

水稻UDP-糖基转移酶研究进展

郭 阳^{1,2,3*}, 张衷华^{1,2}, 唐中华^{1,2}, 方 军^{3,4}, 刘 佳^{3#}

¹东北林业大学化学化工与资源利用学院, 黑龙江 哈尔滨

²东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室, 黑龙江 哈尔滨

³中国科学院东北地理与农业生态研究所农业技术中心, 黑龙江 哈尔滨

⁴崖州湾国家实验室, 海南 三亚

收稿日期: 2026年3月30日; 录用日期: 2026年5月6日; 发布日期: 2026年5月14日

摘 要

糖基转移酶是生物体内一类至关重要的超家族酶, 负责催化活化的糖基供体(如UDP-葡萄糖)与特定的受体分子(包括蛋白质、脂质、激素、次级代谢物等)之间的糖基化反应。这种糖基化修饰是广泛参与植物的生长发育、次生代谢调控、激素平衡稳态维持以及逆境胁迫响应等关键生物学过程的生物体内最重要的修饰反应之一。水稻作为全球最重要的粮食作物之一, 同时也是单子叶模式植物, 其基因组中编码着庞大的UGT家族。由UDP-糖基转移酶(UGTs)催化的糖基化对于增强类黄酮的溶解度、生物活性和多样性很重要。本文旨在系统综述水稻UDP-糖基转移酶的研究现状, 重点围绕其修饰位点、种类、生物学功能以及在作物遗传改良中的应用潜力进行阐述, 在此基础上展望其未来研究方向, 以期水稻功能基因组学研究和高效育种工作的推进提供重要的理论参考。最后, 本文对当前研究面临的挑战和未来发展方向进行了展望, 以期水稻糖基转移酶的深入研究和实践应用提供全面的参考依据。

关键词

水稻, UDP-糖基转移酶, 糖基化, 类黄酮, 生物学功能

Research Progress of Rice UDP-Glycosyltransferase

Yang Guo^{1,2,3*}, Zhonghua Zhang^{1,2}, Zhonghua Tang^{1,2}, Jun Fang^{3,4}, Jia Liu^{3#}

¹College of Chemistry, Chemical Engineering and Resource Utilization, Northeast Forestry University, Harbin Heilongjiang

²Key Laboratory of Forest Plant Ecology, Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin Heilongjiang

³Center for Agricultural Technology, Northeast Institute of Geography and Agroecology, Harbin Heilongjiang

⁴Yazhouwan National Laboratory, Sanya Hainan

*第一作者。

#通讯作者。

Abstract

Glycosyltransferases is a crucial superfamily of enzymes in organisms, responsible for catalyzing the glycosylation reactions between activated sugar donors (such as UDP-glucose) and specific acceptor molecules (including proteins, lipids, hormones, secondary metabolites, etc.). This glycosylation modification is one of the most important modification reactions in organisms, widely involved in key biological processes such as plant growth and development, regulation of secondary metabolism, maintenance of hormone homeostasis, and responses to abiotic stress. *Oryza sativa* L., as one of the most important food crops in the world and a model monocot plant, has a large UGT family encoded in its genome. Glycosylation catalyzed by UDP-Glycosyltransferases (UGTs) is important for enhancing the solubility, bioactivity, and diversity of flavonoids. This paper aims to systematically review the current research on UDP-glycosyltransferases in rice, focusing on their modification sites, types, biological functions, and potential applications in crop genetic improvement. Based on this, it also looks forward to future research directions, intending to provide important theoretical references for the advancement of functional genomics research and efficient breeding work in rice. Finally, this paper discusses the current challenges and future development directions in this field, aiming to offer a comprehensive reference for in-depth research and practical applications of rice glycosyltransferases.

Keywords

Rice, UDP-Glycosyltransferase, Glycosylation, Flavonoids, Biological Function

Copyright © 2026 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

水稻(*Oryza sativa* L.)主要分布在亚洲地区, 亚洲的水稻种植面积占全球水稻种植面积的 90%左右。植物中存在的大部分生化多样性是各种修饰的结果, 这些修饰的机制主要改变其前体分子的生物功能。糖基化是由 UDP-糖基转移酶(UGTs)介导的次级代谢物的主要修饰之一。

类黄酮化合物是次级代谢物之一, 广泛存在于植物中, 并在生物过程中发挥着至关重要的作用。黄酮类化合物是植物次生代谢产物中最重要、最大的一类, 是遗传学、生物化学和分子生物学领域研究最多的天然产物之一[1], 有超过 9000 种已知化合物[2]-[4]。类黄酮化合物包括 C6-C3-C6 碳骨架沿着与两个苯环(环 A 和环 B)通过三碳杂环吡喃 C 环互连[1], 并且基于 A、B 和 C 环的结构考虑和修饰, 可以将其细分为六个主要类别, 包括黄酮、黄烷酮、黄酮醇、黄烷醇、花青素和异黄酮[5] [6]。

植物黄酮类化合物的生物合成途径起始于苯丙氨酸代谢, 是次生代谢的核心分支。苯丙氨酸经苯丙氨酸解氨酶(PAL)等作用, 转化为香豆酰-CoA。香豆酰-CoA 与丙二酰-CoA 在关键酶查尔酮合酶(CHS)催化下缩合, 生成了母体化合物查尔酮。查尔酮在查尔酮异构酶(CHI)作用下立体专一地环化, 形成黄酮基本骨架——黄烷酮(如柚皮素)。以黄烷酮为枢纽, 经过一系列羟基化、还原、氧化、糖基化等酶促修饰, 分支合成各类黄酮(如木犀草素)、黄酮醇(如槲皮素)、异黄酮、花青素等最终产物(图 1)。类黄酮化合物通过羟化酶、糖基转移酶、酰基转移酶和甲基转移酶等酶介导的羟基化、糖基化、酰化和甲基化等修饰机

制, 尽管核心黄酮结构的复杂性相对有限, 但在植物界中分布着大量多样的、修饰过的结构型黄酮[7]; 类黄酮的糖基化通常由 UDP-糖基转移酶(UGT)介导[8], 它赋予核心黄酮复杂性, 增强分子稳定性和溶解度, 改变其化学性质, 影响其亚细胞转运性和生物活性[9]-[11]。尽管类黄酮化合物, 尤其是黄酮醇在模式植物中得到广泛的研究, 并且其代谢的调节在很大程度上已经被揭示。然而其在水稻中代谢的自然变化仍有待阐明。

