女贞 *UGT* 基因家族鉴定及 UGT75 亚家族在成熟果实不同采收期的表达模式分析

刘信志[1]，高　纬[1]，杜金法[1]，刘潺潺[1, 2, 3*]，吴啟南[1, 2, 3]，瞿　城[1, 2, 3*]

1. 南京中医药大学药学院，江苏 南京　210023
2. 江苏省中药资源产业化过程协同创新中心，江苏 南京　210023
3. 中药资源产业化与方剂创新药物国家地方联合工程研究中心，江苏 南京　210023

摘　要：目的　对女贞 *Ligustrum lucidum* UDP-糖基转移酶（UDP-glycosyltransferase，UGT）基因家族进行系统鉴定，并分析 UGT75 亚家族在成熟果实不同采收时期的表达模式，为解析女贞环烯醚萜苷类成分生物合成机制及相关功能基因挖掘提供基础。**方法**　基于女贞基因组数据，采用保守结构域检索、系统发育分析等多种生物信息学方法对女贞 *UGT* 基因家族成员进行系统鉴定，并分析其理化性质、亚细胞定位、基因结构、保守基序、染色体定位及共线性关系；结合逆转录实时荧光定量 PCR 分析（reverse transcription quantitative PCR，RT-qPCR）与公开的代谢组数据，分析 *LlUGT75* 亚家族候选基因在成熟果实不同采收时期的表达模式，并探讨其表达水平与环烯醚萜类化合物积累的相关性。**结果**　女贞全基因组中共鉴定获得 *UGT* 基因家族成员 197 个，分为 12 个亚家族，其中 UGT75 亚家族包含 12 个成员。LlUGT75 亚家族蛋白多表现为弱酸性、亲水性且体外可能不稳定，具有多样化的亚细胞定位特征；其基因结构和保守基序较为保守，普遍含有 C 端 PSPG 相关基序。*LlUGT* 基因在染色体上分布不均，部分基因可能与复制扩张有关。RT-qPCR 结果显示，*LlUGT75* 亚家族候选基因在成熟果实不同采收时期呈差异表达；结合代谢组相关性分析，*Llu21G013200.1* 与木樨榄苷-11-甲酯、女贞苷、橄榄苦苷及特女贞苷的积累趋势较为一致；基因共表达网络分析表明 *LlUGT75* 候选基因与环烯醚萜生物合成通路基因之间存在一定的表达协同关系，其中 *Llu14G003660.1* 表现出较为紧密的网络连接特征。**结论**　女贞 *UGT* 基因家族结构较为保守，其扩张可能与基因复制事件有关。*LlUGT75* 亚家族成员在成熟果实不同采收时期呈差异表达，提示其可能发生功能分化，并可能与环烯醚萜苷类成分积累有关。为女贞 *UGT* 功能基因挖掘及主要活性成分生物合成机制解析提供参考。

关键词：女贞；UDP-糖基转移酶；基因鉴定；生物信息学分析；表达模式分析；环烯醚萜

中图分类号：R282.12　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**0253 - 2670(2026)21 - 8662 - 14

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2026.21.022

Genome-wide identification of *UGT* gene family in *Ligustrum lucidum* and expression pattern analysis of UGT75 subfamily in mature fruits at different harvest stages

LIU Xinzhi[1], GAO Wei[1], DU Jinfa[1], LIU Chanchan[1, 2, 3], WU Qinan[1, 2, 3], QU Cheng[1, 2, 3]

1. School of Pharmacy, Nanjing University of Chinese Medicine, Nanjing 210023, China
2. Jiangsu Collaborative Innovation Center of Chinese Medicinal Resources Industrialization, Nanjing 210023, China
3. National and Local Collaborative Engineering Center of Chinese Medicinal Resources Industrialization and Formulae Innovative Medicine, Nanjing 210023, China

Abstract: Objective　To systematically identify the UDP-glycosyltransferase (UGT) gene family in *Ligustrum lucidum* and analyze the expression patterns of the UGT75 subfamily in mature fruits at different harvest stages, so as to provide a basis for elucidating the biosynthetic mechanism of iridoid glycosides in *L. lucidum* and mining related functional genes. **Methods**　Based on the genome data of *L. lucidum*, members of the *UGT* gene family were systematically identified using bioinformatics methods, including conserved

收稿日期：2026-05-02

基金项目：南京中医药大学中药学一流学科“引领计划”科学研究专项（ZYXYL2024-02）；吴啟南全国老药工传承工作室课题（2025）

作者简介：刘信志（2002—），硕士研究生，研究方向为中药品质机制研究。E-mail: 17303977305@163.com

***通信作者：**瞿　城，副教授，从事中药药效物质及品质评价研究。E-mail: qucheng@njucm.edu.cn

刘潺潺，副教授，从事中药资源生产与品质评价研究。E-mail: liuchanchan@njucm.edu.cn

domain search and phylogenetic analysis. Their physicochemical properties, subcellular localization, gene structures, conserved motifs, chromosomal localization and collinearity relationships were further analyzed. Combined with reverse transcription quantitative PCR (RT-qPCR) and public metabolomic data, the expression patterns of *LlUGT75* candidate genes in mature fruits at different harvest stages were analyzed, and the correlation between their expression levels and the accumulation of iridoid compounds was explored. **Results** A total of 197 *UGT* gene family members were identified from the whole genome of *L. lucidum* and classified into 12 subfamilies, among which the UGT75 subfamily contained 12 members. Most LlUGT75 proteins were weakly acidic, hydrophilic and possibly unstable *in vitro*, and exhibited diverse subcellular localization patterns. Their gene structures and conserved motifs were relatively conserved, with a conserved C-terminal PSPG-related motif commonly identified. *LlUGT* genes were unevenly distributed on chromosomes, and the expansion of some members might be related to gene duplication events. RT-qPCR results showed that *LlUGT75* candidate genes were differentially expressed in mature fruits at different harvest stages. Combined with metabolomic correlation analysis, the expression trend of *Llu21G013200.1* was relatively consistent with the accumulation trends of oleoside 11-methyl ester, ligustroside, oleuropein and specnuezhenide. In addition, gene co-expression network analysis revealed a certain degree of expression coordination between *LlUGT75* candidate genes and genes involved in the iridoid biosynthetic pathway, in which *Llu14G003660.1* exhibited relatively strong network connectivity. **Conclusion** The *UGT* gene family in *L. lucidum* is relatively conserved in structure, and its expansion may be associated with gene duplication events. *LlUGT75* subfamily members show differential expression in mature fruits at different harvest stages, suggesting that they may have undergone functional differentiation and may be related to the accumulation of iridoid glycosides. This study provides a reference for mining functional *UGT* genes and elucidating the biosynthetic mechanism of major active components in *L. lucidum*.

Key words: *Ligustrum lucidum* Ait.; UDP-glycosyltransferases; gene family identification; bioinformatics analysis; expression pattern analysis; iridoid

女贞 *Ligustrum lucidum* Ait. 为木犀科（Oleaceae）女贞属常绿乔木，是兼具生态修复、园林绿化及药用保健价值的重要植物资源[1]。其干燥成熟果实女贞子为我国传统药食两用中药材，具有滋补肝肾、明目乌发等功效，中医临床中常与墨旱莲、淫羊藿等中药配伍使用，在治疗肝肾相关疾病中显示出较好的应用价值[2-4]。现代研究表明，女贞中含有环烯醚萜类、三萜类、黄酮类及苯乙醇苷类等多种活性成分，具有抗炎、抗氧化、抗肿瘤及抗衰老等药理活性[5-8]。

环烯醚萜类化合物是植物体内广泛存在的一类重要次生代谢产物，也是女贞发挥多种药理活性的重要物质基础[9]。环烯醚萜类化合物的生物合成复杂性使其在植物中呈现低丰度分布特征，其代谢流分配与关键酶节点调控密切相关，从而在一定程度上增加了天然产物的分离纯化与单体制备难度[10-13]。现有研究表明，环烯醚萜生物合成涉及多个结构基因在不同代谢节点上的协同作用，并受到转录因子网络及环境信号的共同调控，通过时空表达调节与代谢通量重分配，使其呈现出显著的多层级调控特征[14-16]。因此，系统解析女贞环烯醚萜类成分的生物合成网络，阐明关键酶基因与调控因子在代谢流分配中的作用机制，对于实现相关活性成分的定向合成与高效开发利用具有重要的理论意义与应用价值。

