

观赏植物UDP-糖基转移酶研究进展

魏 国, 顾郁青, 冯立国
(扬州大学园艺园林学院, 江苏扬州 225009)

摘要:糖基化修饰在植物的生长发育中扮演着至关重要的角色。糖基转移酶是催化糖苷化产物合成的核心酶,其中,主要以UDP-糖为糖基供体的UGT家族,能够催化次生代谢中的小分子化合物,在调节各种植物次生代谢物的溶解度、稳定性和生物活性等方面具有重要作用,并与植物品质性状、非生物胁迫和生物胁迫的响应等紧密相关,近年来成为备受关注的研究热点。本文对植物中UDP-糖基转移酶进行了全面的综述,涵盖了其结构特点、催化特性、反应类型、功能分类和命名方式等方面。此外,文中还总结了目前观赏植物中UDP-糖基转移酶对激素、萜类化合物和类黄酮化合物等的修饰情况,这些修饰过程进而影响植物的花色、叶色、株型、叶形、挥发性化合物的储存、植物对生物与非生物胁迫的抗性,以及功能性化合物成分的合成等多个方面。通过相关工作文献的回顾与总结,有助于进一步认知糖基转移酶在观赏植物代谢调控中的作用,也为今后的观赏植物种质改良创新和功能性成分的研发提供参考。

关键词:植物糖基化;糖基转移酶;观赏植物

Research Advances in UDP-Glycosyltransferases of Ornamental Plants

WEI Guo, GU Yuqing, FENG Ligu

(College of Horticulture and Landscape Architecture, Yangzhou University, Yangzhou 225009, Jiangsu)

Abstract: Glycosylation modification plays a crucial role in the growth and development of plants. The core enzyme that catalyzes the synthesis of glycosylation products is glycosyltransferase (GT), which includes the UGT family members. The UGT family primarily utilizes uridine diphosphate (UDP) as the glycosyl donor. Plant glycosylation reactions play a crucial role in regulating the solubility, stability and bioactivity of various plant metabolites. Furthermore, they are closely associated with plant quality traits, the storage of volatile compounds and respond to abiotic and biotic stresses. This study reviews the structural and catalytic features, reaction types, and functional classifications of glycosyltransferases in ornamental plants. It summarizes current research progress on modifications of hormones, terpenoids, and flavonoids in ornamental plants via UDP-glycosyltransferases, eventually affecting flower color, leaf color, leaf morphology, plant adversity, and functional compounds. By reviewing and summarizing the relevant studies, this study will help to understand the role of glycosyltransferases in the metabolic regulation of ornamental plants. Furthermore, this will also lay a foundation for future innovation in ornamental plant germplasm improvement and the development of functional components.

Key words: plant glycosylation; glycosyltransferases; ornamental plants

植物代谢过程可以分为初生代谢和次生代谢中的代谢方式,其生成的初生代谢化合物在植物生长、发育、繁殖等基础生命活动中扮演至关重要的两大类。植物初生代谢是一种普遍存在于生命体

收稿日期: 2023-10-07 网络出版日期: 2024-02-21

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20231007003>

第一作者研究方向为植物次生代谢, E-mail: gwei@yzu.edu.cn; 顾郁青为共同第一作者

通信作者: 冯立国, 研究方向为观赏植物种质资源与分子生物学, E-mail: lgfeng@yzu.edu.cn

基金项目: 国家自然科学基金(32372738, 32171861)

Foundation project: National Natural Science Foundation of China (32372738, 32171861)

角色^[1]。初生代谢化合物包括碳水化合物、氨基酸、脂肪酸、核苷酸等,是维持植物正常运作不可或缺的基本组分。而植物次生代谢化合物则是一类依靠初生代谢化合物分解提供能量并利用部分原料合成的有机化合物,包括酚类(苯丙烷类)、萜类和含氮化合物(生物碱类)3大类^[2]。这3类化合物分别由苯丙烷代谢途径、在细胞质中合成萜类的甲羟戊酸途径和在质体中合成萜类的甲基赤藓醇磷酸途径^[3]、生物碱合成途径生成^[4]。这些次生代谢产物赋予植物特定的化学特性和功能,对于植物的适应性和生存策略具有重要作用。

自然界中的植物代谢物数量高达20万~100万种^[5]。代谢物的多样性得益于对次生代谢化合物的多种修饰,包括糖基化、甲基化、酰基化、磷酸化和异戊烯基化等修饰方法^[1]。在这些修饰过程中,糖基化反应(Glycosylation,又称糖苷化反应)由糖基转移酶(GT, glycosyltransferase)催化,是最重要的生物转化过程之一。在此过程中,糖基从活化的供体分子上转移到受体分子的特定位置结合,形成糖苷。

糖基转移酶在多种植物中参与化合物的修饰,并在植物的各种生理过程中发挥至关重要的作用^[6-9]。然而,观赏植物因受制于一些技术瓶颈,如细胞与组织培养难度大、遗传转化效率低、基因表达调控较复杂等,导致糖基转移酶的研究尚不深入,目前也尚未有对于观赏植物糖基转移酶的综述。因此,本文将全面回顾近年来观赏植物中糖基转移酶的鉴定、在植物代谢中的功能,并对其进行综合性的探讨。观赏植物尿苷二磷酸(UDP, uridine diphosphate)-糖基转移酶的研究,对于我国观赏植物改良花色品质、提升抗胁迫能力、培育具有特殊功能的新品种等工作具有重要意义。

1 糖基化反应

糖基化反应的受体分子种类多样,包括糖类、脂质、蛋白质、核酸、次生代谢物以及内外源有毒物质^[10]。糖基化反应生成的糖苷可能是非碳水化合物,如蛋白质、脂质、甾体或其他小分子的单糖苷,单糖苷还可以再次糖基化,形成二糖苷、多糖苷^[7-8]。

糖基化对于受体分子具有多重影响,如增加受体分子的水溶性、提高化学稳定性、改变其生物活性和在细胞中的定位等特性^[9]。糖苷产物在生物体内还会调节激素稳态、参与细胞质和液泡之间的物

质转运^[8],从而参与异种生物的解毒和次级化合物的生物合成和储存^[10]。在拟南芥脱落酸研究中发现,细胞质中形成的脱落酸糖苷能够被ABC转运蛋白(ATP-binding cassette transporters)转运到液泡中,有利于细胞内调节过多的化合物积累^[11]。在拟南芥中过表达油菜素内酯(BRs, brassinosteroids)的糖基转移酶UGT73C6,改变了植物体内油菜素内酯糖苷的积累^[12]。

然而糖基化有时也会增加细胞内毒性,例如拟南芥水杨酸糖基转移酶AtSAGT1的过表达导致了植物对丁香假单胞菌的易感性增加^[13]。10 mmol/L的 α -离子醇糖苷(α -ionyl glucoside)完全抑制了本氏烟草(*Nicotiana benthamiana*)种子的萌发,而同样浓度 α -离子醇(α -ionyl)处理的烟草种子萌发率保持较高水平^[14]。这表明在特定条件下,糖基化反应可能会导致代谢产物的毒性增强,其作用机制还需要进一步深入研究。