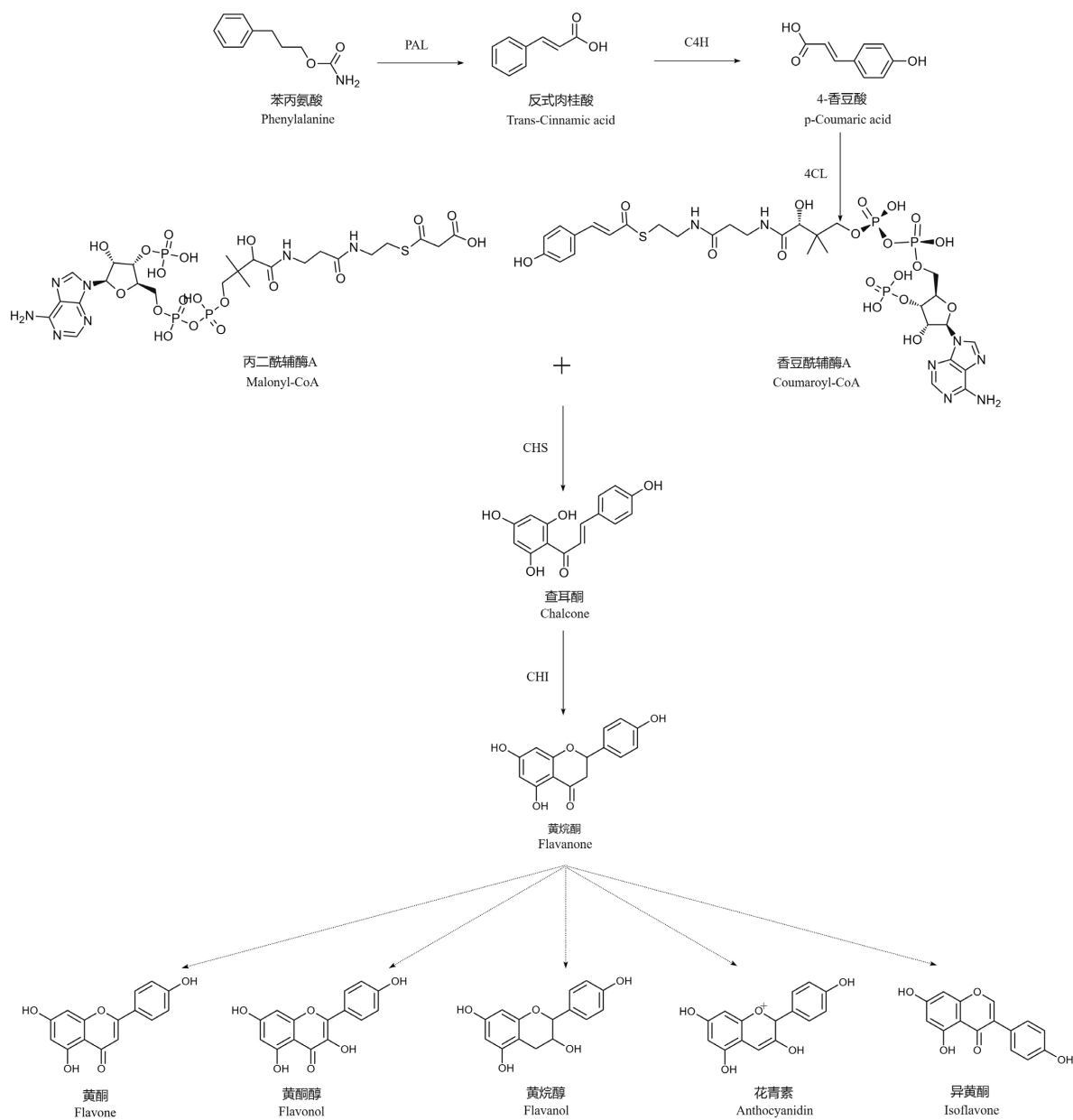


Figure 1. Flavonoid biosynthesis pathway

图 1. 黄酮类化合物生物合成途径

2. UDP-糖基转移酶修饰位点

广泛分布于原核生物、真核生物、古细菌和病毒中的糖基转移酶(Glycosyltransferases, GTs), 可催化

特定糖基供体和受体发生反应形成糖苷键。该酶是高度分化的多基因家族，根据 CAZy 数据库，可分为 106 个家族[12]。其中负责催化类黄酮化合物糖基化的糖基转移酶基因，大部分属于植物尿苷二磷酸糖基转移酶(Uridine Diphosphate Glycosyltransferase, UGT, GT family 1)。

类黄酮 UGT 具有糖受体和糖供体的多样性和特异性[13]。类黄酮 UGT 根据糖基化反应中修饰位点的不同，可分为类黄酮的 3-*O*-糖基转移酶、5-*O*-糖基转移酶、7-*O*-糖基转移酶以及 *C*-糖基转移酶[14][15]。类黄酮 UGT 的糖受体包括黄酮、黄酮醇、黄烷醇、黄烷酮、花青素和异黄酮等。在 UDP-糖供体中，UDP-葡萄糖是最常见的活化糖供体，还有 UDP-半乳糖、UDP-鼠李糖、UDP-木糖和 UDP-葡萄糖醛酸(图 2)等 UDP 糖类[15]，GGT 催化合成的双糖主要包括芸香糖(6-*O*- α -L-鼠李糖-D-葡萄糖)、槐糖(2-*O*- β -D-葡萄糖-D-葡萄糖)、新橙皮糖(2-*O*- α -L-鼠李糖-D-葡萄糖)等，较少有 3 个以上的糖连接[16][17]。