糖基化修饰是天然产物生物合成和结构多样化的重要方式之一，对化合物的理化性质、生物活性及稳定性具有重要影响[17]。UGT 作为植物中最庞大的糖基转移酶家族，在植物生长发育、胁迫应答及次生代谢产物合成过程中发挥关键作用[18]。当前研究表明，UGT 在不同植物中表现出多样的生物学功能，相关研究主要集中于苯丙素类和三萜类化合物。在西洋参中，PqUGT71A1 能够有效催化芹菜素和柚皮素在 7-OH 位点发生糖基化，增强二者在植物中的溶解性和稳定性[19]。在绞股蓝中，GpUGT 对人参皂苷表现出明显的底物与位点特异性，其中 GpUGT71 主要催化原人参二醇型和原人参三醇型皂苷在 C_{20}-OH 位点的葡萄糖基化，GpUGT74 催化原人参二醇型皂苷在 C_3-OH 位点的糖基化修饰，而 GpUGT94 则可在原人参二醇型皂苷 C_3-*O*-葡萄糖苷基础上进一步延伸糖链[20]。在水稻中，草甘膦响应型 UGT 可将草甘膦转化为毒性较低的糖基化产物，使得在有效除草的同时，从而降低草甘膦对植物的毒害并提高耐受性[21]。相比之下，对于结构更为复杂的环烯醚萜类化合物，尤其是以羧基作为糖基化修饰位点的研究仍相对较少，其相关酶学机制和分子基础尚未得到充分阐明。已有研究认为，7-β-1-*D*-

glucopyranosyl-11-methyl oleoside（GMO）是女贞苷、橄榄苦苷和特女贞苷等环烯醚萜类成分生物合成的重要前体[22]。然而，关于 GMO 合成过程中木樨榄苷-11-甲酯裂环羧基端糖基化反应的研究仍较为缺乏。目前，该反应仅在油橄榄中得到验证，相关催化酶被归属于 UGT75 亚家族，而针对女贞 *UGT* 基因家族的系统鉴定与功能研究仍有待深入[23]。

本研究基于女贞基因组数据，对 *LlUGT* 基因家族进行系统鉴定，并结合系统发育关系、基因结构、保守基序、染色体分布及共线性关系等进行综合分析；同时对 LlUGT75 亚家族成员的蛋白理化性质、亚细胞定位及其表达模式进行研究，以期为揭示 *LlUGT* 基因家族的功能及环烯醚萜类活性成分的生物合成机制奠定理论基础。

1 材料与仪器

1.1 植物

女贞成熟果实采自南京中医药大学，经南京中医药大学吴啟南教授鉴定为木犀科大叶女贞 *L. lucidum* Ait.果实。根据相关研究报道，女贞果实通常于冬至前后达到生理成熟，本研究文献的采样方案，分别于 2026 年 1 月 4 日（S1）、1 月 11 日（S2）、1 月 18 日（S3）、1 月 25 日（S4）和 2 月 2 日（S5）5 个不同时期采集成熟果实样本[24]。样本采集后立即置于液氮中速冻，随后保存于−80 ℃超低温冰箱中备用。

1.2 仪器与试剂

高速冷冻离心机（德国艾本德股份公司），干式恒温器（杭州奥盛仪器有限公司），ABI QuantStudio 3 实时荧光定量 PCR 仪（美国赛默飞世尔科技公司），植物总 RNA 提取试剂盒（南京诺唯赞生物科技股份有限公司，货号 RC411），RNA 逆转录试剂盒（南京诺唯赞生物科技股份有限公司，货号 RT333），Hieff®qPCR SYBR Green Master Mix 实时定量 PCR 扩增预混液（翌圣生物科技（上海）股份有限公司，货号 11202ES），引物委托生工生物工程（上海）股份有限公司合成。

2 方法

2.1 女贞 *UGT* 基因家族成员鉴定与系统发育树分析

女贞基因组及注释文件下载自 Science Data Bank 数据库（https://www.scidb.cn/en/anonymous/VkozaU1m）[24]。以 UGT 保守结构域 PF00201 为依据，利用 TBtools 软件中的 Simple HMM Search 模块对女贞蛋白质序列进行筛选，去除 E 值＞1×10^{-10} 的序列后，获得 *LlUGT* 家族候选基因[25]。在此基础上，进一步采用 NCBI Batch CD-Search（https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/bwrpsb/bwrpsb.cgi）对候选序列的保守结构域完整性进行进一步验证，并去除缺失关键 UGT 特征结构域或结构不完整的序列，从而获得高可信度的 *LlUGT* 基因家族成员。进一步结合拟南芥数据库（https://www. arabidopsis.org）和 UDP- 糖基转移酶数据库（https://pugtdb.biodesign.ac.cn）中功能已知的 AtUGT 蛋白序列，使用 MEGA11 中的 ClustalW 进行多序列比对，并基于邻接法构建系统进化树，Bootstrap 值设为 1000，最终利用 iTOL（https://itol.embl.de）对系统进化树进行美化修饰[26-27]。

2.2 女贞 UGT75 家族理化性质分析与亚细胞定位预测

基于系统发育树分析结果，获得女贞中归属于 UGT75 亚家族的氨基酸序列。随后，利用 ExPASy（https://web.expasy.org/protparam）在线工具对蛋白质的基本理化性质进行分析，主要包括氨基酸数目、等电点及分子质量等参数；并采用 TargetP、WoLF Psort、DeepLoc 和 LOCALIZER 4 种在线分析工具对 LlUGT75 亚家族蛋白进行亚细胞定位综合预测[28]。

2.3 基因结构与保守基序分析

采用 MEME 在线分析平台（https://meme-suite.org）对 LlUGT 氨基酸序列中的保守基序进行预测分析，设定 motif 的最大数量为 10[29]。随后，结合女贞基因组注释文件，利用 TBtools 软件中的 Gene Structure View（Advanced）功能对 *LlUGT* 基因结构进行整体可视化展示。

2.4 染色体定位与共线性分析

利用 TBtools 软件中的 Gene Location Visualize from GTF/GFF 模块，对 *LlUGT* 基因在染色体上的具体分布位置进行可视化分析。随后，从 EnsemblPlants 数据库（https://plants.ensembl.org）下载拟南芥 *Arabidopsis thaliana* L.和油橄榄 *Olea europaea* L.的基因组及注释文件，利用 TBtools 中的 One Step MCScanX-Super Fast 模块开展种内与种间共线性分析。最后，分别使用 TBtools 中的 Advanced Circos 和 Multiple Synteny Plot 模块对共线性分析结果进行可视化展示。

2.5 *LlUGT75* 基因表达模式分析

取适量不同采样时期的女贞成熟果实提取总

RNA，随后逆转录获得 cDNA 用于后续 RT-qPCR 分析。RT-qPCR 反应体系总体积为 10 μL，包括 5.0 μL 2×实时定量 PCR 扩增预混液、上下游引物各 0.2 μL、1.0 μL cDNA 和 3.6 μL ddH_2O。反应程序为：95 ℃预变性 5 min；随后进行 40 个循环，条件为 95 ℃变性 10 s，60 ℃退火和延伸 30 s。以 Actin-7 作为内参基因，利用 NCBI Primer-BLAST（https://www.ncbi.nlm.nih.gov/tools/primer-blast）设计特异性引物（表 1），并采用 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 法计算目标基因的相对表达量。每组样本均设置 3 组生物学重复。

表 1 *LlUGT75* 基因 RT-qPCR 引物

Table 1 RT-qPCR primers for *LlUGT75* genes

基因名称	正向引物（5’-3’）	反向引物（5’-3’）
Actin-7（*Llu07G015430.1*）	GAAGGCTGGTTTTGCTGGTG	CCTTCTGTCCCATCCCAACC
Llu07G005270.1	ACAAGTGCTGACGATGTCCA	GAAGCGTGGAAGGGATGTGA
Llu07G005380.1	ATAGAGCTGGGCACAAGCAG	AAGGCCCAATACCCATCACG
Llu14G003660.1	ATCATGGGCAGGTGAAGTGG	AATGGCAGTCCTGGAAGCTC
Llu16G009010.1	GTGGTAGCACGTGAAGTCCA	CTTGGCAGCTGGATTACCCA
Llu16G009020.1	CCCGGTTACGTGCCTAGTTT	CAGCACTTGGGATGTGGACT
Llu21G012810.1	ACAAGGGCACATCAATCCGT	AACGCCGCAAAAGTAACACC
Llu21G013200.1	CCAAGAGAAGATGGCACGGT	CGACATTTTTCTCCGCCGTC

2.6 共表达分析

基于不同时期的代谢组数据，筛选与环烯醚萜代谢相关的代表性化合物，并获取其相对含量数据，包括女贞苷、橄榄苦苷及特女贞苷等。代谢组数据来源于已发表的公开数据集[24]。结合 *LlUGT75* 候选基因的相对表达量，采用 Spearman 相关分析评估其与代谢物丰度及环烯醚萜生物合成通路关键基因表达水平之间的相关性。

2.7 数据统计分析

所有原始实验数据均采用 SPSS 软件进行方差分析和多重比较，在 $P<0.05$ 水平下采用 Duncan 多重范围检验进行差异显著性分析。柱状图由 GraphPad Prism 软件绘制，数据以“平均值±标准误”表示。采用 TBtools 软件中的 HeatMap 模块绘制热图，其中基因表达趋势热图数据采用按行 Z-score 标准化处理。采用 Rstudio 进行基因相关性分析，并以$|\rho|\geq0.6$ 作为筛选阈值进行连线绘图。