2 UDP-糖基转移酶

2.1 UGT家族的命名方式

根据CAZY网站(<http://www.cazy.org/GlycosylTransferases>)中糖基转移酶超家族的分类结果显示,截止到2023年7月,共有113个糖基转移酶超家族(GT1~GT116,其中GT36、GT46、GT86已被删除)^[15]。在这些超家族中,GT1超家族拥有约40000个成员,其中约60%来源于细菌,30%来自植物,6.6%来自动物,其余分布于古细菌、真菌、病毒等生物体中^[6]。GT1家族大多数成员主要以UDP-葡萄糖为糖基供体,其次是UDP-半乳糖、UDP-葡萄糖醛酸、UDP-鼠李糖和UDP-木糖(图1),并且GT1超家族的C末端含有一个高度保守的基序,用于识别这类糖基供体^[16],因此GT1超家族成员也被单独归为尿苷二磷酸糖基转移酶(UGT, UDP-glycosyltransferase)超家族^[17]。在植物中,C末端高度保守的基序由44个氨基酸组成,即植物次生代谢产物保守序列(PSPG box, plant secondary products from glycosyltransferases box)^[18](图2)。这一序列在不同物种中高度保守,最后一个氨基酸的差异可以帮助区分糖基供体是UDP-葡萄糖或UDP-半乳糖^[10],而与之结合的UGT的N末端序列则较为多变,这表明受体分子的多样性较高。糖基转移酶超家族在生物界中的分布广泛,其结构和功能的多样性为植物和其他生物体中次生代谢的多样性和调节提供了重要基础。

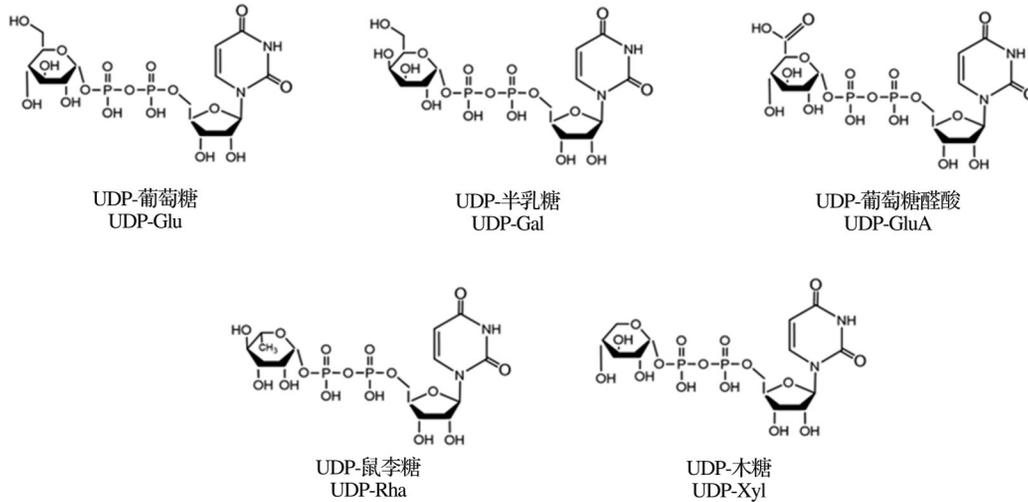


图 1 糖基供体

Fig.1 Glycosyl donor



拟南芥 UGT 的 14 个家族中各取 1 个基因序列比对, 做出 PSPG box。选取不同序列对比得到的 PSPG box 部分位点可能有所不同。纵坐标显示的字母的相对高度代表该位点氨基酸的保守性, 横坐标的 1~44 代表 PSPG box 的 44 个氨基酸

Take one gene sequence alignment from each of the 14 families of *Arabidopsis* UGT and create a PSPG box. The partial sites of PSPG box obtained by comparing different sequences may vary. The relative height of the letters shown on the ordinate represents the conservatism of the amino acids at the site, and the 1-44 of the abscissa represents the 44 amino acids of the PSPG box

图 2 UGT 保守序列 PSPG box

Fig. 2 The PSPG box conserved motif of UGT

UGT 超家族有着系统的命名方式。以编码 UDP-糖基转移酶的基因“*UGT75C1*”为例, “UGT”为家族名称, 说明该基因所编码的 UDP-糖基转移酶属于 UGT 超家族; “75”为该基因的家族编号, 同一家族成员之间序列相似性 $\geq 40\%$, 其中 1~50 是动物源 UGT, 51~70 是酵母源 UGT, 71~100 是植物源 UGT, 101~200 为细菌源 UGT; C 指代亚家族编号, 同一亚家族成员之间序列相似性 $\geq 60\%$; 最后的 1 则是该基因唯一的编号; 若基因编号后接字母“P”, 如 *UGT75C1P* 则说明基因为假基因; 当某一来源的家族编号排满时, 按以下规律进行编号, 例如 51~70 之后为 501~700, 71~100 之后为 701~1000^[16,19]。

2.2 UGT 家族的结构特点与催化特性

UGT 超家族是一类以 GT-B 方式折叠 (GT-B 折叠指两个正相对的 $\beta/\alpha/\beta$ 类 Rossmann 折叠区域以较松散的方式连接在一起) 的糖基转移酶^[20] (<http://www.cazy.org/GT1.html>), 其化学反应机制为保留型 (保留型指转移的糖的同分异构体中碳的立体化学结构保留)。在酶的作用下, 受体分子的 -C(C-C)/

-O(-OH, -COOH)/-N(-NH₂)/-S(-SH) 位点可以与供体分子结合^[21]。据研究, 大多数植物 UGT 为酸性蛋白, 等电点约为 5~8, 一级序列长度在 400~500 个氨基酸左右^[6,22-25]。

先前的研究将 114 个拟南芥 UGT 利用邻接法进行系统发育分析, 根据序列相似性分为 A~M 共 13 组^[9], 但即使是同一组的 UGT 之间的催化功能也不尽相同。分组只能说明其亲缘关系的远近, 却无法由此推断 UGT 的催化特异性与能力, 这是因为植物经过漫长的进化, UGT 对底物的催化功能不再仅仅具有高度特异性与专一性, 部分酶具有底物混杂性和催化混杂性。具有底物特异性的酶只能催化单一底物, 而有底物混杂性的酶却可以催化多个不同底物; 催化混杂性则是指酶催化初次反应之后, 在相同的活性位点具有催化次级反应的能力^[26]。值得注意的是, 不同类型的 UGT 也具有催化同一底物的能力^[17]。例如, 黄芩 Sb3GT1 (UGT78B4) 能区域特异性地催化至少 17 种黄酮醇和花青素底物生成 3-O-糖苷, 并能以较高的转化率催化 5 种不同的

糖供体(UDP-Glc、-Gal、-GlcNAc、-Xyl、-Ara)^[26]。研究人员针对这种UGT的多样性功能进行了深入的探究,并构建了植物UGT数据库(pUGTdb, <http://pugtdb.biodesign.ac.cn/>)资源,研究了底物和糖供体与UGTs的相互作用机制,也能用于UGT的筛选和未知功能的UGT的糖供体预测^[27]。

3 观赏植物UDP-糖基转移酶的功能

观赏植物中的糖基转移酶研究较少,目前被报道的观赏植物中的糖基转移酶主要催化激素、萜类化合物和黄酮类化合物等一些的小分子化合物^[17]的糖基化,由此来影响植物的形态特征、抗逆和功能性次生代谢物合成等。因此,本文对于近年来报道的观赏植物UDP-糖基转移酶功能进行了汇总与分析(表1)^[28-38]。

3.1 观赏植物形态方面

3.1.1 对花色的影响 花青素苷是糖苷家族中被广泛研究的成员,通常存在于植物的液泡中^[49],对赋予植物红紫色到蓝色至关重要。其中,类黄酮类糖基转移酶(UFGT, flavonoid-3-O-glycosyltransferase)是花青素途径中的关键酶,其作用是在花青素合成过程中的最后一步将花青素进行糖基化^[50-52]。