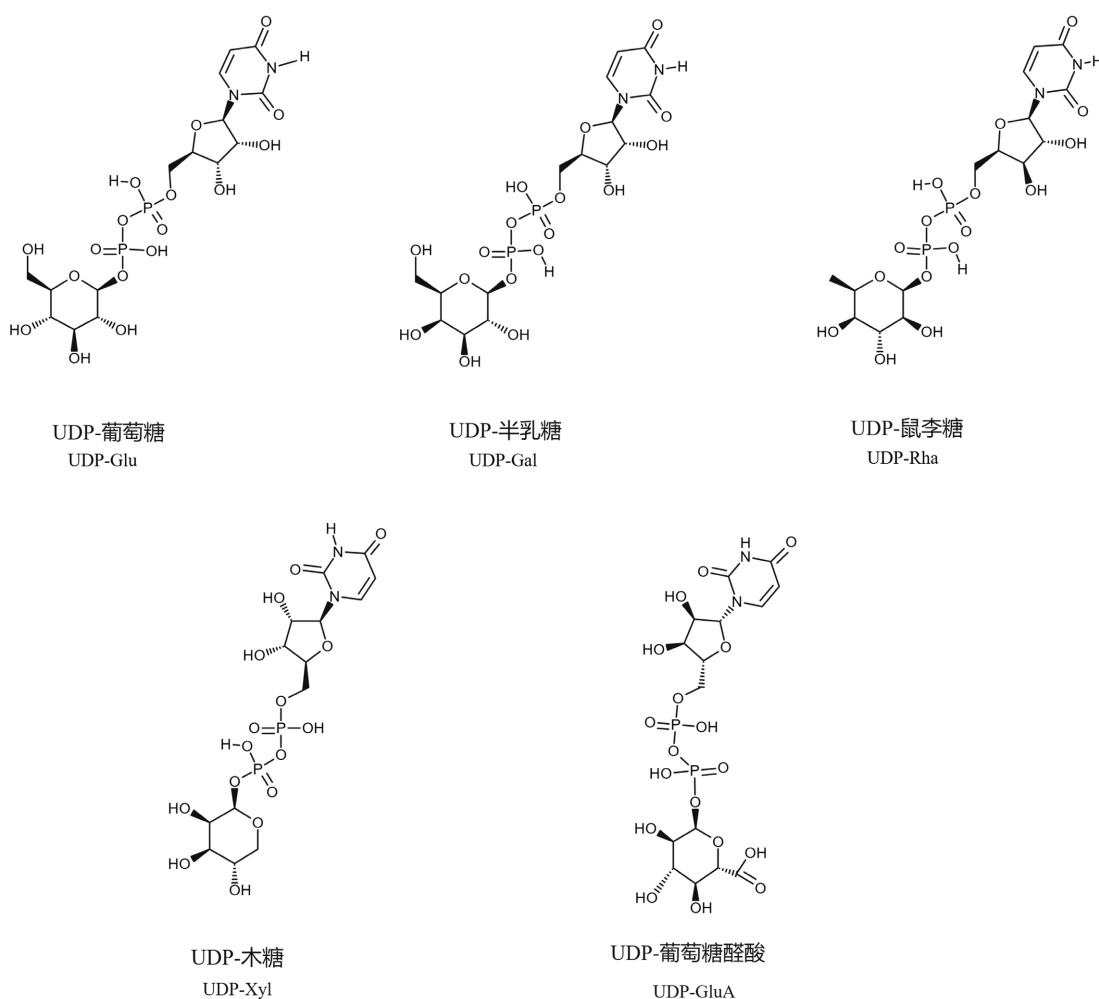


Figure 2. Glycosyl donor
图 2. 糖基供体

2.1. 类黄酮 3-*O*-糖基转移酶

类黄酮 3-*O*-糖基转移酶已在许多植物物种中被鉴定和鉴定。例如，从黄芩(*Scutellaria baicalensis* Georgi)基因组数据库中鉴定出类黄酮 3-*O* 葡萄糖基转移酶基因家族成员 Sb3GT1 (UGT78B4)，并通过体

外酶活实验筛选其五种糖供体[18]。红花(*Carthamus tinctorius* L.)中也鉴定出类黄酮 3-*O* 糖基转移酶基因 *CtUF3GT*, 其开放阅读框为 1446 bp, 编码 481 个氨基酸, 具有植物 UGT 家族特有的 PSPG 基序, 其体内的 *CtUF3GT* 能够催化山柰酚和槲皮素生成山柰酚-3-*O*-葡萄糖苷和槲皮素-3-*O*-葡萄糖苷, 并且对山柰酚具有较高的底物偏好性[19]。唐古特白刺(*Nitraria tangutorum* Bobrov)中的 *NtUFGT* 基因对花青素受体表现出 3-*O*-糖基转移酶活性[20]。有研究鉴定出来自甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)的 3-*O* 糖基转移酶 (*GuUGT73F15*), 该酶特异性地糖基化 PPD 的 C3-OH, 产生人参苷 Rh2 [21]。在杨梅(*Morella rubra* Lour.)中鉴定并表征了两个 3-*O* 糖基转移酶: *MrUGT78A26* 和 *MrUGT72B67* [22]。也有研究在番茄(*Solanum lycopersicum* L.)转录组和基因组中筛选并鉴定了 UDP-糖基转移酶 *SIUGT75C1* 是催化槲皮素、山柰酚 3-*O*-葡萄糖基化的关键酶, 为芦丁等黄酮醇的合成提供前体, 是番茄黄酮醇代谢工程的核心靶点[23]。

2.2. 类黄酮 5-*O*-糖基转移酶

类黄酮 5-*O*-糖基转移酶也在许多植物物种中得到了鉴定。例如, 从水稻中鉴定出了黄酮 5-*O*-葡萄糖基转移酶基因 *OsUGT707A2*, 并对其进行了鉴定, 证明其有助于 UV-B 耐受性[5]。同时, 在霍尔稷草(*Panicum hallii*)中发现一种 5-*O*-葡萄糖基转移酶的基因并对其进行突变, 优化了 *O* 类糖苷的生产[24]; 在葡萄风信子(*Muscari botryoides* (L.) Mill.)中鉴定出花青素 5-*O*-糖基转移酶 *MaAGGT1* [25]; 在牡丹(*Paeonia* × *suffruticosa* Andrews)中分离并鉴定了 5-*O*-糖基转移酶 *PsUGT75L45* [26]; 在蹄叶橐吾(*Ligularia fischeri* (Ledeb.) Turcz.)中分离鉴定了花青素 5-*O*-葡萄糖转移酶 *LfA5GT1* [27]; 在矮牵牛(*Petunia hybrida* (Hook.) E. Vilm.)中分离鉴定了花青素 5-*O*-葡萄糖转移酶 *Ph5GT* [28]。花青素 5-*O*-葡萄糖转移酶(5GT)可以在 5-*O* 位对花青素进行糖基化, 改变植物颜色。

2.3. 类黄酮 7-*O*-糖基转移酶

黄酮类 7-*O*-葡萄糖苷是植物物种中主要且自然产生的黄酮类糖苷之一, 对类黄酮化合物的 7-OH 位具有催化活性。从水稻中克隆了编码黄酮 7-*O*-葡萄糖基转移酶的黄酮 *UGT706D1* 基因, 并进行鉴定, 证明其具有紫外线耐受性[5]。在茶树中, 研究人员鉴定了一种名为 *CsUGT75L12* 的 UDP-糖基转移酶基因, 该基因编码的酶能够催化黄酮类化合物在 7-OH 位置的糖基化, 生成类黄酮 7-*O*-葡萄糖苷[29]。另一项研究发现, 茶树中存在两种 UDP-糖基转移酶(*CsUGT75L12* 和 *CsUGT79B28*), 它们通过顺序糖基化过程催化黄酮 7-*O*-新橙皮苷的合成[30]。在黄芩中鉴定并表征了六个糖基转移酶基因, 催化生成 7-*O*-葡萄糖醛酸[31]。在花生中鉴定的 *AhUGT75A* (*UGT73CG33*)的过表达后减少了 MDA 和超氧化物在拟南芥中的积累, 增强了其对干旱胁迫的耐受性[32]。

2.4. 类黄酮 C-糖基转移酶

黄酮 C-葡萄糖基转移酶已在多种植物中被发现, 例如苔藓植物(苔藓)和蕨类植物(蕨类植物), 以及单子叶植物和双子叶植物。葛根(*Pueraria montana* (Lour.) Merr.)是一种传统中药, 因其具有药用价值而备受关注, 有研究对其根、茎及其他不同组织进行研究, 并通过基因表达、系统发育分析提出了几种 C-糖基转移酶[33]。还发现了来自荞麦(*Fagopyrum esculentum* Moench)的两种类黄酮 C-葡萄糖基转移酶基因 *UGT708C1* 和 *UGT708C2* [14]; 大豆(*Glycine max* (L.) Merr.) *UGT708D1* [34]; 日本龙胆(*Gentiana Triflora*) *GtUF6CGT1* [35]; 石斛(*Dendrobium catenatum*)中的 *UGT708S6* 能够催化木犀草素、柚皮素等类黄酮化合物的 C-糖基化, 并且对根皮素和 2-羟基柚皮素表现出 *O*-糖基化活性[36]。也有研究在荷花(*Nelumbo nucifera* Gaertn.)中, 通过对其基因组数据挖掘并鉴定, 筛选出了两个 C-糖基转移酶: *UGT708N1* 和 *UGT708N2* [37]。