3 结果与分析

3.1 *LlUGT* 的基因鉴定与系统发育分析

基于 UGT 特异性保守结构域的隐马尔可夫模型，对女贞蛋白序列进行检索，并对候选序列的保守结构域进行验证，最终鉴定获得 197 个 LlUGT 候选序列。将这 197 个 LlUGT 编码的蛋白序列与拟南芥中功能已知的 UGT 蛋白序列进行多序列比对，并采用邻接法构建系统发育树（图 1）。结果表明，女贞 *UGT* 基因家族可分为 12 个亚家族，其中 *UGT76* 亚家族成员数量最多，鉴定到 46 条 *LlUGT*；*UGT80* 亚家族成员最少，仅鉴定到 2 条 *LlUGT*。进一步筛选发现，*UGT75* 亚家族共包含 12 个 *LlUGT* 候选基因。

3.2 LlUGT75 理化性质分析与亚细胞定位预测

基于 ExPASy 和 Wolf PSort 的预测结果（表 2），12 个 LlUGT75 亚家族成员编码蛋白的氨基酸数量差异较小，为 432～501 个，整体集中在 460 个氨基酸左右。其理论等电点主要位于 5.00 附近，说明该亚家族蛋白整体呈弱酸性。所有成员的不稳定系数均大于 40，表明其在体外可能较不稳定；脂肪族指数为 80～90，提示其具有一定的热稳定性。与此同时，各蛋白亲水性平均值均小于 0，说明其整体属于亲水性蛋白。

为提高亚细胞定位预测结果的可靠性，采用 TargetP、WoLF PSORT、DeepLoc 和 LOCALIZER 对 LlUGT75 亚家族蛋白进行了交叉预测（表 3）。结果显示，不同预测软件之间存在一定差异。WoLF PSORT 主要预测蛋白定位于叶绿体；而 DeepLoc 主要预测其定位于胞质；TargetP 和 LOCALIZER 仅在部分成员中检测到叶绿体或线粒体转运信号。综合分析表明，LlUGT75 亚家族蛋白可能具有多样化的亚细胞定位特征，较少部分成员可能定位于叶绿体，但大多数成员未显示明确的叶绿体转运信号，其准确定位仍需进一步通过亚细胞定位实验加以验证。总体而言，LlUGT75 亚家族成员在蛋白理化性质方面表现出较高的一致性，而其亚细胞定位可能存在一定分化，这可能与其功能分化及参与不同代谢过程有关。

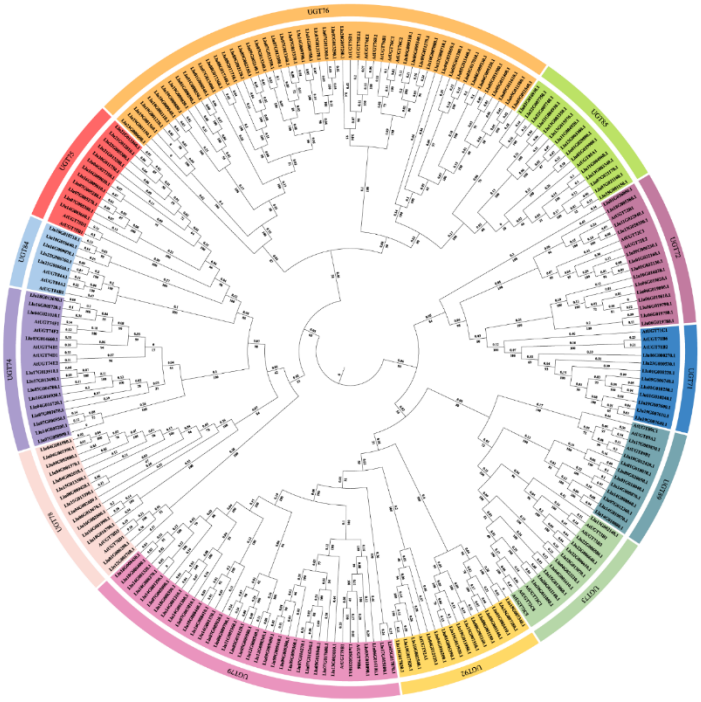


图 1　女贞与拟南芥 UGT 系统发育树

Fig. 1　Phylogenetic tree of UGT between *L. lucidum* and *Arabidopsis thaliana*

表 2　女贞 UGT75 亚家族蛋白理化性质

Table 2　Physicochemical properties of LlUGT75 proteins in *L. lucidum*

蛋白	氨基酸数量/个	相对分子质量	等电点	不稳定系数	脂肪族指数	亲水性平均值
Llu04G027350.1	466	52 398.92	4.90	48.32	93.50	−0.197
Llu07G005270.1	470	52 249.61	5.47	45.24	84.79	−0.126
Llu07G005280.1	432	47 887.55	5.17	41.15	83.22	−0.150
Llu07G005380.1	472	52 286.83	5.16	45.58	88.16	−0.040
Llu14G003660.1	472	52 404.76	5.12	41.23	85.32	−0.144
Llu16G009010.1	501	56 198.18	5.29	54.07	86.83	−0.281
Llu16G009020.1	466	52 375.61	5.06	44.05	91.82	−0.283
Llu20G011750.1	463	51 918.97	4.88	46.90	89.74	−0.252
Llu21G012810.1	468	52 183.30	5.53	45.81	82.74	−0.305
Llu21G013200.1	464	51 752.95	5.09	43.83	90.99	−0.228
Llu21G013360.1	468	52 229.48	4.95	43.69	90.85	−0.213
Llu22G005380.1	463	51 980.34	5.04	43.97	90.35	−0.247

表 3　女贞 UGT75 亚家族蛋白亚细胞定位综合预测

Table 3　Comprehensive subcellular localization prediction of UGT75 subfamily proteins in *L. lucidum*

蛋白	TargetP	WoLF PSORT	DeepLoc	LOCALIZER
Llu04G027350.1	Other	Chloroplast	Cytoplasm	−
Llu07G005270.1	Mitochondrial transfer peptide	Chloroplast	Cytoplasm	Chloroplast，Mitochondria
Llu07G005280.1	Other	Chloroplast	Cytoplasm	−
Llu07G005380.1	Chloroplast transfer peptide	Chloroplast	Cytoplasm	Chloroplast
Llu14G003660.1	Mitochondrial transfer peptide	Chloroplast	Cytoplasm	−
Llu16G009010.1	Mitochondrial transfer peptide	Chloroplast	Cytoplasm	Chloroplast
Llu16G009020.1	Other	Vacuole，Chloroplast	Cytoplasm	Chloroplast
Llu20G011750.1	Other	Chloroplast	Cytoplasm	−
Llu21G012810.1	Other	Chloroplast	Cytoplasm	−
Llu21G013200.1	Other	Vacuole，Chloroplast	Cytoplasm	−
Llu21G013360.1	Chloroplast transfer peptide	Chloroplast	Cytoplasm	−
Llu22G005380.1	Other	Chloroplast	Cytoplasm	−

3.3 基因结构与保守基序分析

对鉴定得到的 *LlUGT* 基因进行结构分析（图 2），结果显示，*LlUGT* 基因的 CDS 数量介于 1～14 个，其中大多数基因仅含有 1～3 个 CDS。*LlUGT75* 亚家族与大多数 *LlUGT* 基因相似，整体基因结构相对简单，CDS 区域占比较高，UTR 区域较少，表明 *LlUGT* 基因家族在结构上具有较高的相似性和一定的保守性。