日本杏(*Prunus mume* S.)、荷花叶红莲(*Nelumbo nucifera* ‘Yehonglian’)等植物中,均筛选到调控红色花瓣形成的差异表达基因UFGT^[53-54]。著名的红白双色莲花大洒锦(*Nelumbo nucifera* ‘Dasajin’),其花瓣主体为白色,边缘呈红色。在对该品种花瓣的两色进行分析时,研究人员发现红白双色莲花基因NnUFGT2在mRNA水平上表达无差异,然而在其蛋白降解方面有显著差异,这种差异影响了花青素3-O-葡萄糖基转移酶的积累,最终导致莲花花瓣白色部分中花青素合成的最后一步的花青素不能正常糖基化,从而无法使花瓣主体呈现红色^[28]。

一些罕见的蓝色花朵也受到UGT的调控。芍药和谐(*Paeonia* ‘Hexie’)的花瓣呈紫色并点缀着深紫色斑点。检测发现,花瓣深紫色部分主要有4种花青素:矢车菊素-3-O-葡萄糖苷(Cy3G, cyanidin-3-O-glucoside)、矢车菊素-3,5-O-葡萄糖苷(Cy3G5G, cyanidin-3,5-O-glucoside)、芍药素-3-O-葡萄糖苷(Pn3G, paeonin-3-O-glucoside)和芍药素-3,5-O-葡萄糖苷(Pn3G5G, paeonin-3,5-O-glucoside),而花瓣紫色部分只含有矢车菊素-3,5-O-葡萄糖苷和芍药素-3,5-O-葡萄糖苷2种花色素,最终鉴定出PhUGT78A22能以矢车菊素-3-O-葡萄糖苷和芍药

素-3-O-葡萄糖苷为底物分别合成矢车菊素-3,5-O-葡萄糖苷和芍药素-3,5-O-葡萄糖苷,使花瓣颜色变深^[29]。Morita等^[30]研究了两种牵牛花的花色变化与UFGT基因之间的关系,野生型大花牵牛(*Ipomoea nil* R.)的花瓣呈天蓝色,而In3GT突变导致其花青苷含量下降80%左右,花色呈现出近乎白色的浅灰紫色或深蓝色,或者上述二者的扇形突变体和杂色花;野生型圆叶牵牛花(*Ipomoea purpurea* L.)的花瓣表现出深蓝紫色,而Ip3GT基因突变后,花青苷含量下降为野生型的35%,花色变为浅灰紫色;若以上两种UFGT基因突变叠加类黄酮3-羟化(F3H, flavonoid 3-hydroxylase)基因突变,将会导致花色更浅。飞燕草素(Delphinidin)是植物中常见的6种花青素之一,广泛存在于大多数蓝色花中。目前已知,玫瑰、菊花、康乃馨等切花品种中,要表现出紫色或蓝紫色的花朵,通常需要过表达飞燕草素合成的关键基因类黄酮3,5-羟化酶(F3H5H, flavonoid 3,5-hydroxylase)来实现。然而,至今尚未成功培育出直接糖基化野生型粉红色菊花花青素(即矢车菊素3-O-(6"-O-丙二醇)葡萄糖苷)而生成蓝色菊花(*Chrysanthemum morifolium* R.)的品种。在此背景下,Noda等^[31]在飞燕草素3-O-(6"-O-丙二醇)葡萄糖苷的3'和5'位点进行羟化,随后在羟化位点上通过花青素3,5-葡萄糖基转移酶(CtA3G5G)的作用添加葡萄糖;这一系列反应使得新的化合物色素得以合成,从而使菊花花瓣显现蓝色。粉蝶花(*Nemophila menziesii* H.)的鲜艳蓝色来源于其花瓣中的金属花青素(Metalloanthocyanin),而芹菜素(Apigenin)7-O-β-葡萄糖苷-4-O-(6-O-丙二酰基)-O-β-葡萄糖苷(Apigenin 7-O-β-glucoside-4-O-(6-O-malonyl)-O-β-glucoside)是该络合物的重要组成部分。芹菜素依次经过黄酮4-O-糖基转移酶NmGT8和黄酮7-O-葡萄糖苷7-O-糖基转移酶NmGT22两次糖基化,最终生成芹菜素7,4-O-二葡萄糖苷,可以发现UGT在其显色过程中发挥重要作用^[32]。

除花青素外,其他代谢物的糖基化也影响花色。通过对红花(*Carthamus tinctorius* L.)黄色系和白色系花的微阵列数据及代谢产物数据进行研究发现,在黄色系植物中,CtUGT3和CtUGT25与山奈酚-3-O-β-D-葡萄糖苷(kaempferol-3-O-β-D-glucoside)呈正相关,CtUGT16与槲皮素-3-O-β-D-葡萄糖苷(quercetin-3-O-β-D-glucoside)呈正相关,相反,在白色系花中,CtUGT3和CtUGT25与槲皮素-3-O-β-D-葡萄糖苷呈正相关^[39]。

表1 部分观赏植物中UGT基因(酶)功能

Table 1 The function of some UGT gene (enzyme) in various ornamental plants

酶的功能 The function of the enzyme	物种中文名(拉丁名) Chinese name (Latin name) of the species	基因名/UGT编号 Gene name/ UGT number	登录号 Accession number	底物 Substrate	活性最高的 糖基供体 The most active glycosyl donor	产物 Product	参考文献 References
花色 The color of the flower	莲(<i>Nelumbo nucifera</i> G.)	<i>NnUGT2</i>	—	矢车菊素	UDP-葡萄糖	矢车菊素-3-O-葡萄糖苷	[28]
	芍药和药(<i>Paeonia 'Hexie'</i>)	<i>PhUGT78422</i>	OM310997	矢车菊素-3-O-葡萄糖苷 芍药色素-3-O-葡萄糖苷	UDP-葡萄糖	矢车菊素-3,5-O-葡萄糖苷 芍药色素-3,5-O-葡萄糖苷	[29]
	裂叶牵牛(<i>Ipomoea nil</i> L.)	<i>In3GT</i>	LC019108	矢车菊素	UDP-葡萄糖	矢车菊素-3-O-葡萄糖苷	[30]
	圆叶牵牛(<i>Ipomoea purpurea</i> L.)	<i>Ip3GT</i>	LC019117	矢车菊素	UDP-葡萄糖	矢车菊素-3-O-葡萄糖苷	
	菊花(<i>Chrysanthemum morifolium</i> R.)	<i>Ct43'5'GT/UGT78K8</i>	AB115560	矢车菊-3-O- (6"-O-丙二醇)葡萄糖苷	UDP-葡萄糖	矢车菊素-3-O- (3,6"-O-二丙二醇)葡萄糖苷	[31]
				飞燕草素-3-O- (6"-O-丙二酰基)葡萄糖苷	UDP-葡萄糖	飞燕草素-3-O- (6"-O-丙二酰基)葡萄糖苷- 3,5"-O-二丙二醇-葡萄糖苷	
	粉蝶花(<i>Nemophila menziesii</i> H.)	<i>NmGT8/UGT88P1</i>	LC328827	芹菜素	UDP-葡萄糖	芹菜素-4-O-葡萄糖苷	[32]
		<i>NmGT22/UGT84434</i>	LC328828	芹菜素-4-O-葡萄糖苷	UDP-葡萄糖	芹菜素-7,4-O-二葡萄糖苷	
	月季(<i>Rosa hybrid</i>)	<i>RhGTI</i>	AB201048	矢车菊素-5-O-葡萄糖苷	UDP-葡萄糖	矢车菊素-3,5-O-葡萄糖苷	[33]
	文心兰(<i>Oncidium hybridum</i> H.)	<i>UGT75C1</i>	—	—	—	—	[34]
叶缘形状 The shape of leaf margin	羽衣甘蓝(<i>Brassica oleracea</i> var. <i>acephala</i> C.)	<i>BoALG10</i>	XP_013623580.1	—	—	—	[35]
株型 The type of plant	利马豆(<i>Phaseolus lunatus</i> L.)	<i>ZOG1</i>	—	—	—	—	[36]
挥发性化合物 Volatile compounds	丹桂(<i>Osmanthus fragrans</i> L.)	<i>OfUGT85484</i>	MG767217	芳樟醇氧化物	UDP-葡萄糖	—	[37]
	矮牵牛(<i>Petunia hybrida</i> V.)	<i>UGT85496</i>	—	2-苯乙醇/ 苯甲醇	—	—	[38]
		<i>UGT85498</i>	—	苯丙素/萜烯醇/类黄酮/C6醇	—	—	