3. UDP-糖基转移酶的种类

3.1. 激素类 UDP-糖基转移酶

激素类糖基转移酶(Hormone-Related Glycosyltransferases)是调控植物激素稳态、信号传导及代谢转化的关键酶类。它们通过将糖基(如葡萄糖)转移至激素分子上,改变激素的活性、溶解性及运输性,从而精细调控植物生长发育和逆境响应。王婷等发现发现水稻 *UGT2* 和 *UGT3* 基因参与了盐碱等非生物胁迫的响应机制,可能通过调节激素水平来调节抗逆性[38] [39]。目前,在苜蓿(*Medicago sativa* L.)中分析了 90 余种 MsUGT 基因,且通过预测其遗传信息和基因序列,猜测其可被多种植物激素和类黄酮化合物诱导[40]。

3.2. 类黄酮 UDP-糖基转移酶

类黄酮糖基转移酶(Flavonoid Glycosyltransferases, UFGTs)在水稻中主要负责将糖基(如葡萄糖)转移到类黄酮分子上。这个过程不仅决定了类黄酮的颜色(如紫色的花青素),还影响其溶解性、稳定性和抗逆性。在大豆中发现了六个对类黄酮醇、异黄酮、类黄酮和黄酮醇原体具有不同动力学特性的活性的基因:*UGT72X4*、*UGT72Z3*、*UGT73C20*、*UGT88A13*、*UGT88E19* 和 *UGT92G4*,将这六个 GmUGT 基因进行过表达处理后,大豆毛状根中异黄酮和黄酮醇糖苷的含量显著增加了[41]。在雪柚(*Citrus grandis*)中通过转录组数据分析及体外表征分析筛选了六个类黄酮 UDP-糖基转移酶,其中四个对多种黄酮类化合物表现出催化活性[42]。

3.3. 其他类型的糖基转移酶

水稻中的萜类糖基转移酶主要涉及萜类化合物,其具有超过 40000 种结构,具有抗肿瘤、抗菌、抗微生物以及抗氧化等多种重要的功能[43] [44];二萜类(Diterpenoid)的生物合成与解毒代谢。解毒与防御类的糖基转移酶糖苷化外源毒素(如真菌毒素、农药),降低毒性,保护细胞。

目前,关于 UGT 催化萜类化合物糖基化的研究,主要集中于橙花醇、芳樟醇、甜菊醇及皂苷等萜类化合物,对二萜类化合物糖基化也有部分研究。相关研究结果显示,茶树 *CsUGT91Q2* 能够介导橙花醇的糖基化反应,进而生成橙花醇糖苷,这一产物可用于香水及洗发水香味添加剂的相关研究[44] [45]。研究发现,在桂花(*Osmanthus fragrans*)中 *OfUGT85A84* 的转录表达水平与植株体内糖苷的积累呈正相关关系,且重组 *OfUGT85A84* 蛋白具备催化活性,能够介导芳樟醇和芳樟醇氧化物的糖基化过程,进而将这类芳香化合物转化为糖基化缀合物[46]。*OsUGT79* 催化真菌毒素(如脱氧雪腐镰刀菌烯醇)的糖苷化,是水稻重要的解毒酶[47]。糖基转移酶基因 *UGT353G2* 对新烟碱类农药具有代谢活性,提升植株耐受性[48]。

4. UDP-糖基转移酶的生物学功能

水稻 UDP-糖基转移酶(OsUGTs)是水稻基因组中一个庞大的基因家族,其生物学功能围绕水稻生长发育调控、次级代谢产物合成、逆境胁迫响应及激素稳态维持等核心过程展开,是水稻适应环境和正常生长的关键酶类。

4.1. 调控激素稳态

UDP-糖基转移酶(UGTs)是调控植物激素稳态的核心枢纽(图 3)。它们通过将活性激素(如生长素、脱落酸、盐胁迫素)转化为糖苷化的失活形式(糖苷),实现激素从储存到释放的调控,从而精准调节植物的生长发育与逆境响应。研究表明,*OsUGT706D2* 等在寒冷、淹没胁迫及外源脱落酸(Absciscic Acid, ABA)处理下被激活。通过糖基化作用,调节 ABA 的活性水平,进而调控气孔关闭与耐逆基因表达[49]。

OsUGT74J1 广泛表达于组织中, 敲除该基因会导致水杨酸浓度升高, 影响根系发育与整体生长[50]。脱落酸(ABA)和水杨酸(SA)等激素的糖基化修饰已被证实参与植物的胁迫响应。*UGT85A53* 在茶树中通过糖基化 ABA 调节茶树的低温和干旱抗性。抑制 *UGT85A53* 会导致茶树在低温和干旱胁迫下 ABA 水平降低, 从而降低其抗逆性[51]。*UGT1* 在茶树中通过糖基化 SA 调节植物的抗病性。在低温和干旱胁迫下, 抑制 *UGT1* 会增加 SA 水平, 从而增强茶树的抗逆性[51]。*OsUGT75A* 基因可催化 ABA 发生糖基化反应, 以此实现对种子和胚芽鞘内游离态 ABA 含量的精准调控, 并通过 ABA 信号通路来调控胚芽鞘的伸长生长[52]。吲哚乙酸糖基转移酶(*OsIAGLU*)基因可调控种子萌发过程中生长素含量, 解除对 ABA 生物合成关键基因的抑制导致 ABA 合成增加, 从而抑制种子萌发[53]。除此之外, 水稻糖基转移酶 *Os6* 可在体外介导细胞分裂素(Cytokinin, CK)的糖基化过程; 当该基因在拟南芥中过表达时, 植株内的 CK 糖苷含量会显著升高[54]。有研究表征了长链非编码 RNA *ELENA19* 作为 UDP-糖基转移酶 71B6 (*UGT71B6*)的反义转录本, 调控该水稻糖基转移酶, 负责 ABA 的糖基化。且实验证明了 *ELENA19* 下调 *UGT71B6* 表达并提升内源性 ABA 水平[55]。

4.2. 参与次级代谢产物合成

次级代谢产物(如植保素、黄酮类、酚类化合物)的生物活性和稳定性高度依赖糖基化修饰, *OsUGTs* 是这些代谢途径的关键节点酶。糖基转移酶催化反应的底物和产物可对基因表达进行反馈调节。如底物黄酮类物质含量增加, 可能促进相关糖基转移酶基因表达, 以催化更多黄酮类物质糖基化; 产物积累到一定程度, 则可能抑制基因表达。