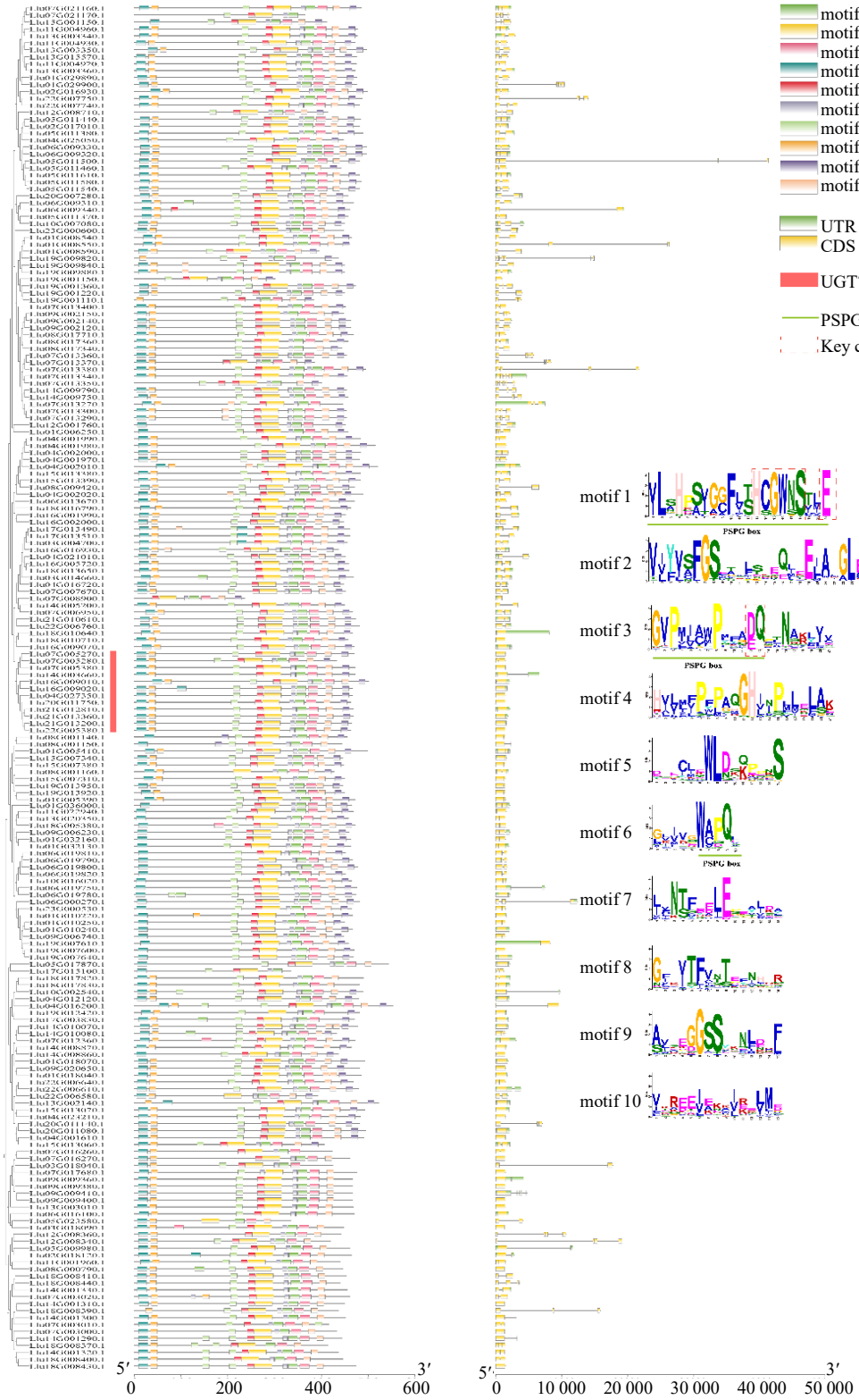


图 2 女贞 *UGT* 基因家族的基因结构与保守基序分析

Fig. 2 Gene structure and conserved motifs of *LlUGT* gene family in *L. lucidum*

采用 MEME 对 197 个 LlUGT 蛋白序列进行保守基序分析，共鉴定出 10 个 motif，其长度为 10～39 个氨基酸不等。保守基序可视化结果显示（图 2），LlUGT75 亚家族成员均含有 10 个 motif，在氨基酸序列上表现出较高的保守性（图 3）；而其他亚家族的部分成员存在 motif4、motif8 或 motif9 缺失的现象。总体来看，各 motif 在不同 LlUGT 蛋白中的组成虽存在一定差异，但整体分布仍具有较明显的规律性，其排列顺序主要为 motif4、motif8、motif7、motif5、motif2、motif6、motif1、motif3、motif10 和 motif9。除 motif4、motif8 和 motif9 在部分蛋白中缺失外，其余 7 个 motif 在大多数 LlUGT 蛋白中均较为保守，且排列顺序高度一致。值得注意的是，位于蛋白 C 端且相邻分布的 motif1、motif3 和 motif6 与植物 UGT 家族特有的 PSPG 保守区域密切相关[30-31]。该区域通常位于植物 UGT 蛋白 C 端，并与 UDP-糖基供体的识别和结合密切相关，提示其在 LlUGT 的催化功能中可能具有重要作用。

3.4　染色体定位与共线性分析

根据女贞基因组注释信息，利用 TBtools 对 *LlUGT* 基因在染色体上的分布进行可视化分析。结果显示（图 4），*LlUGT* 基因在女贞 23 条染色体上呈不均匀分布，其中 Chr1、Chr4、Chr5、Chr6、Chr7、Chr14、Chr18 和 Chr19 上的 *LlUGT* 基因数量明显多于其他染色体。进一步分析发现，*LlUGT75* 亚家族与其他 *LlUGT* 基因类似，其成员在单条染色体上的分布多集中于特定区域，随机分布现象较少，整体呈现一定的簇状分布特征。上述结果提示，女贞 *UGT* 基因家族的扩张可能与串联复制事件密切相关。

为进一步解析女贞中潜在的基因复制事件，并揭示 *LlUGT* 基因家族的扩张模式及其进化机制，采用 One Step MCScanX-Super Fast 对 *LlUGT* 基因进行种内共线性分析。结果表明（图 5-A），女贞 23 条染色体上均检测到基因复制事件，*LlUGT* 基因共鉴定到 59 对共线性基因对，其中 *LlUGT75* 亚家族包含 4 对共线性基因对。进一步对整个 *LlUGT* 基因家族分析发现，Chr1、Chr4、Chr7 和 Chr14 上的共线性基因对数量相对较多，这与 *LlUGT* 基因在这些染色体上的富集分布特征基本一致。随后 *LlUGT* 基因复制类型统计显示（图 5-B），*LlUGT* 基因复制类型主要包括全基因组/片段复制、串联复制、分散复制及近端复制，其中以全基因组/片段复制为主，表明其可能是 *LlUGT* 基因家族扩张的主要驱动因素。

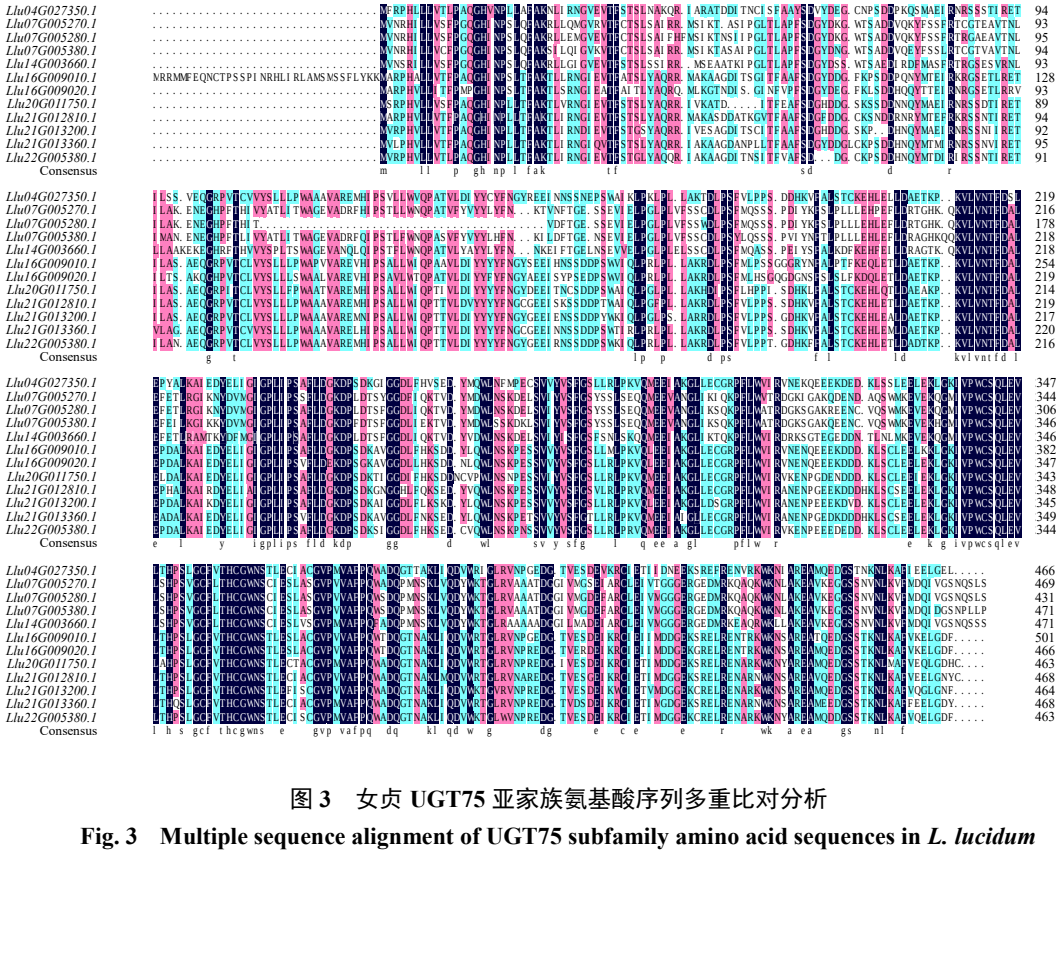


图 3　女贞 UGT75 亚家族氨基酸序列多重比对分析

Fig. 3　Multiple sequence alignment of UGT75 subfamily amino acid sequences in *L. lucidum*