表 1(续)

酶的功能 The function of the enzyme	物种和中文名(拉丁名) Chinese name (Latin name) of the species	基因名/UGT 编号 Gene name/ UGT number	登录号 Accession number	底物 Substrate	活性最高的 糖基供体 The most active glycosyl donor	产物 Product	参考文献 References
生物胁迫 Biological stress	— (<i>Myrmecophyte tocooca</i>)	<i>UGT85.4I23</i>	OQ921380	苯乙達防(PAOx)	UDP-葡萄糖	苯乙達防葡萄糖苷	[39]
	银杏(<i>Ginkgo biloba</i> L.)	<i>GbUGT71641</i>	KX371617	表没食子儿茶素鞣酯(EGCG)	UDP-葡萄糖	EGCG-4', 4''-葡萄糖苷	[40]
	欧洲山芥(<i>Barbarea vulgaris</i> R.)	<i>UGT73C10</i>	JQ291613	常春藤素	UDP-葡萄糖	3-O- β -D-吡喃葡萄糖基 常春藤素	[41]
		<i>UGT73C11</i>	JQ291614	齐墩果酸	UDP-葡萄糖	3-O- β -D-吡喃葡萄糖基 齐墩果酸	[42]
	茶(<i>Camellia sinensis</i> L.)	<i>UGT87E7</i>	—	水杨酸	UDP-葡萄糖	水杨酸葡萄糖酯	[42]
非生物胁迫 Abiotic stress	矮牵牛(<i>Petunia hybrida</i> V.)	<i>PhUGT51</i>	—	—	—	—	[43]
活性成分 Active ingredient	雄黄兰(<i>Crococsmia crocosmiiflora</i> N.)	<i>UGT77B2</i>	AXB26715	杨梅素	UDP-鼠李糖	杨梅素-3-O-鼠李糖苷	[44]
		<i>UGT709G2</i>	CAE7502601	杨梅素-3-O-鼠李糖苷	UDP-葡萄糖	杨梅素 3-O-葡萄糖基 鼠李糖苷	[45]
	雄黄兰(<i>Crococsmia crocosmiiflora</i> N.)	<i>CcUGT4/UGT703H1</i>	QNT13160	montbretin A- XR^2	UDP-鼠李糖	montbretin A- R^2	[45]
		<i>CcUGT5/UGT729A1</i>	QNT13161	montbretin A- R^2	UDP-木糖	montbretin A	[46]
	山银花(<i>Lonicera macranthoides</i> H.)	<i>LmUGT73P1</i>	—	葎岩仙皂苷 A	UDP-鼠李糖	α -常春藤皂苷	[46]
	秤星树(<i>Ilex asprella</i> C.)	<i>IaAU1/UGT744G5</i>	MK994508	熊果酸	UDP-葡萄糖	熊果酸 28-O- β -D- 吡喃葡萄糖苷	[47]
	梔子(<i>Gardenia jasminoides</i> J.)	<i>GjUGT2/UGT85424</i>	AB555732	7-羟基香豆素	UDP-葡萄糖	7-去氧番木鳖苷	[48]

—代表此物种没有中文名,未查到登录号或所引用的文章中未提到底物、活性最高的糖基供体、产物

— means that this species has no Chinese name, accession number has not been found, or the substrate, the most active glycan donor, product is not mentioned in the references

3.1.2 对叶片与植株形态的影响 在观赏植物的叶片与植株形态方面,UGT的表达对叶色、叶缘形状等特征有显著影响。UGT75C1是一种花色苷3-O-葡萄糖苷5-O-葡萄糖基转移酶,在文心兰(*Oncidium hybridum* H.)花色与叶色中均差异表达,并富集于花青素合成代谢通路中;UGT75C1对花青素的糖基化修饰作用会导致花青素合成途径中的产物受到影响,改变花瓣与叶片中花青素的含量与酶活性,使其在白花与黄色条纹叶片中的表达量分别高于黄花与普通叶片^[34]。同样,苧麻(*Boehmeria nivea* L.)红叶品种HX-1与绿叶品种ZZ-1在叶片花青素含量方面存在显著差异。Feng等^[55]对苧麻红叶所有差异表达基因进行了鉴定,发现在花青素生物合成途径中,50%以上起关键作用的差异表达基因在红叶品种HX-1中的表达水平高于绿叶品种ZZ-1;红叶品种中UGT的表达量几乎是绿叶品种中的26倍,此外,qRT-PCR与RNA-seq结果证明,筛选到的差异表达基因中的UGTs在红叶品种HX-1中的表达全部显著高于绿叶品种ZZ-1。

UGT还影响观赏植物叶缘形状的形成。观赏羽衣甘蓝(*Brassica oleracea* var. *acephala* C.)不同株系呈现出不同的叶缘特征,其中F0819株系与S0835株系分别呈现出羽状叶缘与光滑叶缘,对此,研究人员发现BoALG10是一种催化N-糖基化的 α -1,2糖基转移酶,在羽衣甘蓝叶缘形态形成中具有重要作用。研究人员进一步发现在不同生长的发育时期和组织中,BoALG10在S0835株系中的表达量均显著高于F0819株系(除第一对基生叶)。最后将BoALG10^{S0835}在F0819株系中过表达,叶缘由羽状变得光滑。进一步利用CRISPR-Cas9技术敲除S0835株系中的BoALG10基因,叶缘出现羽状的形态^[35]。

研究表明,UGT在特定条件下的表达也可以改变植株的整体形态。在烟草中过表达利马豆(*Phaseolus lunatus* L.)的玉米素糖基转移酶(ZOG1, zeatin O-glucosyltransferase)基因,相对于对照植物,四环素诱导性启动子(Tet-ZOG1)的转基因烟草需要10倍的玉米素浓度才能发芽和诱导愈伤组织;而在35S强启动子下的转基因烟草诱导出更多的不定根,植株矮小^[36]。这些研究结果表明UGT在植物形态的调控中具有多样化的功能,不仅在花色、叶色方面发挥作用,还对整体植株形态也有一定的影响。