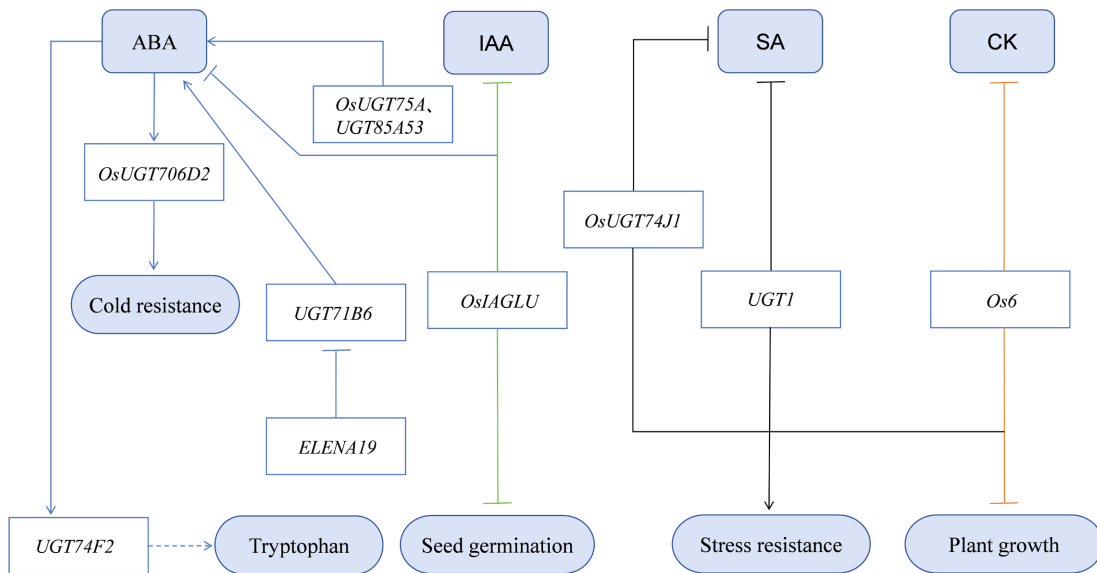


Figure 3. Working model of glycosyltransferases involved in regulating hormone homeostasis; Dashed lines indicate indirect or multistep regulation; arrowheads indicate positive regulation; and flat-ended lines indicate negative regulation. ABA: Abscisic acid; IAA: Auxin; SA: Salicylic acid; CK: Cytokinins; *OsUGT706D2*/*OsUGT75A*/*UGT85A53*/*UGT71B6*/*OsIAGLU*/*UGT74F2*/*OsUGT74J1*/*UGT1*/*Os6*: Glycosyltransferase gene; *ELENA19*: Antisense transcript of *UGT71B6*

图 3. 参与调控激素稳态的糖基转移酶的工作模型; 虚线表示间接或多步骤的调节; 箭头代表正向调节; 平箭头代表负向调节。ABA: 脱落酸; IAA: 生长素; SA: 水杨酸; CK: 细胞分裂素; *OsUGT706D2*/*OsUGT75A*/*UGT85A53*/*UGT71B6*/*OsIAGLU*/*UGT74F2*/*OsUGT74J1*/*UGT1*/*Os6*: 糖基转移酶基因; *ELENA19*: *UGT71B6* 的反义转录本

木质素合成途径与黄酮代谢途径同属苯丙烷通路的重要分支, 在逆境胁迫条件下, *GSA1* 基因编码的糖基转移酶 *UGT83A1* 可介导代谢流从木质素合成途径向黄酮糖苷合成途径重新分配, 进而造成木质素

合成途径被抑制,而黄酮糖苷合成途径(包括花青素合成相关通路)则呈现上调趋势[56]。UDP-糖基转移酶 *OsUGT706D2*,能使水稻通过调节黄酮代谢,提高对各种非生物胁迫的耐受性[49]。在水稻中表征了一种糖基转移酶——*DUGT2* 通过广谱黄酮糖基化,促进黄酮糖苷积累,激活抗氧化系统与渗透调节,缓解逆境损伤[57]。通过体外酶活鉴定发现茶叶(*Camellia sinensis* (L.) Kuntze)中的 *CsUGT74Y1* 是一种多功能 UGT,催化类黄酮、酚酸、木质素和生长素的糖基化[58]。

4.3. 逆境胁迫响应

干旱、高盐、高温、低温、UV-B 照射等非生物胁迫可诱导糖基转移酶基因表达[59]。目前诸多研究均已报道,植物 UGT 可通过对次生代谢物质进行糖基化修饰从而提高植物抗逆性。

以拟南芥为例,其体内的 *AtUGT79B2* 和 *AtUGT79B3* 具有催化活性,能够在花青素的 3-*O* 位引入鼠李糖基,这两个基因的表达可被低温、盐碱、干旱等多种非生物胁迫强烈诱导,表明二者可通过调控花青素的积累,增强拟南芥对非生物胁迫的耐受能力[60]。玉米突变体 *Mu689* 和 *Mu943* 均存在糖基转移酶基因 *ZmUGT2* (*UGT78D2*)的功能缺失,导致体内黄酮醇的糖基化修饰途径受阻,无法生成黄酮醇苷;在盐与干旱胁迫环境中,突变体的种子发芽率、茎和根系生长均表现出显著的抑制效应,表明该突变体对盐旱胁迫的耐受能力大幅下降[61]。在受到稻瘟病菌等病原菌侵染或害虫侵害时,水稻糖基转移酶基因表达也会发生变化。有研究发现,水稻中 *UGT85E1* 基因在干旱胁迫下表达上调,通过增强脱落酸信号通路,提高植物的耐旱性[62]。*UGT3* 不仅响应盐胁迫,还参与干旱胁迫响应,过表达可增强耐盐、耐旱能力[39]。UDP-糖基转移酶基因 *OsUGT706E2* 负调控水稻对稻瘟病和非生物胁迫的耐受性[63]。茶树中的 UGT 基因在低温和干旱胁迫下表现出不同的调控模式。研究表明,抑制 *UGT85A53* 会降低茶树在低温和干旱胁迫下的 ABA 水平,从而增加茶树的损伤;而抑制 *UGT1* 则会增加 SA 水平,增强茶树的耐寒性和耐旱性[51]。从番茄中分离并鉴定出的 UDP-糖基转移酶基因(*SIUGT73C1*),在拟南芥中过表达 *SIUGT73C1* 后,种子发芽率及超氧化物歧化酶(Superoxide Dismutase, SOD)和过氧化物酶(Peroxidase, POD)活性增加,丙二醛(Malondialdehyde, MDA)含量降低,表明了 *SIUGT73C1* 在调控植物耐旱性方面起着重要作用[64]。有研究全面鉴定甜樱桃(*Prunus avium* L.) UDP-糖基转移酶(UGTs)家族筛选并验证了糖基转移酶 PavUGT10 具有增强植株耐淹性的功能,为甜樱桃抗逆育种提供基因资源与理论依据[65]。芍药(*Paeonia lactiflora* Pall.) UDP-糖基转移酶 PoUGT84A1 通过黄酮糖基化调控种子中黄酮与多不饱和脂肪酸(PUFAs)积累的代谢互作机制,为油用芍药品质改良提供核心靶点与理论支撑[66]。

