochrome P450 monooxygenase inventory of grapevine (*Vitis vinifera* L.): genome-wide identification, evolutionary characterization

- and expression analysis. *Front Genet*, 11: 44
- Junker RR, Gershenzon J, Unsicker SB (2011). Floral odor bouquet loses its ant repellent properties after inhibition of terpene biosynthesis. *J Chem Ecol*, 37: 1323–1331
- Kajino T, Yamaguchi M, Oshima Y, et al (2022). KLU/CYP78A5, a cytochrome p450 monooxygenase identified via fox hunting, contributes to cuticle biosynthesis and improves various abiotic stress tolerances. *Front Plant Sci*, 13: 904121
- Kim GT, Fujioka S, Kozuka T, et al (2005). CYP90C1 and CYP90D1 are involved in different steps in the brassinosteroid biosynthesis pathway in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 41 (5): 710–721
- Kim J, Smith JJ, Tian L, et al (2009). The evolution and function of carotenoid hydroxylases in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*, 50 (3): 463–479
- Knudsen JT, Eriksson R, Gershenzon J, et al (2006). Diversity and distribution of floral scent. *Bot Rev*, 72 (1): 1–120
- Kurotani K, Hayashi K, Hatanaka S, et al (2015). Elevated levels of CYP94 family gene expression alleviate the jasmonate response and enhance salt tolerance in rice. *Plant Cell Physiol*, 56 (4): 779–789
- Lamb DC, Lei L, Warrilow AG, et al (2009). The first virally encoded cytochrome p450. *J Virol*, 83 (16): 8266–8269
- Lepesheva GI, Virus C, Waterman MR (2003). Conservation in the CYP51 family. Role of the B' helix/BC loop and helices F and G in enzymatic function. *Biochemistry*, 42 (30): 9091–9101
- Li L, Cheng H, Gai J, et al (2007). Genome-wide identification and characterization of putative cytochrome P450 genes in the model legume *Medicago truncatula*. *Planta*, 226: 109–123
- Li P, Wang Y, Chi C, et al (2021). Genome-wide identification and expression analysis of CYP450 gene family in *Cucumis sativus* L. (2021-12-29). <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-1196334/v1>
- Li Y, Wei K (2020). Comparative functional genomics analysis of cytochrome P450 gene superfamily in wheat and maize. *BMC Plant Biol*, 20: 93
- Li-Beisson Y, Pollard M, Sauveplane V, et al (2009). Nanoridges that characterize the surface morphology of flowers require the synthesis of cutin polyester. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106 (51): 22008–22013
- Liu F, Jiang H, Ye S, et al (2010). The Arabidopsis P450 protein CYP82C2 modulates jasmonate-induced root growth inhibition, defense gene expression and indole glucosinolate biosynthesis. *Cell Res*, 20 (5): 539–552
- Liu J, Hu H, Shen H, et al (2022). Insights into the cytochrome P450 monooxygenase superfamily in *Osmanthus fragrans* and the role of *OfCYP142* in linalool synthesis. *Int J Mol Sci*, 23 (20): 12150
- Ma B, Luo Y, Jia L, et al (2014). Genome-wide identification and expression analyses of cytochrome P450 genes in mulberry (*Morus notabilis*). *J Integr Plant Biol*, 56 (9): 887–901
- Mao G, Seebeck T, Schrenker D, et al (2013). CYP709B3, a cytochrome P450 monooxygenase gene involved in salt tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biol*, 13: 169
- Mizukami Y, Fischer RL (2000). Plant organ size control: *AINTEGUMENTA* regulates growth and cell numbers during organogenesis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 97 (2): 942–947
- Mizutani M, Sato F (2011). Unusual P450 reactions in plant secondary metabolism. *Arch Biochem Biophys*, 507 (1): 194–203