3.2 挥发性化合物的储存和释放

在挥发性化合物的储存和释放方面,观赏植物

中的糖苷化产物起到了关键作用。芳樟醇氧化物是桂花(*Osmanthus fragrans* L.)盛花期占比最高的挥发性化合物成分(反式芳樟醇氧化物13.25%,顺式芳樟醇氧化物4.62%)^[56],糖苷化会使其成为非挥发性形式。在4个候选OfUGT酶与芳樟醇及芳樟醇氧化物等底物的反应中,OfUGT85A84与芳樟醇氧化物生成的糖苷含量明显高于其他组,且与开花的其他时期相比,编码该酶的基因在盛花期的表达仍维持在较高水平,表明OfUGT85A84糖基化芳樟醇氧化物的过程在一定阶段抑制了挥发物的释放^[37]。类似的,挥发性苯类化合物在矮牵牛(*Petunia hybrida* V.)中比例较高,通常以糖苷形式储存于花瓣细胞中。通过分析调控挥发性物质的转录因子和关键通路基因的共表达发现,UGT85A98可以将糖基从UDP-葡萄糖转移到多种底物的羟基上,包括挥发性苯类/苯丙素、萜烯醇等香气化合物,而UGT85A96只能特异性催化2-苯乙醇和苯甲醇的糖基化^[38]。

印度茉莉(*Jasminum auriculatum* V.)^[57]和玫瑰花^[58-59]中的挥发性化合物也以糖基结合形式存在,这些化合物在花朵开放初期以较高速率释放。然而,到目前为止,负责催化合成印度茉莉与玫瑰糖苷产物的UGT酶尚未鉴定,且大多数与挥发性香气有关的UGT研究主要集中于模式植物(拟南芥、水稻)及葡萄、桃、草莓等园艺植物中^[60-62],模式植物和园艺植物UGT的进展为观赏植物UDP-糖基转移酶的研究提供了线索。

3.3 参与生物或非生物逆境胁迫

UGTs通过稳定和增强一些天然产物的水溶性^[63],促进代谢稳态的调节和外源性物质的解毒,在防御虫食、病原真菌、盐胁迫等生物和非生物胁迫中起着关键作用^[64]。目前,在一些模式植物和其他植物中都报道了UGT参与生物或非生物胁迫的进程^[65-69]。

以热带地区的植物*Myrmecophyte toco*(曾用名*Toco* *quadrialata*)为例,当该植物遭受食草昆虫咬食后,会产生化学物质抵御虫食;其中,挥发性化合物PAOx(Phenylacetaldoxime)仅能在虫食时存在,而在UGT85A123催化下积累的糖苷PAOx-Glu(phenylacetaldoxime glucoside)至少能持续存在3d以上,使PAOx以更稳定的形式储存于植物体内,应对将来的威胁^[39]。银杏(*Ginkgo biloba* L.)叶片中富含的糖基化黄酮类化合物,是其抵御食草动物的重要防御机制之一^[70]。体外实验表明,GbUGT716A1

是一种具有广泛的类黄酮底物谱的多底物 UFGT, 在植物防御中发挥重要作用^[40]。欧洲山芥 (*Barbarea vulgaris* R.) 是十字花科植物, 研究人员发现 UGT73C10 和 UGT73C11 能在 C3 位置特异性催化糖基化皂苷, 并证明 C3 单糖基化激活了昆虫抗性^[41]。茶树 (*Camellia sinensis* L.) 受到假拟盘多毛孢属病原菌 (Pcs) 侵染后, UGT87E7 表达显著上升, 使植株体内的水杨酸 (SA, salicylic acid) 向水杨酸葡萄糖酯 (SGE, salicylic acid glucose ester) 方向合成, 同时下游抗病相关基因被激活, 活性氧含量升高, 从而在植株抗病过程中发挥重要作用^[42]。而矮牵牛在受到盐胁迫时, 其 *PhUGT51* 表达水平升高, 过表达 *PhUGT51* 的转基因植物的耐盐性显著增强^[43]。

3.4 功能性次生代谢物的合成

在观赏植物中, 部分糖苷化产物可能是药用成分或待开发的功能性化合物。例如, 在雄黄兰 (*Crocasmia crocosmiiflora* N.) 球茎发育的早期阶段中积累的酰化类黄酮苷 MbA (Montbretin A) 及其前体 mini MbA (Myricetin 3-O- (6'-O-caffeoyl) -glucosylrhamnoside) 被认为是治疗二型糖尿病的潜在药物。研究人员通过比较和筛选发育早期和晚期的球茎的差异表达基因, 发现 UGT77B2、UGT709G2 是合成 mini MbA 的关键酶^[44], 而 CcUGT4 和 CcUGT5 催化了 MbA 合成的最后两个步骤^[45], 为二型糖尿病的潜在药物成分的合成提供重要线索。山银花 (*Lonicera macranthoides* H.) 和金银花 (*Lonicera japonica* T.) 是中医中重要的两味药材, 代谢组学分析发现山银花中常春藤型五环三萜皂苷 (Hederagenin-based saponin) 类物质含量远高于金银花, 而 LmUGT73P1 催化葎岩仙皂苷 (Cauloside A) 到 α -常春藤皂苷 (α -hederin) 的过程, 此过程是常春藤型五环三萜皂苷生物合成中的重要步骤^[46]。

秤星树 (*Ilex asprella* C.) 的根部提取物也常用于治疗流感和咽炎, 其中乌索烷型三萜和三萜皂苷是其药理活性的来源。然而, 目前对于参与三萜生物合成的糖基化反应的酶仍然知之甚少。研究人员经过候选基因筛选、体外功能测定、共表达分析等实验, 确定了 *IaAUI* (UGT74AG5) 可在熊果酸 (Ursolic acid) 的 C-28 位将其糖基化为熊果酸 28-O- β -D-葡萄糖吡苷^[47]。环烯醚萜类化合物 (Iridoids) 是多种药用植物中的药理活性成分^[71]。研究人员从栀子 (*Gardenia jasminoides* J.) 中分离了 UGT85A24

环烯醚萜糖基转移酶, 发现其对环烯醚萜苷元具有显著的特异性, 其活性的增加与栀子果实中环烯醚萜的积累相关^[48]。

4 展望

观赏植物基因组的测序^[72], 将为糖基转移酶研究提供更广阔的研究空间, 为深入地探索不同观赏植物中糖基转移酶的多样性和功能, 揭示其在花色、花香、叶形和逆境等方面的调控机制奠定基础。对不同观赏植物中糖基转移酶家族的系统性研究, 有助于发现更多底物的糖基化反应, 进一步解析这些酶在植物代谢途径中的调控网络; 通过对植物糖基转移酶结构多样性以及功能差异的比较, 理解酶的进化历史。同时, 基因组学、转录组学、代谢组学等多组学信息的整合, 可帮助研究者全面了解糖基转移酶在基因组中的结构和分布信息、不同组织和生长阶段的表达模式, 以及具体的生理生化功能, 进而揭开其在观赏植物生长发育、环境适应性以及互动关系中的时空调控机制。

此外, 基因编辑技术 (如 CRISPR/Cas9) 的应用也将加速对糖基转移酶功能的深入研究^[33, 73-74], 通过植物基因组的直接编辑, 可针对性地调控目标酶的表达水平或功能, 为定向改良和培育更具观赏价值的植物品种提供更多可能性。基于目前的研究, 药食同源的观赏植物中功能性成分化合物 (如牡丹中的芍药苷^[75]、芹菜素糖苷^[76]、龟甲竹 (*Phyllostachys heterocycla* C.) 中的根皮素 (phloretin) 糖苷^[77]、贯山连翘 (*Hypericum perforatum* L.) 中的口山酮 (xanthone) 糖苷^[78]等) 合成的分子机制解析有望得到加速。这些化合物的生物合成及调控网络, 为未来利用合成生物学手段进行相关化合物的开发利用奠定基础。