目前,关于植物 UGT 通过介导激素的糖基化修饰来调控非生物胁迫响应的研究主要集中在 IAA 和 ABA 两类激素上,而其他激素如 CK、GA、BR 等其他激素的糖基化反应是否与植物抗逆性存在关联,仍有待进一步研究。

4.4. 生长发育调控

OsUGE1 催化 UDP-半乳糖转化为 UDP-葡糖,参与细胞壁多糖(如半纤维素、果胶)的生物合成,直接影响细胞壁的完整性,进而影响细胞分裂与伸长。同时 *OsUGE1* 作为转录激活子,直接结合启动子上的 E-box 元件。调控花粉壁降解相关基因的表达,连接代谢状态与基因转录水平。其敲除突变体(*osuge1*)导致花粉壁降解受阻,花粉发育异常,最终导致不育[67]。*GSA1* (*OsUGT707A2*)通过调控类黄酮和单宁醇的糖基化,改变代谢流向。特定突变导致底物亲和力降低,粒小且抗逆性差;过表达则粒大且耐盐、耐旱[56]。

5. UDP-糖基转移酶基因的应用前景

植物 UGT 不仅在次生代谢调节、激素信号通路介导和抗逆能力增强中具备关键功能,相关研究还表明其具有提高农作物产量、保障生产的应用潜质。作为影响水稻产量的重要因素,籽粒形态极易受各类

非生物胁迫的干扰产生变异。*GSA1* 基因(*grain size and abiotic stress tolerance 1*)编码水稻糖基转移酶 OsUGT83A1, 其作用机制是通过调节细胞的分裂与伸长生长实现对籽粒大小的调控; 在水稻中过表达 *GSA1*, 既能显著增大粒型, 又可增强植株对非生物胁迫的耐受能力, 该基因为选育高产抗逆作物新品种提供了宝贵的基因素材[56]。研究发现, 当 *UGT76B1* 在番茄体内实现瞬时表达时, 能够调控植株的防御应答过程, 提升抗病性, 由此可见其在免疫反应中具有重要的功能[68]。除其他生物学功能外, 植物 UGT 还具备调控作物果实成熟的潜力, 以番茄为例, 下调其 *UGT75C1* 基因的表达量, 可通过提升 ABA 含量与促进乙烯合成释放, 实现果实成熟速度的加快[69]。同时, 植物 UGT 可通过提升植株的逆境胁迫抗性, 对农作物的生长发育起到显著的保障与促进作用: 过表达 *AtUGT76C2* 基因的植株, 对干旱和盐胁迫的耐受性明显增强, 根系在逆境下的生长抑制程度得以减轻, 从而有助于稳定水稻产量[70]; 研究表明, 茶树糖基转移酶基因 *UGT91Q2* 通过催化生成橙花醇糖苷, 可增强茶树对低温胁迫的耐受能力, 对稳定茶叶产量起到重要作用[45]; 研究证实, 大麦 *HvUGT13248* 和拟南芥 *AtUGT73C5* 可赋予作物更强的小麦赤霉病 (FHB) 抗性, 其作用机制在于提高作物对镰刀菌毒素脱氧雪腐镰刀菌烯醇 (DON) 的耐受性, 以此减轻病害引发的相关损失[71] [72]。作为调控植物代谢的关键酶类, UGT 能够调控植物代谢物的积累量, 从而增强植物对各类生物与非生物胁迫的抵御能力, 该机制对作物遗传改良具有重要的理论依据与实践价值, 同时为高抗病作物新品种的培育指明了新方向。

6. AI 辅助水稻 UGT 功能解析及时空特异性研究

UGT 是植物次级代谢和激素稳态调控的核心酶, 其底物预测是功能基因组学的重点。传统方法筛选 UGT 依赖体外酶活, 但其有底物选择具有主观性与局限性、无法反映组织特异性与发育阶段特异性、通量低、耗时耗力, 不适合大规模筛选等问题。而 AI, 特别是 AlphaFold3 和蛋白质语言模型, 提供了新方法。AlphaFold3 能预测蛋白质与小分子(配体)的复合物结构[73]。对于 UGT, 可同时建模其与糖基供体 (UDP-糖类) 和潜在受体底物的三维结合模式, 直接输出结合亲和力与构象稳定性[74] [75]。针对水稻未知 UGT, 可通过虚拟筛选其可能的植物激素(如生长素、茉莉酸)、黄酮、萜类等候选底物库, 快速缩小实验验证范围。比如能够预测哪些 UGT 负责修饰特定的抗逆相关代谢物。但是其预测的是静态结构, 而 UGT 催化常伴随诱导契合; 对糖基化后产物的特异性识别精度有待提升; 计算资源要求高, 不适合超大规模筛选。在探索新的糖基转移酶时, 可以先用语言模型粗略筛选候选 UGT 与底物的配对, 再用 AlphaFold3 精细对接验证, 最后通过体外酶活确认。这种方法可以大幅提升水稻 UGT 功能解析的效率。

UGT 的时空特异性是指特定的 UGT 基因在特定的时间点(如发育阶段、激素信号刺激、环境胁迫)和空间部位(如根、茎、叶、种子、细胞特定类型)上的表达和活性。它决定了植物体内关键的生理与生化过程。UGT 的时空表达模式决定了代谢产物(如黄酮、甾体、生物碱、植保素)最终在哪里发挥作用。例如, 部分 UGT 定位于叶绿体或细胞核, 其底物修饰作用可能限制在特定的细胞器内, 影响光合作用相关代谢或基因调控[76]。UGT 在不同发育阶段的开关决定了激素水平的动态平衡, 从而调控植物的生长发育。例如, 在开花期, UGT 糖基化花青素, 导致花瓣颜色变化[77]; 在果实成熟期, UGT 调节激素水平, 促进细胞膨大[78]。UGT 的时空特异性也决定了植物能否在特定时机快速响应外界胁迫, 还决定了信号分子的活化或失活阈值。

UGT 功能的时空特异性决定了其在何时、何地、发挥了什么功能。它不仅决定了特定代谢产物的合成位置和时间, 更通过精准的激素调节网络, 决定了植物的生长发育轨迹和面对环境挑战的生存策略。

7. 总结与展望

水稻 UDP-糖基转移酶(UGT)超家族作为连接产量、品质、抗逆性与作物驯化进程的核心代谢调控节

点,其生物学功能与分子机制研究正持续受到高度关注。相较于模式植物拟南芥,水稻 UGT 的功能解析需紧密围绕作物育种实践中的性状权衡关系展开,重点探索在复杂代谢网络中实现籽粒灌浆、外观品质与逆境抗性协同改良的可行路径。

现有遗传学与生物化学证据显示,水稻 UGT 家族成员具备一因多效的调控特性,在关键农艺性状形成中发挥分子开关作用:其一,以 *GS41* 为代表的 UGT 通过黄酮类物质的糖基化修饰,调控次生代谢流分配与细胞壁建成,其关键氨基酸自然变异可在保障产量基础上提升稻瘟病抗性[56];其二, *EDR1* 编码的 UGT 参与胚乳发育代谢平衡调控,其功能异常会引发淀粉结构疏松、垩白增加与千粒重下降,是高温胁迫下稻米外观品质劣变的重要内在因子[79];其三, *OsUGT706E2* 在野生稻与栽培稻中存在显著表达差异,该基因高表达会削弱生物与非生物胁迫抗性,是水稻抗逆分子改良的潜在靶点[63]。