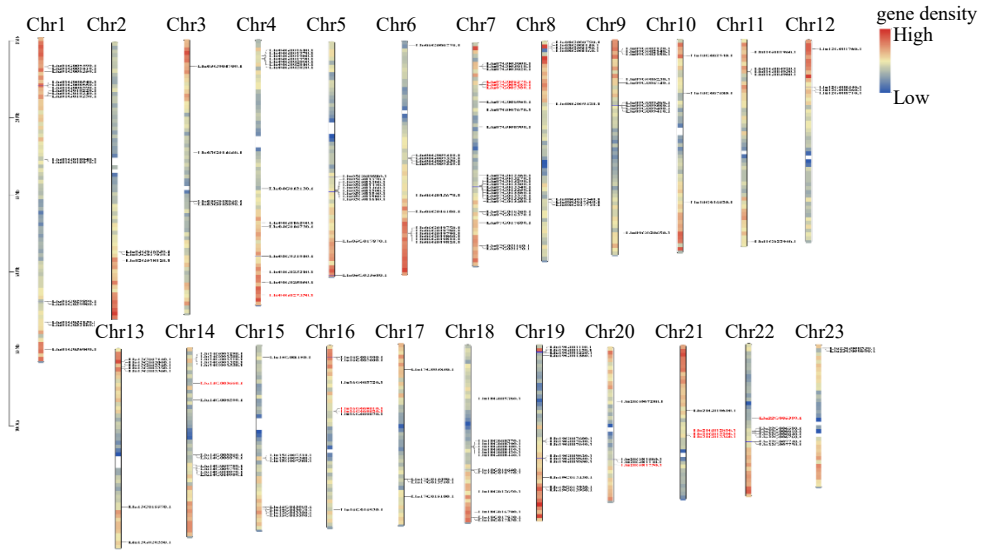
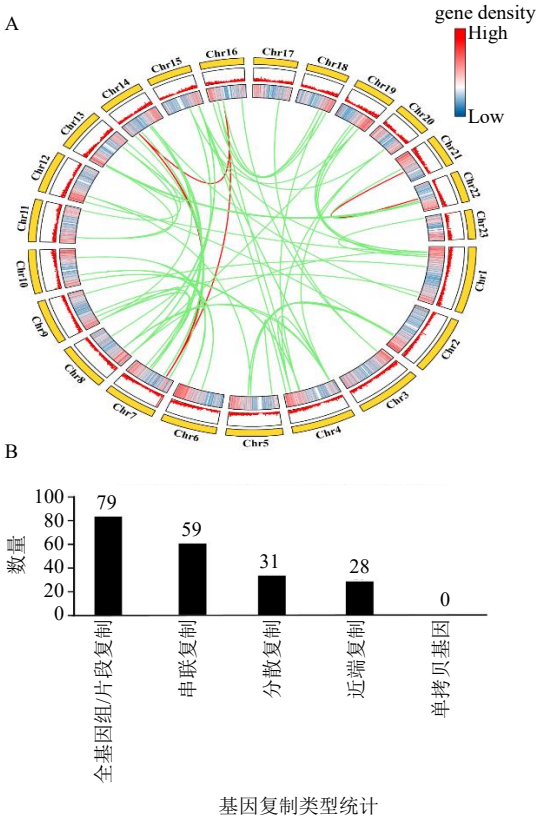


图 4　女贞 *UGT* 的染色体定位 (*LlUGT75* 亚家族基因标记为红色)

Fig. 4　Chromosomal distribution of *LlUGT* in *L. lucidum* (*LlUGT75* subfamily genes are marked in red)



LlUGT 共线性基因对用绿色标记，*LlUGT75* 共线性基因对用红色标记。

Collinear gene pairs of *LlUGT* marked in green and those of *LlUGT75* marked in red.

图 5　女贞 *UGT* 基因家族的种内共线性分析 (A) 与基因复制类型统计 (B)

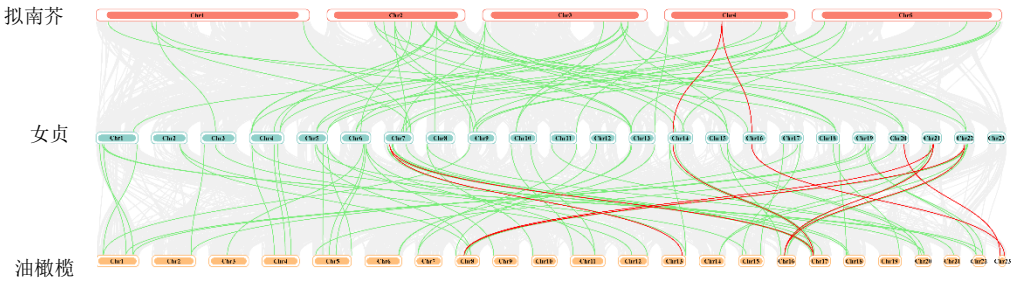
Fig. 5　Intraspecific collinearity analysis (A) and gene duplication types (B) of *LlUGT* gene family in *L. lucidum*

进一步将女贞与模式植物拟南芥及近缘植物油橄榄进行种间共线性分析。结果显示（图 6），除女贞 Chr23 上未检测到与其他物种存在 UGT 共线性关系外，女贞与拟南芥之间共鉴定到 53 对共线性 *UGT* 基因对，与油橄榄之间共鉴定到 103 对共线性 *UGT* 基因对。从基因家族扩张的角度分析，*LlUGT75* 亚家族与整个 *LlUGT* 基因家族表现出相似的共线性模式，即拟南芥中的单个 *UGT* 基因往往对应女贞中的多个 *LlUGT* 基因。这表明两物种中的相关 *UGT* 基因可能来源于共同祖先，同时也进一步支持女贞 *UGT* 基因家族在进化过程中发生扩张的推测。由于女贞与油橄榄同属木犀科植物，二者在系统发育上具有较近的亲缘关系。与女贞和拟南芥之间的共线性关系相比，女贞与油橄榄之间鉴定到的共线性 *UGT* 基因数量更多。聚焦于 *LlUGT75* 基因家族在，相较于拟南芥与女贞，除存在多对一的同源对应模式外，女贞与油橄榄还存在更多的一对一、一对多及多对多等同源对应模式，说明该基因家族在 2 物种间具有较高的保守性[32]。

3.5　*LlUGT75* 表达模式分析

目前，基因组中蛋白编码基因的鉴定及功能注释主要依赖于开放阅读框预测和同源序列比对，但仅依靠序列信息仍难以准确判定特定代谢途径中的功能基因。结合女贞子常于冬至前后采收的特性，并参考该时期的转录组表达数据，在去除未表达基因（FPKM＜1）后，最终筛选得到 7 个*UGT75* 家族候选基因，即 *Llu07G005270.1*、*Llu07G*

005380.1、*Llu14G003660.1*、*Llu16G 009010.1*、*Llu16G009020.1*、*Llu21G012810.1* 和 *Llu21G013200.1*。RT-qPCR 分析结果显示（图 7-A），除 *Llu07G005380.1* 外，其余 6 个候选基因在成熟后不同采收时间点上均表现出不同程度的表达差异。进一步的聚类分析结果表明（图 7-B），*Llu07G005270.1*、*Llu16G009020.1* 和 *Llu21G012810.1* 的表达模式较为相似，均呈现前期升高、后期下降的趋势；其余 4 个基因则表现为前期下降、后期回升。值得注意的是，部分在染色体上呈簇状分布且同属 *UGT75* 家族的基因，其表达模式并不完全一致，例如 *Llu16G009010.1* 与 *Llu16G009020.1* 的表达水平存在明显差异，说明 *UGT75* 家族成员在生物合成过程中可能发生功能分化。