参考文献

- [1] Fang C, Fernie A R, Luo J. Exploring the diversity of plant metabolism. *Trends in Plant Science*, 2019, 24(1):83-98
- [2] Pott D M, Osorio S, Vallarino J G. From central to specialized metabolism: An overview of some secondary compounds derived from the primary metabolism for their role in conferring nutritional and organoleptic characteristics to fruit. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10:835
- [3] Wang Q J. Recent research on isoprenoid biosynthetic pathway and metabolic regulation of functional isoprenoids in medicinal plants. *Botanical Research*, 2012, 1(2):23-29
- [4] Liu H, Begley T. *Comprehensive Natural Products III*. Third Edition. Amsterdam: Elsevier, 2020:393-445
- [5] Wang S, Alseekh S, Fernie A R, Luo J. The structure and

- function of major plant metabolite modifications. *Molecular Plant*, 2019, 12(7): 899-919
- [6] Campbell J A, Davies G J, Bulone V, Henrissat B. A classification of nucleotide-diphospho-sugar glycosyltransferases based on amino acid sequence similarities. *The Biochemical Journal*, 1997, 326(Pt 3): 929-939
- [7] Vetter J. Plant cyanogenic glycosides. *Toxicon: Official Journal of the International Society on Toxinology*, 2000, 38(1): 11-36
- [8] Ross J, Li Y, Lim E-K, Bowles D J. Higher plant glycosyltransferases. *Genome Biology*, 2001, 2(2): REVIEWS3004
- [9] Gachon C M M, Langlois M M, Saindrean P. Plant secondary metabolism glycosyltransferases: The emerging functional analysis. *Trends in Plant Science*, 2005, 10(11): 542-549
- [10] Zhang P, Zhang Z, Zhang L, Wang J, Wu C. Glycosyltransferase GT1 family: Phylogenetic distribution, substrates coverage, and representative structural features. *Computational and Structural Biotechnology Journal*, 2020, 18:1383-1390
- [11] Burla B, Pfrunder S, Nagy R, Francisco R M, Lee Y, Martinoia E. Vacuolar transport of abscisic acid glucosyl ester is mediated by ATP-binding cassette and proton-antiport mechanisms in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 2013, 163(3): 1446-1458
- [12] Husar S, Berthiller F, Fujioka S, Rozhon W, Khan M, Kalaivanan F, Elias L, Higgins G, Li Y, Schuhmacher R, Krska R, Seto H, Vaistij F, Bowles D, Poppenberger B. Overexpression of the UGT73C6 alters brassinosteroid glucoside formation in *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biology*, 2011, 11(1):51
- [13] Song J T, Koo Y J, Seo H S, Kim M C, Kim J H, Choi Y D. Overexpression of AtSGT1, an *Arabidopsis* salicylic acid glucosyltransferase, leads to increased susceptibility to *Pseudomonas syringae*. *Phytochemistry*, 2008, 69(5): 1128-1134
- [14] Sun G, Putkaradze N, Bohnacker S, Jonczyk R, Fida T, Hoffmann T, Bernhardt R, Härtl K, Schwab W. Six uridine-diphosphate glycosyltransferases catalyze the glycosylation of bioactive C₁₅-Apocarotenols. *Plant Physiology*, 2020, 184(4): 1744-1761
- [15] Yang Y, Liang Y, Cui F, Wang Y, Sun L, Zan X, Sun W. UDP-Glycosyltransferases in edible fungi: Function, structure, and catalytic mechanism. *Fermentation*, 2023, 9(2): 164
- [16] Mackenzie P, Owens I, Burchell B, Bock K, Bairoch A, Bélanger A, Fournel-Gigleux S, Green M, Hum D, Iyanagi T, Lancet D, Louisot P, Magdalou J, Chowdhury J, Ritter J, Schachter H, Tephly T, Tipton K, Nebert D. The UDP glycosyltransferase gene superfamily: Recommended nomenclature update based on evolutionary divergence. *Pharmacogenetics*, 1997, 7(4):255-269
- [17] Bowles D, Lim E, Poppenberger B, Vaistij F. Glycosyltransferases of lipophilic small molecules. *Annual Review of Plant Biology*, 2006, 57:567-597
- [18] Paquette S, Møller B L, Bak S. On the origin of family 1 plant glycosyltransferases. *Phytochemistry*, 2003, 62(3):399-413
- [19] 隋晓明. 玫瑰花青苷合成相关糖基转移酶基因的克隆及功能分析. 泰安: 山东农业大学, 2019
- Sui X M. Cloning and functional analysis of glycosyltransferase genes related to anthocyanin biosynthesis in *Rosa rugosa*. Tai'an: Shandong Agricultural University, 2019
- [20] Coutinho P M, Deleury E, Davies G J, Henrissat B. An evolving hierarchical family classification for glycosyltransferases. *Journal of Molecular Biology*, 2003, 328(2):307-317
- [21] Lim E K, Ashford D A, Hou B, Jackson R G, Bowles D J. *Arabidopsis* glycosyltransferases as biocatalysts in fermentation for regioselective synthesis of diverse quercetin glucosides. *Biotechnology and Bioengineering*, 2004, 87(5):623-631
- [22] 徐德. 类黄酮3-O-糖基转移酶调控马缨杜鹃花色呈色的机制研究. 贵阳: 贵州师范大学, 2021
- Xu H. The mechanism study on flavonoid 3-O-glycosyltransferase regulating the formation of flower color of *Rhododendron delavayi*. Guiyang: Guizhou Normal University, 2021
- [23] Li H, Yang X, Lu M, Chen J, Shi T. Gene expression and evolution of Family-1 UDP-glycosyltransferases—insights from an aquatic flowering plant (Sacred lotus). *Aquatic Botany*, 2020, 166:103270
- [24] Ji X, Lin S, Chen Y, Liu J, Yun X, Wang T, Qin J, Luo C, Wang K, Zhao Z, Zhan R, Xu H. Identification of α -Amyrin 28-Carboxylase and glycosyltransferase from *Ilex asprella* and production of ursolic acid 28-O- β -d-glucopyranoside in engineered yeast. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11:612
- [25] 曲戈, 孙周通. 催化混杂性驱动的酶功能重塑. *生物技术通报*, 2023, 39(4):1-9
- Qu G, Sun Z T. Catalytic promiscuitiven redesign of enzyme functions. *Biotechnology Bulletin*, 2023, 39(4):1-9
- [26] Wang Z, Wang S, Xu Z, Li M, Chen K, Zhang Y, Hu Z, Zhang M, Zhang Z, Qiao X, Ye M. Highly promiscuous flavonoid 3-O-glycosyltransferase from *Scutellaria baicalensis*. *Organic Letters*, 2019, 21(7):2241-2245
- [27] Liu Y, Wang Q, Liu X, Cheng J, Zhang L, Chu H, Wang R, Li H, Chang H, Ahmed N, Wang Z, Liao X, Jiang H. pUGTdb: A comprehensive database of plant UDP-dependent glycosyltransferases. *Molecular Plant*, 2023, 16(4):643-646
- [28] Deng J, Su M, Zhang X, Liu X, Damaris R N, Lv S, Yang P. Proteomic and metabolomic analyses showing the differentially accumulation of NnUGFT2 is involved in the petal red-white bicolor pigmentation in lotus (*Nelumbo nucifera*). *Plant Physiology and Biochemistry*, 2023, 198:107675
- [29] Li Y, Kong F, Liu Z, Peng L, Shu Q. PhUGT78A22, a novel glycosyltransferase in *Paeonia* 'He Xie', can catalyze the transfer of glucose to glucosylated anthocyanins during petal blotch formation. *BMC Plant Biology*, 2022, 22(1):405