当前,水稻 UGT 基础研究向育种应用转化仍存在关键技术与理论瓶颈,后续研究应聚焦以下方向重点突破:一是底物特异性与催化机制的精准解析,阐明水稻 UGT 家族对糖基供体、受体的识别规律,揭示 *GS41* 等关键基因单氨基酸变异通过构象重塑驱动代谢网络重编程的分子基础;二是多维调控网络的系统解析,明确单一 UGT 通过糖基化产物信号反馈引发全基因组转录重编程的机制,建立不受环境干扰、稳定调控各种性状的优异 UGT 筛选体系;三是基于 UGT 编辑的驯化性状重编程,探索通过基因编辑下调 *OsUGT706E2* 等负调控因子,在保留栽培稻高产性状的同时恢复野生稻抗性的技术路径。

综上,水稻 UGT 研究已从单一基因功能鉴定迈向系统代谢工程新阶段。深入解析 UGT 功能多样性与调控网络,可为突破水稻传统育种瓶颈、协同提升产量、品质与抗逆性提供理论依据与技术支撑,对保障粮食安全、推动绿色高效农业发展具有重要科学价值与应用前景。从而为保障全球粮食安全和实现农业可持续发展提供强有力的科技支撑。

基金项目

国家自然科学基金项目(32301734)、黑龙江省自然科学基金项目(YQ2023C030)、西南作物基因资源发掘与利用国家重点实验室开放课题(SKI-KF202321)、吉林省与中国科学院科技合作高技术产业化专项资金项目(2024SYHZ0052)。

参考文献

- [1] Grotewold, E. (2006) The Genetics and Biochemistry of Floral Pigments. *Annual Review of Plant Biology*, **57**, 761-780. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105248>
- [2] Dixon, R.A. and Paiva, N.L. (1995) Stress-Induced Phenylpropanoid Metabolism. *The Plant Cell*, **7**, 1085-1097. <https://doi.org/10.2307/3870059>
- [3] Harborne, J.B. (1986) Nature, Distribution and Function of Plant Flavonoids. *Progress in Clinical and Biological Research*, **213**, 15-24.
- [4] Winkel-Shirley, B. (2001) Flavonoid Biosynthesis. a Colorful Model for Genetics, Biochemistry, Cell Biology, and Biotechnology. *Plant Physiology*, **126**, 485-493. <https://doi.org/10.1104/pp.126.2.485>
- [5] Peng, M., Shahzad, R., Gul, A., Subthain, H., Shen, S., Lei, L., et al. (2017) Differentially Evolved Glucosyltransferases Determine Natural Variation of Rice Flavone Accumulation and UV-Tolerance. *Nature Communications*, **8**, Article No. 1975. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-02168-x>
- [6] Saito, K., Yonekura-Sakakibara, K., Nakabayashi, R., Higashi, Y., Yamazaki, M., Tohge, T., et al. (2013) The Flavonoid Biosynthetic Pathway in Arabidopsis: Structural and Genetic Diversity. *Plant Physiology and Biochemistry*, **72**, 21-34. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.02.001>
- [7] Lepiniec, L., Debeaujon, I., Routaboul, J., Baudry, A., Pourcel, L., Nesi, N., et al. (2006) Genetics and Biochemistry of Seed Flavonoids. *Annual Review of Plant Biology*, **57**, 405-430. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105252>
- [8] Caputi, L., Malnoy, M., Goremykin, V., Nikiforova, S. and Martens, S. (2012) 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. *The Plant Journal*, **69**, 1030-1042. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313x.2011.04853.x>
- [9] Bowles, D., Lim, E., Poppenberger, B. and Vaistij, F.E. (2006) Glycosyltransferases of Lipophilic Small Molecules. *Annual Review of Plant Biology*, **57**, 567-597. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105429>
- [10] Bowles, D., Isayenkova, J., Lim, E. and Poppenberger, B. (2005) Glycosyltransferases: Managers of Small Molecules. *Current Opinion in Plant Biology*, **8**, 254-263. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2005.03.007>
- [11] Fukuchi-Mizutani, M., Okuhara, H., Fukui, Y., Nakao, M., Katsumoto, Y., Yonekura-Sakakibara, K., *et al.* (2003) Biochemical and Molecular Characterization of a Novel UDP-Glucose: Anthocyanin 3'-O-Glucosyltransferase, a Key Enzyme for Blue Anthocyanin Biosynthesis, from Gentian. *Plant Physiology*, **132**, 1652-1663. <https://doi.org/10.1104/pp.102.018242>
- [12] Song, C., Härtl, K., McGraphery, K., Hoffmann, T. and Schwab, W. (2018) Attractive but Toxic: Emerging Roles of Glycosidically Bound Volatiles and Glycosyltransferases Involved in Their Formation. *Molecular Plant*, **11**, 1225-1236. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2018.09.001>
- [13] 姚宇, 顾佳璐, 孙超, 等. 植物类黄酮 UDP-糖基转移酶研究进展[J]. 生物技术通报, 2022, 38(12): 47-57.
- [14] Nagatomo, Y., Usui, S., Ito, T., Kato, A., Shimosaka, M. and Taguchi, G. (2014) Purification, Molecular Cloning and Functional Characterization of Flavonoid C-Glucosyltransferases from *Fagopyrum esculentum* M. (buckwheat) Cotyledon. *The Plant Journal*, **80**, 437-448. <https://doi.org/10.1111/tpj.12645>
- [15] Gachon, C.M.M., Langlois-Meurinne, M. and Saindrenan, P. (2005) Plant Secondary Metabolism Glycosyltransferases: The Emerging Functional Analysis. *Trends in Plant Science*, **10**, 542-549. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2005.09.007>
- [16] Xiao, Y., Liu, H., Wu, L., Warburton, M. and Yan, J. (2017) Genome-Wide Association Studies in Maize: Praise and Stargaze. *Molecular Plant*, **10**, 359-374. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2016.12.008>
- [17] Xiao, J. (2017) Dietary Flavonoid Aglycones and Their Glycosides: Which Show Better Biological Significance? *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, **57**, 1874-1905.
- [18] Wang, Z.L., Wang, S., Xu, Z., *et al.* (2019) Highly Promiscuous Flavonoid 3-O-Glucosyltransferase from *Scutellaria baicalensis*. *Organic Letters*, **21**, 2241-2245. <https://doi.org/10.1021/acs.orglett.9b00524>
- [19] 谭政委, 鲁丹丹, 李磊, 等. 红花类黄酮 3-O-糖基转移酶基因 CtUF3GT 的克隆及功能鉴定[J]. 药学报, 2022, 57(8): 2543-2551.
- [20] 高子奇, 王佳, 汤宇晨, 等. 唐古特白刺类黄酮-3-O-葡萄糖基转移酶基因(NtUFGT)的克隆与功能分析[J]. 草业学报, 2020, 29(5): 159-170.
- [21] Ding, J., Ding, Z., Liao, Y., Chen, J., Chen, K., Jia, H., *et al.* (2026) Semi-Rational Design of a Thermostable O-Glycosyltransferase from *Glycyrrhiza Uralensis* for Efficient Conversion of Protopanaxadiol. *Journal of Biotechnology*, **410**, 217-227. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2025.12.008>
- [22] Ren, C., Cao, Y., Xing, M., Guo, Y., Li, J., Xue, L., *et al.* (2022) Genome-Wide Analysis of UDP-Glycosyltransferase Gene Family and Identification of Members Involved in Flavonoid Glucosylation in Chinese Bayberry (*Morella rubra*). *Frontiers in Plant Science*, **13**, Article 998985. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.998985>
- [23] Jiang, D., Qian, J., Chen, K., Zhang, B. and Li, X. (2025) Characterization of UDP-Glycosyltransferase SLUGT75C1 Associated with the Accumulation of Flavonol Glycosides in Tomato. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **73**, 27427-27434. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.5c06227>
- [24] Jia, S., Lu, C., Tong, X., Li, Q., Yan, S., Pei, J., *et al.* (2024) Efficient and Green Production of Flavone-5-O-Glycosides by Glycosyltransferases in *Escherichia coli*. *International Journal of Biological Macromolecules*, **277**, Article 134477. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2024.134477>
- [25] Cao, X., Chen, M., Hao, W., Zhang, J., Ren, S. and Du, L. (2025) Two Glycoside Hydrolase Family 1 Proteins Mediate Glycosylated Modification at the 5-Position of Anthocyanin in Grape Hyacinth. *International Journal of Biological Macromolecules*, **297**, Article 139813. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2025.139813>
- [26] Wang, Q., Zhu, J., Li, B., Li, S., Yang, Y., Wang, Q., *et al.* (2023) Functional Identification of Anthocyanin Glucosyltransferase Genes: A Ps3GT Catalyzes Pelargonidin to Pelargonidin 3-O-Glucoside Painting the Vivid Red Flower Color of Paeonia. *Planta*, **257**, Article No. 65. <https://doi.org/10.1007/s00425-023-04095-2>
- [27] Park, Y.J., Kwon, D.Y., Koo, S.Y., Truong, T.Q., Hong, S., Choi, J., *et al.* (2023) Identification of Drought-Responsive Phenolic Compounds and Their Biosynthetic Regulation under Drought Stress in *Ligularia fischeri*. *Frontiers in Plant Science*, **14**, Article 1140509. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1140509>
- [28] Li, X., Cao, J., Zhao, H., Jiang, G., Liu, J. and Yu, Y. (2022) Ph5GT Silencing Alters Flower Color and Flavonoids Metabolome Profile in Petunia. *Physiologia Plantarum*, **174**, e13795. <https://doi.org/10.1111/ppl.13795>
- [29] 代新龙. 茶树中编码 UDP-7-O-葡萄糖基转移酶基因的功能鉴定[D]: [硕士学位论文]. 合肥: 安徽农业大学, 2016.
- [30] Dai, X., Shi, X., Yang, C., Zhao, X., Zhuang, J., Liu, Y., *et al.* (2022) Two UDP-Glycosyltransferases Catalyze the