- Nebert DW, Nelson DR, Adesnik M, et al (1989). The P450 superfamily: updated listing of all genes and recommended nomenclature for the chromosomal loci. *DNA*, 8 (1): 1–13
- Nelson D, Werck-Reichhart D (2011). A P450-centric view of plant evolution. *Plant J*, 66 (1): 194–211
- Nelson DR, Ming R, Alam M, et al (2008). Comparison of cytochrome P450 genes from six plant genomes. *Trop Plant Biol*, 1: 216–235
- Ogawa I, Nakanishi H, Mori S, et al (2009). Time course analysis of gene regulation under cadmium stress in rice. *Plant Soil*, 325: 97–108
- Okinaka Y, Shimada Y, Nakano-Shimada R, et al (2003). Selective accumulation of delphinidin derivatives in tobacco using a putative flavonoid 3',5'-hydroxylase cDNA from *Campanula medium*. *Biosci Biotech Bioch*, 67 (1): 161–165
- Pandian BA, Sathishraj R, Djanaguiraman M, et al (2020). Role of cytochrome P450 enzymes in plant stress response. *Antioxidants*, 9 (5): 454
- Paquette SM, Bak S, Feyereisen R (2000). Intron-exon organization and phylogeny in a large superfamily, the paralogous cytochrome P450 genes of *Arabidopsis thaliana*. *DNA Cell Biol*, 19 (5): 307–317
- Pinot F, Beisson F (2011). Cytochrome P450 metabolizing fatty acids in plants: characterization and physiological roles. *FEBS J*, 278 (2): 195–205
- Qi Y, Lou Q, Quan Y, et al (2013). Flower-specific expression of the *Phalaenopsis* flavonoid 3',5'-hydroxylase modifies flower color pigmentation in *Petunia* and *Lilium*. *Plant Cell Tiss Org Cult*, 115: 263–273
- Rao MJ, Xu Y, Tang X, et al (2020). CsCYT75B1, a Citrus CYTOCHROME P450 gene, is involved in accumulation of antioxidant flavonoids and induces drought tolerance in transgenic *Arabidopsis*. *Antioxidants*, 9 (2): 161
- Sanghera GS, Wani SH, Hussain W, et al (2011). Engineering

- cold stress tolerance in crop plants. *Curr Genomics*, 12 (1): 30
- Schalk M, Croteau R (2000). A single amino acid substitution (F363I) converts the regiochemistry of the spearmint (–)-limonene hydroxylase from a C6-to a C3-hydroxylase. *Proc Natl Acad Sci USA*, 97 (22): 11948–11953
- Schuler MA (2015). P450s in plants, insects, and their fungal pathogens. In: Montellano PO (ed). *Cytochrome P450*. Cham: Springer, 409–449
- Shimada Y, Nakano-Shimada R, Ohbayashi M, et al (1999). Expression of chimeric P450 genes encoding flavonoid-3',5'-hydroxylase in transgenic tobacco and petunia plants. *FEBS Lett*, 461 (3): 241–245
- Šrejber M, Navrátilová V, Palončyová M, et al (2018). Membrane-attached mammalian cytochromes P450: an overview of the membrane's effects on structure, drug binding, and interactions with redox partners. *J Inorg Biochem*, 183: 117–136
- Su V, Hsu BD (2010). Transient expression of the cytochrome p450 CYP78A2 enhances anthocyanin production in flowers. *Plant Mol Biol Rep*, 28: 302–308
- Sugimoto-Shirasu K, Roberts GR, Stacey NJ, et al (2005). RHL1 is an essential component of the plant DNA topoisomerase VI complex and is required for ploidy-dependent cell growth. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102 (51): 18736–18741
- Sun L, Zhu L, Xu L, et al (2014). Cotton cytochrome P450 CYP82D regulates systemic cell death by modulating the octadecanoid pathway. *Nat Commun*, 5 (1): 5372
- Sun W, Ma Z, Liu M (2020). Cytochrome P450 family: Genome-wide identification provides insights into the rutin synthesis pathway in Tartary buckwheat and the improvement of agricultural product quality. *Int J Biol Macromol*, 164: 4032–4045