- [30] Morita Y, Ishiguro K, Tanaka Y, Iida S, Hoshino A. Spontaneous mutations of the UDP-glucose: Flavonoid 3-O-glucosyltransferase gene confers pale- and dull-colored flowers in the Japanese and common morning glories. *Planta*, 2015, 242(3):575-587
- [31] Noda N, Yoshioka S, Kishimoto S, Nakayama M, Douzono M, Tanaka Y, Aida R. Generation of blue chrysanthemums by anthocyanin B-ring hydroxylation and glucosylation and its coloration mechanism. *Science Advances*, 2017, 3 (7) : e1602785
- [32] Okitsu N, Matsui K, Horikawa M, Sugahara K, Tanaka Y. Identification and characterization of novel *Nemophila menziesii* flavone glucosyltransferases that catalyze biosynthesis of flavone 7, 4'-O-diglucoside, a key component of blue metalloanthocyanins. *Plant and Cell Physiology*, 2018, 59 (10):2075-2085
- [33] Wang C, Li Y, Wang N, Yu Q, Li Y, Gao J, Zhou X, Ma N. An efficient CRISPR/Cas9 platform for targeted genome editing in rose (*Rosa hybrida*). *Journal of Integrative Plant Biology*, 2023, 65(4):895
- [34] 王马寅. 文心兰花色和叶色调控关键基因的转录水平分析. 海口:海南大学, 2021
Wang M Y. Transcriptome analysis of genes involved in flower and leaf color of *Oncidium*. Haikou: Hainan University, 2021
- [35] Feng X, Yang X, Zhong M, Li X, Zhu P. BoALG10, an α -1,2 glycosyltransferase, plays an essential role in maintaining leaf margin shape in ornamental kale. *Horticulture Research*, 2022, 9:37
- [36] Martin R, Mok D W, Smets R, Van O, Mok M. Development of transgenic tobacco harboring a zeatin O-glucosyltransferase gene from Phaseolus. *In Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant*, 2001, 37(3):354-360
- [37] Zheng R, Zhu Z, Wang Y, Hu S, Xi W, Xiao W, Qu X, Zhong L, Fu Q, Wang C. UGT85A84 catalyzes the glycosylation of aromatic monoterpenes in *Osmanthus fragrans* Lour. flowers. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10:1376
- [38] Koeduka T, Ueyama Y, Kitajima S, Ohnishi T, Matsui K. Molecular cloning and characterization of UDP-glucose: Volatile benzenoid/phenylpropanoid glucosyltransferase in petunia flowers. *Journal of Plant Physiology*, 2020, 252: 153245
- [39] Müller A, Nakamura Y, Reichelt M, Luck K, Cosio E, Lackus N, Gershenzon J, Mithöfer A, Köllner T. Biosynthesis, herbivore induction, and defensive role of phenylacetaldoxime glucoside. *Plant Physiology*, 2023, 194 (1):329-346
- [40] Su X, Shen G, Di S, Dixon R A, Pang Y. Characterization of UGT716A1 as a Multi-substrate UDP: Flavonoid glucosyltransferase gene in *Ginkgo biloba*. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8:2085
- [41] Dong L, Tang Z, Yang T, Hao F, Deng X. Genome-wide analysis of UGT genes in petunia and identification of *PhUGT51* involved in the regulation of salt resistance. *Plants*, 2022, 11 (18): 2434
- [42] Hu Y, Zhang M, Lu M, Wu Y, Jing T, Zhao M, Zhao Y, Feng Y, Wang J, Gao T, Zhou Z, Wu B, Jiang H, Wan X, Schwab W, Song C. Salicylic acid carboxyl glucosyltransferase UGT87E7 regulates disease resistance in *Camellia sinensis*. *Plant Physiology*, 2022, 188(3):1507-1520
- [43] Augustin J, Drok S, Shinoda T, Sanmiya K, Nielsen J, Khakimov B, Olsen C, Hansen E, Kuzina V, Ekström C, Hauser T, Bak S. UDP-glycosyltransferases from the UGT73C subfamily in *Barbarea vulgaris* catalyze saponin 3-O-glucosylation in saponin-mediated insect resistance. *Plant Physiology*, 2012, 160(4):1881-1895
- [44] Irmisch S, Jo S, Roach C, Jancsik S, Man S M, Madilao L, O'neil J, Williams R, Withers S, Bohlmann J. Discovery of UDP-glycosyltransferases and baht-acyltransferases involved in the biosynthesis of the antidiabetic plant metabolite Montbretin A. *Plant Cell*, 2018, 30(8):1864-1886
- [45] Irmisch S, Jancsik S, Man S M, Madilao L, Bohlmann J. Complete biosynthesis of the anti-diabetic plant metabolite Montbretin A. *Plant Physiology*, 2020, 184(1):97-109
- [46] Yin X, Xiang Y, Huang F, Chen Y, Ding H, Du J, Chen X, Wang X, Wei X, Cai Y, Gao W, Guo D, Alolga R N, Kan X, Zhang B, Alejo-jacuinde G, Li P, Tran L P, Herrera-Estrella L, Lu X, Qi L. Comparative genomics of the medicinal plants *Lonicera macranthoides* and *L. japonica* provides insight into genus genome evolution and hederagenin-based saponin biosynthesis. *Plant Biotechnology Journal*, 2023, 21(11):2209-2223
- [47] Ji X, Lin S, Chen Y, Liu J, Yun X, Wang T, Qin J, Luo C, Wang K, Zhao Z, Zhan R, Xu H. Identification of α -amyrin 28-carboxylase and glycosyltransferase from *Ilex asprella* and production of ursolic acid 28-O- β -D-glucopyranoside in engineered yeast. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11:612
- [48] Nagatoshi M, Terasaka K, Nagatsu A, Mizukami H. Iridoid-specific glucosyltransferase from gardenia jasminoides. *Journal of Biological Chemistry*, 2011, 286(37):32866-32874
- [49] Le R J, Huss B, Creach A, Hawkins S, Neutelings G. Glycosylation is a major regulator of phenylpropanoid availability and biological activity in plants. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7:735
- [50] Chen Y, Gao A, Hu F C, Hu G B, Zhao Z C. Functional analysis of the UDP glucose: Flavonoid-3-Oglucosyltransferase (UFGT) promoter from litchi (*Litchi chinensis* Sonn.) and transient expression in onions (*Allium cepa* Linn.). *African Journal of Plant Science*, 2015, 9(6):244-249
- [51] 范文广, 柴佳靖, 李保豫, 田亚琴, 田辉, 任海伟, 白鹏, 潘香逸. 百合花青苷分子调控研究进展. *植物遗传资源学报*, 2023, 24 (5):1236-1247
Fan W G, Chai J J, Li B Y, Tian Y Q, Tian H, Ren H W, Bai P, Pan X Y. Advances in molecular regulation of anthocyanin biosynthesis in *Lilium*. *Journal of Plant Genetic Resources*,