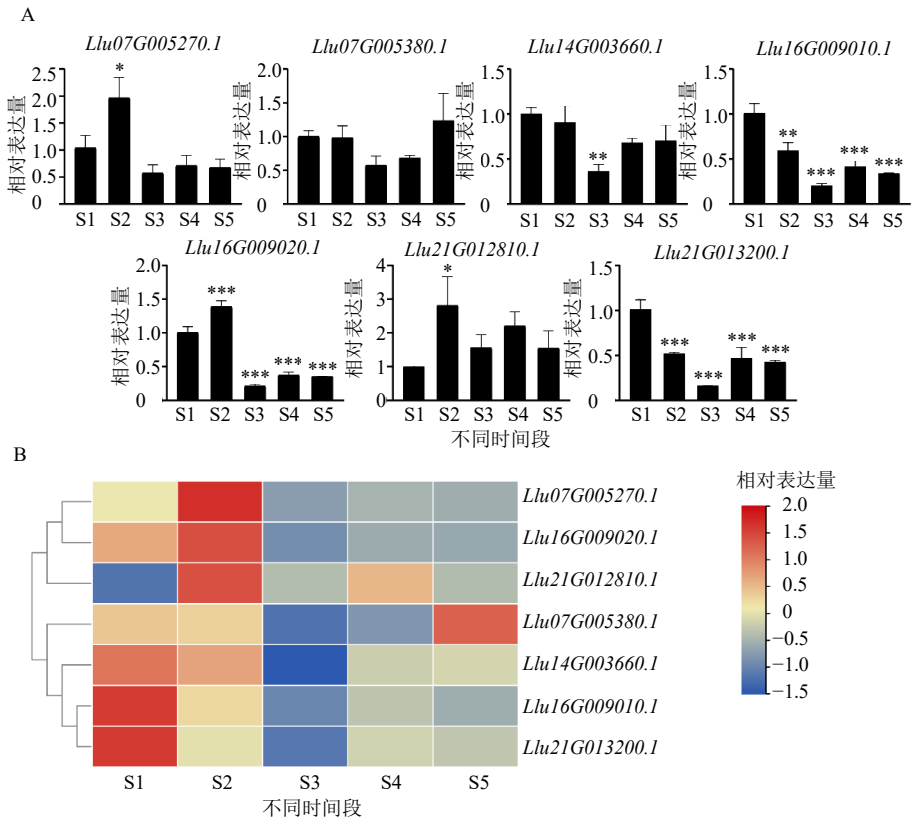


LlUGT 共线性基因对用绿色标记，*LlUGT75* 共线性基因对用红色标记。

Collinear gene pairs of *LlUGT* marked in green and those of *LlUGT75* marked in red.

图 6　女贞、拟南芥与油橄榄 *UGT* 基因家族的种间共线性分析

Fig. 6　Interspecific collinearity analysis of *UGT* gene family among *L. lucidum*, *Arabidopsis thaliana* and *Olea europaea*



与 S1 比较：$^{*}P<0.05$　$^{**}P<0.01$　$^{***}P<0.001$。

$^{*}P<0.05$　$^{**}P<0.01$　$^{***}P<0.001$ *vs* S1.

图 7　*LlUGT75* 亚家族基因不同时间段表达量柱状图（A）和热图（B）

Fig. 7　Bar chart (A) and heatmap (B) of expression levels of seven *LlUGT75* subfamily genes at different harvest dates

基于已发表代谢组数据集的再分析结果，进一步对该生物合成路径相关代谢物与候选基因表达量进行相关性分析（图 8-A）。由于 GMO 含量数据获取受限，难以对其与候选基因之间的关系进行直接分析，因此本研究进一步选取其底物 OME 及下游产物开展相关性分析。结果显示（图 8-B），除 *Llu16G009010.1* 与女贞苷之间在未多重校正分析中呈现出较为显著的正相关外，其余候选基因与代谢物之间的相关性 FDR 校正后均未达到统计学显著水平。值得注意的是，*Llu21G013200.1* 与 OME 及其下游代谢产物之间虽未达到显著相关性标准，但在相关性方向上表现为与代谢通路变化一致的趋势性模式，即与底物 OME 呈负相关、与下游产物呈正相关。因此，该基因可能在该生物合成过程中具有潜在的关联性，但该结果仅为趋势性提示，尚需进一步功能实验验证。在此基础上，进一步构建了 *LlUGT75* 候选基因与环烯醚萜生物合成通路基因之间的共表达网络（图 8-C），用于从基因层面解析其表达关联模式。结果显示，候选基因与通路基因之间存在不同程度的正负相关关系，其中部分基因表现出较高相关性（$|\rho|\geq 0.6$）。尤其是 *Llu14G003660.1* 与多个通路基因之间具有相对更紧密的连接关系，提示其可能在该代谢网络中处于较为关键的关联位置，而候选基因整体相关性仍以中低水平为主。

4 讨论

目前，UGT 已在拟南芥、红花、柑橘、樱桃等多种植物中得到较为广泛的鉴定与研究，但相关功能研究仍主要集中于苯丙素类化合物的糖基化修

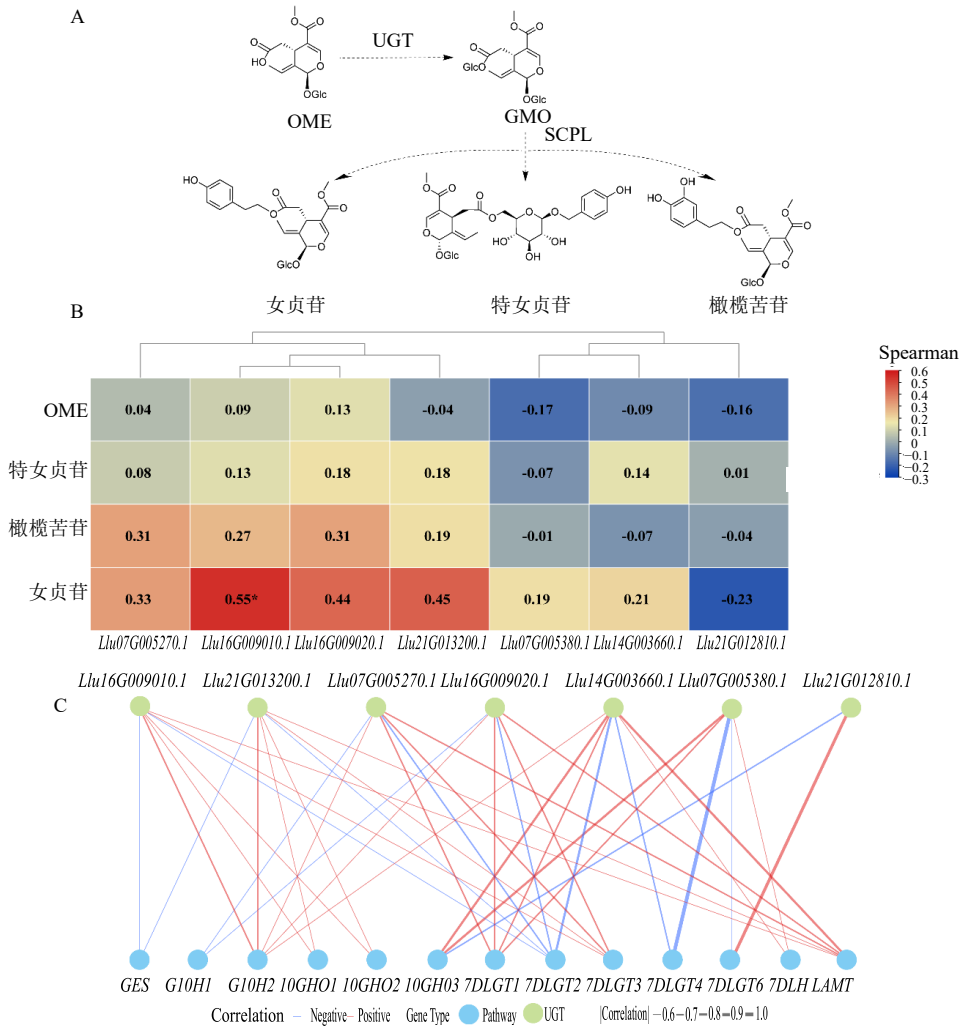


图 8　女贞环烯醚萜类化合物潜在生物合成路径（A）及其代谢物（B）与通路基因（C）的共表达分析

Fig. 8　Iridoid putative biosynthetic pathway (A) in *L. lucidum* and co-expression analysis of their metabolites (B) and pathway genes (C)

饰[33-35]。相比之下，女贞中有关 UGT 的研究相对较少，尤其是在复杂萜类化合物糖基化修饰方面仍缺乏系统报道。因此，系统鉴定女贞 *UGT* 基因家族并筛选与环烯醚萜糖基化相关的候选基因，对于解析环烯醚萜类糖基化修饰及其代谢调控机制具有重要意义。

本研究基于女贞基因组共鉴定获得 197 个 *LlUGT* 候选基因，并结合拟南芥中功能已知的 UGT 蛋白序列进行系统发育分析，将其划分为 12 个亚家族。与其他植物相比，女贞 UGT 家族分组数量虽存在一定差异，但总体上均呈现出较高的家族扩张程度和明显的亚家族分化特征。已有研究表明，花生、连翘和马铃薯中的 UGT 家族分别可划分为 16、17 和 18 个组，说明 UGT 家族在不同植物中均经历了不同程度的分化与扩张[36-38]。这种广泛存在的 UGT 家族扩张与亚家族分化现象表明，该基因家族在植物进化过程中可能通过基因复制与功能分化不断拓展其底物识别谱，从而增强植物对多样化内源次生代谢物及外界环境胁迫的适应能力。UGT75 亚家族作为 UGT 家族中与次生代谢糖基化密切相关的重要分支，其成员的扩张与分化可能进一步强化其在不同底物识别能力及时空表达调控方面的功能分工。目前已有研究表明，UGT75 亚家族成员在多种植物中主要参与黄酮类及相关苯丙烷类化合物的糖基化修饰，但其底物谱仍具有一定多样性与扩展潜力[39-40]。对于女贞而言，其 UGT75 亚家族的扩张可能为环烯醚萜类等药效相关次生代谢物的糖基化修饰提供遗传基础，并通过不同成员间的功能分化实现对多种底物的精细调控，从而进一步促进其代谢多样性与化学成分积累。