- Suntichaikamolkul N, Sangpong L, Schaller H, et al (2021). Genome-wide identification and expression profiling of durian CYPome related to fruit ripening. *PLOS One*, 16 (11): e0260665
- Tanaka Y (2006). Flower colour and cytochromes P450. *Phytochem Rev*, 5: 283–291
- Tanaka Y, Brugliera F (2013). Flower colour and cytochromes P450. *Philos T R Soc B*, 368 (1612): 20120432
- Tao X, Wang MX, Dai Y, et al (2017). Identification and expression profile of CYPome in perennial ryegrass and tall fescue in response to temperature stress. *Front Plant Sci*, 8: 1519
- Toda K, Kuroiwa H, Senthil K, et al (2012). The soybean F3'H protein is localized to the tonoplast in the seed coat hilum. *Planta*, 236: 79–89
- Vasav A, Barvkar V (2019). Phylogenomic analysis of cytochrome P450 multigene family and their differential expression analysis in *Solanum lycopersicum* L. suggested tissue specific promoters. *BMC Genomics*, 20 (1): 116
- Wang C, Yang Y, Wang H, et al (2016). Ectopic expression of a cytochrome P450 monooxygenase gene *PtCYP714A3* from *Populus trichocarpa* reduces shoot growth and improves tolerance to salt stress in transgenic rice. *Plant Biotechnol J*, 14 (9): 1838–1851
- Wang J, Liu Y, Cai Y, et al (2010). Cloning and functional analysis of geraniol 10-hydroxylase, a cytochrome P450 from *Swertia mussotii* Franch. *Biosci Biotech Bioch*, 74 (8): 1583–1590
- Wang M, Yuan J, Qin L, et al (2020). *TaCYP81D5*, one member in a wheat cytochrome P450 gene cluster, confers salinity tolerance via reactive oxygen species scavenging. *Plant Biotechnol J*, 18 (3): 791–804
- Wei K, Chen H (2018). Global identification, structural analysis and expression characterization of cytochrome P450 monooxygenase superfamily in rice. *BMC Genomics*, 19 (1): 35
- Werck-Reichhart D, Feyereisen R (2000). Cytochromes P450: a success story. *Genome Biol*, 1 (6): REVIEWS3003
- Xu F, Peng M, Luo Q, et al (2015). Isolation and detection of transcript-derived fragments (TDFs) in NaCl-stressed black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) using cDNA-AFLP analysis. *Acta Physiol Plant*, 37: 168
- Yan Q, Cui X, Lin S, et al (2016). *GmCYP82A3*, a soybean cytochrome P450 family gene involved in the jasmonic acid and ethylene signaling pathway, enhances plant resistance to biotic and abiotic stresses. *PLOS One*, 11 (9): e0162253
- Yang J, Wang G, Ke H, et al (2019). Genome-wide identification of cyclophilin genes in *Gossypium hirsutum* and functional characterization of a CYP with antifungal activity against *Verticillium dahliae*. *BMC Plant Biol*, 19: 272
- Zhang M, Smith JAC, Harberd NP, et al (2016). The regulatory roles of ethylene and reactive oxygen species (ROS) in plant salt stress responses. *Plant Mol Biol*, 91: 651–659
- Zhang S, Wu QR, Zhang HM, et al (2021). Genome-wide identification and transcriptomic data exploring of the cytochrome P450 family in Chinese cabbage (*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*). *J Plant Interact*, 16 (1): 136–155
- Zhang Y, Zhang B, Yan D, et al (2011). Two *Arabidopsis* cytochrome P450 monooxygenases, CYP714A1 and CYP714A2, function redundantly in plant development through gibberellin deactivation. *Plant J*, 67 (2): 342–353
- Zhao Y, Hull AK, Gupta NR, et al (2002). Trp-dependent auxin biosynthesis in *Arabidopsis*: involvement of cytochrome P450s CYP79B2 and CYP79B3. *Genes Dev*, 16 (23): 3100–3112