- 2023, 24 (5):1236-1247
- [52] 徐雷锋. 百合双色花形成的转录组分析及基因 *LhUFGT* 和 *LhSGR* 的功能研究. 北京: 中国农业科学院, 2017
- Xu L F. Transcriptome analysis of bicolor tepal development in lily and functional analysis of *LhUFGT* and *LhSGR*. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2017
- [53] Wu X, Gong Q, Ni X, Zhou Y, Gao Z. UFGT: The key enzyme associated with the petals variegation in Japanese apricot. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8:108
- [54] Deng J, Li J J, Su M Y, Chen L, Yang P F. Characterization of key genes involved in anthocyanins biosynthesis in *Nelumbo nucifera* through RNA-Seq. *Aquatic Botany*, 2021, 174: 103428
- [55] Feng X, Gao G, Yu C, Zhu A, Chen J, Chen K, Wang X, Abubakar A S, Chen P. Transcriptome and metabolome analysis reveals anthocyanin biosynthesis pathway associated with ramie (*Boehmeria nivea* (L.) Gaud.) leaf color formation. *BMC Genomics*, 2021, 22(1):684
- [56] Wu L, Liu J, Huang W, Wang Y, Chen Q, Lu B. Exploration of *Osmanthus fragrans* Lour.'s composition, nutraceutical functions and applications. *Food Chemistry*, 2022, 377: 131853
- [57] Barman M, Mitra A. Floral maturation and changing air temperatures influence scent volatiles biosynthesis and emission in *Jasminum auriculatum* Vahl. *Environmental and Experimental Botany*, 2021, 181:104296
- [58] Francis M J O, Allcock C. Geraniol β -D-glucoside; occurrence and synthesis in rose flowers. *Phytochemistry*, 1969, 8 (8) : 1339-1347
- [59] Mohsen E, Younis I Y, Farag M A. Metabolites profiling of Egyptian *Rosa damascena* Mill. flowers as analyzed via ultra-high-performance liquid chromatography-mass spectrometry and solid-phase microextraction gas chromatography-mass spectrometry in relation to its anti-collagenase skin effect. *Industrial Crops and Products*, 2020, 155:112818
- [60] Li Y, He L, Song Y, Zhang P, Chen D, Guan L, Liu S. Comprehensive study of volatile compounds and transcriptome data providing genes for grape aroma. *BMC Plant Biology*, 2023, 23(1):171
- [61] Wu B, Cao X, Liu H, Zhu C, Klee H, Zhang B, Chen K. UDP-glucosyltransferase PpUGT85A2 controls volatile glycosylation in peach. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(3):925-936
- [62] Song C, Zhao S, Hong X, Liu J, Schulenburg K, Schwab W. A UDP-glucosyltransferase functions in both acylphloroglucoside and anthocyanin biosynthesis in strawberry (*Fragaria \times ananassa*). *The Plant Journal*, 2016, 85 (6) : 730-742
- [63] Khorolragchaa A, Kim Y, Rahimi S, Sukweenadhi J, Jang M, Yang D. Grouping and characterization of putative glycosyltransferase genes from *Panax ginseng* Meyer. *Gene*, 2014, 536(1):186-92
- [64] Yonekura S K, Hanada K. An evolutionary view of functional diversity in family 1 glycosyltransferases. *Plant Journal for Cell & Molecular Biology*, 2011, 66(1):182-193
- [65] Wolfgang S, Jean C P, Thomas N, Maria P K P, Gerhard A. Functional characterization of two clusters of *Brachypodium distachyon* UDP-glycosyltransferases encoding putative deoxynivalenol detoxification genes. *Molecular Plant-Microbe Interactions Journal*, 2013, 26(7):781-792
- [66] Zhao M, Zhang N, Gao T, Jin J, Jing T, Wang J, Wu Y, Wan X, Schwab W, Song C. Sesquiterpene glucosylation mediated by glucosyltransferase UGT91Q2 is involved in the modulation of cold stress tolerance in tea plants. *The New Phytologist*, 2020, 226(2): 362-372
- [67] Mohnike L, Rekhter D, Huang W J, Feussner K, Tian H N, Herrfurth C, Zhang Y L, Feussner I. How to achieve immune balance and harmony: Glycosyltransferase UGT76B1 inactivates N-hydroxy-pipecolic acid to suppress defense responses. *Plant Cell*, 2021, 33(3):453-454
- [68] Dong N Q, Sun Y, Guo T, Shi C L, Zhang Y M, Kan Y, Xiang Y H, Zhang H, Yang Y B, Li Y C, Zhao H Y, Yu H X, Lu Z Q, Wang Y, Ye W W, Shan J X, Lin H X. UDP-glucosyltransferase regulates grain size and abiotic stress tolerance associated with metabolic flux redirection in rice. *Nature Communications*, 2020, 11(1):2629
- [69] Müller A, Nakamura Y, Reichelt M, Luck K, Cosio E, Lackus N, Gershenzon J, Mithöfer A, Köllner T. Biosynthesis, herbivore induction, and defensive role of phenylacetaldoxime glucoside. *Plant Physiology*, 2023, 194 (1):329-346
- [70] Guan R, Zhao Y, Zhang H, Fan G, Liu X, Zhou W, Shi C, Wang J, Liu W, Liang X, Fu Y, Ma K, Zhao L, Zhang F, Lu Z, Lee S M-Y, Xu X, Wang J, Yang H, Fu C, Ge S, Chen W. Draft genome of the living fossil *Ginkgo biloba*. *GigaScience*, 2016, 5(1):49
- [71] Tundis R, Loizzo M R, Menichini F, Statti GA, Menichini F. Biological and pharmacological activities of iridoids: Recent developments. *Mini-Reviews in Medicinal Chemistry*. 2008, 8 (4):399-420
- [72] Zheng T, Li P, Li L, Zhang Q. Research advances in and prospects of ornamental plant genomics. *Horticulture Research*, 2021, 8(1):65
- [73] 毛兴学, 柳武革, 郑晓钰, 范芝兰, 陈文丰, 潘大建, 李晨, 王丰. CRISPR/Cas9 技术编辑 MPK7 和 MPK14 基因创制抗穗发芽水稻新种质. *植物遗传资源学报*, 2022, 23(1): 281-289
- Mao X X, Liu W G, Zheng X Y, Fan Z L, Chen W F, Pan D J, Li C, Wang F. Generating Pre-harvest sprouting resistant germplasms by editing MPK7 and MPK14 via CRISPR/Cas9 technology. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2022, 23(1): 281-289
- [74] 谢园园. CRISPR/Cas9 技术在观赏植物改良育种上的应用研究进展. *现代农业科技*, 2020, (8):134-136, 143

- Xie Y Y. Advances on application of CRISPR/Cas9 technology in improved breeding of ornamental plants. *Modern Agricultural Sciences and Technology*, 2020, (8) : 134-136,143
- [75] Ma X, Zhang W, Jiang Y, Wen J, Wei S, Zhao, Y. Paeoniflorin, a natural product with multiple targets in liver diseases—a mini review. *Frontiers in Pharmacology*, 2020, 11:531
- [76] Zhang Y, Li Y, Li C, Zhao Y, Xu L, Ma S, Lin F, Xie Y, An J, Wang S. *Paeonia*×*suffruticosa* andrews leaf extract and its main component apigenin 7-*O*-glucoside ameliorate hyperuricemia by inhibiting xanthine oxidase activity and regulating renal urate transporters. *Phytomedicine*, 2023, 118: 154957
- [77] Sun Y, Chen Z, Yang J, Mutanda I, Li S, Zhang Q, Zhang Y, Zhang Y, Wang Y. Pathway-specific enzymes from bamboo and crop leaves biosynthesize antinociceptive C-glycosylated flavones. *Communications Biology*, 2020, 3 (1):110
- [78] Uchida K, Akashi T, Hirai M. Y. Identification and characterization of glycosyltransferases catalyzing direct xanthone 4-*C*-glycosylation in *Hypericum perforatum*. *Federation of European Biochemical Societies Letter*, 2021, 595:2608-2615