与此同时，与其他植物中的 *UGT* 基因家族类似，女贞 *LlUGT* 基因在染色体上呈不均匀分布，并表现出一定的簇状分布特征。种内和种间共线性分析进一步表明女贞中存在基因复制事件，其中全基因组/片段复制、串联复制可能在 *LlUGT* 基因家族扩张过程中发挥着重要的作用[41-42]。上述差异可能与物种特异性的进化历程、串联重复或片段重复等基因复制事件，以及不同植物对萜类、酚类及生物碱类等次生代谢产物糖基化修饰需求的差异密切相关。因此，*LlUGT* 亚家族的多样性不仅反映出女贞 *UGT* 家族在进化上的复杂性，也为其功能分化及多种活性成分的糖基化修饰提供了重要的基因基础。

现有研究推测，GMO 可能是橄榄苦苷、特女贞苷等环烯醚萜类活性成分生物合成过程中的重要前体，其形成过程可能涉及 UGT 介导的糖基化反应[43]。目前，与该过程相关的 UGT 仅在与女贞同科的植物油橄榄中有所报道，且系统发育分析表明其与拟南芥 *AtUGT75* 聚为一组，提示 UGT75 亚家族可能参与 GMO 生成相关的糖基化步骤[23, 44]。基于此，在女贞中系统鉴定到 12 个 *LlUGT75* 候选基因，其编码蛋白的氨基酸数目在 432～501 个，相对分子质量为 47 890～56 200，理论等电点为 4.88～5.53，不稳定系数为 41.15～54.07，脂肪族指数为 82.74～93.50，整体表现为弱酸性、亲水性蛋白。已有研究表明，环烯醚萜类化合物的生物合成过程主要与胞质、内质网及液泡等细胞区室相关，且已知 UGT 大多数定位在胞质，而较少部分 LlUGT75 蛋白确实定位于叶绿体，则其可能涉及代谢中间体的跨细胞器运输或特定代谢途径的区室化调控[45-47]。值得注意的是，目前仅基于生物信息学预测尚无法确认其真实定位，因此 LlUGT75 蛋白的亚细胞定位及其与环烯醚萜代谢之间的关系仍需通过 GFP 融合蛋白进行亚细胞定位等实验开展深入分析验证。进一步结构分析表明，*LlUGT75* 亚家族成员在基因结构和保守基序组成上具有较高的相似性，且均含有植物 UGT 家族典型的 PSPG 保守序列，说明其在 UDP-糖供体识别及催化功能上具有较高保守性，这也为其参与 GMO 生成的糖基化反应提供结构基础。尽管 *LlUGT75* 亚家族在结构上表现出较强保守性，其表达模式却呈现出明显差异，其中 7 个 *LlUGT75* 候选基因在不同采收时期表现出较为显著的动态变化，提示该亚家族成员在保持结构相对保守的同时，可能已发生一定程度的功能分化。同时，部分在染色体上呈簇状分布且同属 *UGT75* 家族的基因仍表现出不同的表达特征，说明这些基因在糖基化修饰过程中可能具有不同的底物偏好或反应特异性。由于 GMO 本身直接检测和准确定量较为困难，本研究进一步结合其底物 OME 及下游产物的代谢物含量变化与 *LlUGT75* 候选基因表达量进行相关性分析，尽管相关性分析经 FDR 校正后未检测到显著相关关系，但 *Llu21G013200.1* 与相关代谢物之间呈现一致的趋势性变化，提示其可能在该代谢过程的调控层面具有一定关联性。考虑到植物次生代谢过程通常具有较强的时空特异性及多酶协同调控特征，单一转录水平与代谢物积累之

间难以表现出稳定的强相关关系。进一步共表达网络分析从基因层面补充了这一结果，表明 *LlUGT75* 亚家族成员与环烯醚萜生物合成通路基因之间存在一定的协同表达关系，其中 *Llu14G003660.1* 可能在该网络中处于相对重要的连接位置。综合来看，*LlUGT75* 亚家族更可能参与该代谢途径的调控或辅助修饰过程，而非单一决定性催化步骤，其具体生物学功能仍需进一步通过酶活及遗传学实验验证。

5 结语

本研究系统鉴定女贞 *LlUGT* 基因家族，共获得 197 个 *LlUGT* 基因，并将其划分为 12 个亚家族。*LlUGT* 基因在染色体上呈不均匀分布，且具有一定的簇状分布特征；种内共线性分析表明，该家族扩张可能与基因复制事件密切相关。进一步筛选获得 12 个可能参与 GMO 生物合成的 *LlUGT75* 候选基因，其编码蛋白整体表现为弱酸性、亲水性。多组学分析显示，相关性分析显示，*Llu21G013200.1* 与 GMO 的底物及其下游代谢产物呈趋势性关联，但经 FDR 校正后未达统计学显著水平。共表达网络分析表明，*LlUGT75* 候选基因与环烯醚萜生物合成通路基因存在一定表达协同关系，其中 *Llu14G003660.1* 连接更为紧密。上述研究初步揭示女贞 *UGT* 基因家族的基本特征及 *LlUGT75* 亚家族的潜在功能，为进一步解析其参与环烯醚萜类化合物生物合成的分子机制提供了理论依据。

本研究为后续挖掘女贞 *UGT75* 亚家族关键功能基因及阐明相关活性成分生物合成机制提供一定的参考。随着多组学联合分析技术的不断发展，复杂天然产物生物合成途径的解析将更加深入[48-49]。未来结合基因工程、代谢工程、合成生物学及发酵工程等技术手段，有望逐步构建高效、低成本的细胞工厂，从而为复杂活性天然产物的绿色制造与高效利用提供新的思路。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

[1] Chen L P, Huang D, Jiang L, *et al*. A review of botany, phytochemistry, pharmacology, and applications of the herb with the homology of medicine and food: *Ligustrum lucidum* W. T. Aiton [J]. *Front Pharmacol*, 2024, 15: 1330732.

[2] 中国药典 [S]. 一部. 2025: 49.

[3] 孙乐, 张学兰, 李玥, 等. 女贞子不同炮制品配伍的二至丸改善慢性酒精性肝损伤作用研究 [J]. 时珍国医国药, 2025, 36(5): 868-872.

[4] Long Y T, Li Y M, Ma Z N, *et al*. *Epimedii Folium* and *Ligustri Lucidi Fructus* synergistically delay renal aging through AMPK/ULK1/Bcl2L13-mediated mitophagy [J]. *J Ethnopharmacol*, 2025, 346: 119668.

[5] Zuo L J, Ge X J, Qiao Q M, *et al*. Metabolomics analysis on different parts of *Ligustrum lucidum* Ait. based on UPLC-Q-TOF-MS [J]. *J AOAC Int*, 2025, 108(5): 786-795.

[6] Li H, Yao W F, Liu Q N, *et al*. Application of UHPLC-ESI-Q-TOF-MS to identify multiple constituents in processed products of the herbal medicine *Ligustri Lucidi Fructus* [J]. *Molecules*, 2017, 22(5): 689.

[7] Yeon S W, Choi S R, Liu Q, *et al*. Therapeutic potentials of secoiridoids from the fruits of *Ligustrum lucidum* Aiton against inflammation-related skin diseases [J]. *Pharmaceuticals*, 2022, 15(8): 932.

[8] Yu H, Xu H, Yang X Y, *et al*. Gut microbiota-based pharmacokinetic-pharmacodynamic study and molecular mechanism of specnuezhenide in the treatment of colorectal cancer targeting carboxylesterase [J]. *J Pharm Anal*, 2023, 13(9): 1024-1040.

[9] Guo L C, Qiao J L, Huo J W, *et al*. Plant iridoids: Chemistry, dietary sources and potential health benefits [J]. *Food Chem X*, 2025, 27: 102491.

[10] 沈燚, 马利, 张巧艳, 等. 女贞子环烯醚萜总苷纯化工艺的优化 [J]. 中成药, 2018, 40(6): 259-265.

[11] Liu J, Liu Z Y, Wang L L, *et al*. Bioactivity-guided isolation of immunomodulatory compounds from the fruits of *Ligustrum lucidum* [J]. *J Ethnopharmacol*, 2021, 274: 114079.

[12] Wang F Q, Jiang Z N, Gao J G, *et al*. Analysis of the *Rehmannia chingii* genome identifies *RcCYP72H7* as an epoxidase in iridoid glycoside biosynthesis [J]. *Nat Commun*, 2025, 16: 6035.

[13] Li T, Yu X, Ren Y M, *et al*. The chromosome-level genome assembly of *Gentiana dahurica* (Gentianaceae) provides insights into gentiopicroside biosynthesis [J]. *DNA Res*, 2022, 29(2): dsac008.

[14] Xu Q, Liu C, Li B, *et al*. A chromosome-scale genome assembly and epigenomic profiling reveal temperature-dependent histone methylation in iridoid biosynthesis regulation in *Scrophularia ningpoensis* [J]. *Hortic Res*, 2025, 12(3): uhae328.

[15] Hao X L, Wang C, Zhou W, *et al*. *OpNAC1* transcription factor regulates the biosynthesis of the anticancer drug camptothecin by targeting loganic acid *O*-

methyltransferase in *Ophiorrhiza pumila* [J]. *J Integr Plant Biol*, 2023, 65(1): 133-149.

[16] Fu H H, Wang Y M, Mi F K, *et al*. Transcriptome and metabolome analysis reveals mechanism of light intensity modulating iridoid biosynthesis in *Gentiana macrophylla* Pall [J]. *BMC Plant Biol*, 2024, 24(1): 526.

[17] Verma B, Arora P, Hussain S, *et al*. UGT708 glycosyltransferases: Nature's architects of C-glycosides [J]. *Biotechnol Adv*, 2026, 87: 108787.

[18] 魏国, 顾郁青, 冯立国. 观赏植物 UDP-糖基转移酶研究进展 [J]. 植物遗传资源学报, 2024, 25(5): 751-762.

[19] Wang Y M, Zhang J X, Wang P, *et al*. Integrated transcriptomic and metabolomic analysis reveals tissue-specific flavonoid biosynthesis and *MYB*-mediated regulation of *UGT71A1* in *Panax quinquefolius* [J]. *Int J Mol Sci*, 2025, 26(6): 2669.

[20] Le D D, Kim W, Lim S, *et al*. Identification of three groups of ginsenoside biosynthetic UDP-glycosyltransferases from *Gynostemma pentaphyllum* [J]. *Plant Sci*, 2021, 313: 111069.

[21] Yang F L, Wang Y H, Zhou W T, *et al*. Glycosylation of glyphosate drives residue reduction and herbicide tolerance in rice [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2026, 123(9): e2516099123.

[22] Zhou P N, Dang J J, Jiang Z, *et al*. Transcriptome and metabolome analysis revealed the dynamic change of bioactive compounds of *Fructus Ligustri Lucidi* [J]. *BMC Plant Biol*, 2024, 24(1): 489.

[23] Calderini O, Kamileen M O, Nakamura Y, *et al*. Comparative transcriptomic and co-expression analyses enable the discovery of key enzymes responsible for oleuropein biosynthesis in olive (*Olea europaea*) [J]. *Plant Commun*, 2026, 7(4): 101713.

[24] Li Y, Yuan M J, Zhang Z Y, *et al*. The gap-free genome assembly and multi-omics analyses illustrate the evolutionary history and the synthesis of medicinal components of *Ligustrum lucidum* [J]. *Plant J*, 2025, 121(4): e70029.

[25] Chen C J, Wu Y, Li J W, *et al*. TBtools-II: A "one for all, all for one" bioinformatics platform for biological big-data mining [J]. *Mol Plant*, 2023, 16(11): 1733-1742.

[26] Letunic I, Bork P. Interactive Tree of Life (iTOL) v6: Recent updates to the phylogenetic tree display and annotation tool [J]. *Nucleic Acids Res*, 2024, 52(W1): W78-W82.

[27] Tamura K, Stecher G, Kumar S. MEGA11: Molecular evolutionary genetics analysis version 11 [J]. *Mol Biol Evol*, 2021, 38(7): 3022-3027.

[28] Duvaud S, Gabella C, Lisacek F, *et al*. Expasy, the Swiss bioinformatics resource portal, as designed by its users [J]. *Nucleic Acids Res*, 2021, 49(W1): W216-W227.

[29] Bailey T L, Johnson J, Grant C E, *et al*. The MEME suite [J]. *Nucleic Acids Res*, 2015, 43(W1): W39-W49.

[30] Wang J, Hou B K. Glycosyltransferases: Key players involved in the modification of plant secondary metabolites [J]. *Front Biol China*, 2009, 4(1): 39-46.

[31] Gachon C M M, Langlois-Meurinne M, Saindrenan P. Plant secondary metabolism glycosyltransferases: The emerging functional analysis [J]. *Trends Plant Sci*, 2005, 10(11): 542-549.

[32] Krishnamurthy P, Tsukamoto C, Ishimoto M. Reconstruction of the evolutionary histories of *UGT* gene superfamily in legumes clarifies the functional divergence of duplicates in specialized metabolism [J]. *Int J Mol Sci*, 2020, 21(5): 1855.

[33] 蔡鑫博, 刘楠, 李佳, 等. 红花黄酮类糖基转移酶基因 *CtUGT49* 功能表征及酶学特性分析 [J]. 中国中药杂志, 2023, 48(24): 6624-6634.

[34] Liao B, Liu X J, Li Y J, *et al*. Functional characterization of a highly efficient UDP-glucosyltransferase CitUGT72AZ4 involved in the biosynthesis of flavonoid glycosides in *Citrus* [J]. *J Agric Food Chem*, 2025, 73(9): 5450-5464.

[35] Feng C, Guo Q Q, Wu C B, *et al*. Identification and characteristic analysis of PavUGT48 as a novel UDP-glycosyltransferase with dual functions on anthocyanin and amygdalin biosynthesis in sweet cherry [J]. *Int J Biol Macromol*, 2025, 309(Pt 3): 143062.

[36] Ouyang L, Liu Y, Yao R N, *et al*. Genome-wide analysis of UDP-glycosyltransferase gene family and identification of a flavonoid *7-O-UGT* (*AhUGT75A*) enhancing abiotic stress in peanut (*Arachis hypogaea* L.) [J]. *BMC Plant Biol*, 2023, 23(1): 626.

[37] 李文文, 闫雪娇, 许家齐, 等. 连翘 *FsUGTs* 基因家族鉴定与分析 [J]. 中草药, 2026, 57(5): 1853-1863.

[38] Wu Y C, Liu J, Jiao B Z, et al. Genome-wide analysis of family-1 UDP-glycosyltransferases in potato (*Solanum tuberosum* L.): Identification, phylogenetic analysis and determination of response to osmotic stress [J]. *Genes*, 2023, 14(12): 2144.

[39] Dai X L, Shi X X, Yang C L, *et al*. Two UDP-glycosyltransferases catalyze the biosynthesis of bitter flavonoid 7-*O*-neohesperidoside through sequential glycosylation in tea plants [J]. *J Agric Food Chem*, 2022, 70(7): 2354-2365.

[40] Gan Y W, Yu B W, Liu R J, *et al*. Systematic analysis of

the UDP-glucosyltransferase family: Discovery of a member involved in rutin biosynthesis in *Solanum melongena* [J]. *Front Plant Sci*, 2023, 14: 1310080.

[41] Caputi L, Malnoy M, Goremykin V, *et al*. A genome-wide phylogenetic reconstruction of family 1 UDP-glycosyltransferases revealed the expansion of the family during the adaptation of plants to life on land [J]. *Plant J*, 2012, 69(6): 1030-1042.

[42] Yang F, Zhang L, Zhang X, *et al*. Genome-wide investigation of UDP-Glycosyltransferase family in Tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum*) [J]. *BMC Plant Biol*, 2024, 24(1): 249.

[43] Koudounas K, Thomopoulou M, Rigakou A, *et al*. Silencing of oleuropein β-glucosidase abolishes the biosynthetic capacity of secoiridoids in olives [J]. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 671487.

[44] Chen T T, Liu F F, Xiao D W, *et al*. The *Arabidopsis* UDP-glycosyltransferase75B1, conjugates abscisic acid and affects plant response to abiotic stresses [J]. *Plant Mol Biol*, 2020, 102(4/5): 389-401.

[45] Ma Y, Song J F, Sheng S A, *et al*. Genome-wide characterization of *Solanum tuberosum UGT* gene family and functional analysis of StUGT178 in salt tolerance [J]. *BMC Genomics*, 2024, 25(1): 1206.

[46] Liu Y L, Patra B, Singh S K, *et al*. Terpenoid indole alkaloid biosynthesis in *Catharanthus roseus*: Effects and prospects of environmental factors in metabolic engineering [J]. *Biotechnol Lett*, 2021, 43(11): 2085-2103.

[47] Li F F, Shahsavarani M, Handy-Hart C J, *et al*. Characterization of a vacuolar importer of secologanin in *Catharanthus roseus* [J]. *Commun Biol*, 2024, 7(1): 939.

[48] Shang Y, Huang S W. Multi-omics data-driven investigations of metabolic diversity of plant triterpenoids [J]. *Plant J*, 2019, 97(1): 101-111.

[49] Huo H L, Li J, Tian L M, *et al*. Multi-omics analysis reveals the role of *UGT72* family genes in arbutin biosynthesis in *Pyrus* and evolution driven by whole genome duplication [J]. *Int J Biol Macromol*, 2025, 291: 139005.

[责任编辑　时圣明]