- Biosynthesis of Bitter Flavonoid 7-O-Neohesperidoside through Sequential Glycosylation in Tea Plants. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **70**, 2354-2365. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.1c07342>
- [31] Pei, T., Yan, M., Li, T., Li, X., Yin, Y., Cui, M., *et al.* (2022) Characterization of UDP-Glycosyltransferase Family Members Reveals How Major Flavonoid Glycoside Accumulates in the Roots of *Scutellaria baicalensis*. *BMC Genomics*, **23**, Article No. 169. <https://doi.org/10.1186/s12864-022-08391-1>
- [32] Ouyang, L., Liu, Y., Yao, R., He, D., Yan, L., Chen, Y., *et al.* (2023) 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.). *BMC Plant Biology*, **23**, Article No. 626. <https://doi.org/10.1186/s12870-023-04656-3>
- [33] Xi, H., Zhu, Y., Sun, W., Tang, N., Xu, Z., Shang, X., *et al.* (2023) Comparative Transcriptome Analysis of Pueraria Lobata Provides Candidate Genes Involved in Puerarin Biosynthesis and Its Regulation. *Biomolecules*, **13**, Article 170. <https://doi.org/10.3390/biom13010170>
- [34] Hirade, Y., Kotoku, N., Terasaka, K., Saijo-Hamano, Y., Fukumoto, A. and Mizukami, H. (2015) Identification and Functional Analysis of 2-Hydroxyflavanone C-Glycosyltransferase in Soybean (Glycine Max). *FEBS Letters*, **589**, 1778-1786. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2015.05.010>
- [35] Sasaki, N., Nishizaki, Y., Yamada, E., Tatsuzawa, F., Nakatsuka, T., Takahashi, H., *et al.* (2015) Identification of the Glucosyltransferase That Mediates Direct Flavone C-Glycosylation in *Gentiana triflora*. *FEBS Letters*, **589**, 182-187. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2014.11.045>
- [36] Yu, L., He, K., Wu, Y., Hao, K., Wang, Y., Yao, J., *et al.* (2024) UGT708S6 from *Dendrobium Catenatum*, Catalyzes the Formation of Flavonoid C-Glycosides. *BMC Biotechnology*, **24**, Article No. 94. <https://doi.org/10.1186/s12896-024-00923-9>
- [37] Feng, C.Y., Li, S.S., Taguchi, G., *et al.* (2021) Enzymatic Basis for Stepwise C-Glycosylation in the Formation of Flavonoid Di-C-Glycosides in Sacred Lotus (*Nelumbo nucifera* Gaertn.). *The Plant Journal*, **106**, 351-365. <https://doi.org/10.1111/tpj.15168>
- [38] Wang, T., Li, X., Liu, X., Yang, X., Li, Y. and Hou, B. (2023) Rice Glycosyltransferase Gene UGT2 Functions in Salt Stress Tolerance under the Regulation of bZIP23 Transcription Factor. *Plant Cell Reports*, **42**, 17-28. <https://doi.org/10.1007/s00299-022-02933-3>
- [39] 王婷. 水稻糖基转移酶基因 UGT2 和 UGT3 参与非生物胁迫响应的机理研究[D]: [博士学位论文]. 济南: 山东大学, 2022.
- [40] Yu, A., Jiang, X., Sun, Y., Hu, Q., Zhu, X., Kang, J., *et al.* (2022) Genome-Wide Identification, Characterization, and Expression Analysis of UDP-Glycosyltransferase Genes Associated with Secondary Metabolism in Alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Frontiers in Plant Science*, **13**, Article 1001206. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1001206>
- [41] Yin, Q., Shen, G., Di, S., Fan, C., Chang, Z. and Pang, Y. (2017) Genome-Wide Identification and Functional Characterization of UDP-Glycosyltransferase Genes Involved in Flavonoid Biosynthesis in Glycine Max. *Plant and Cell Physiology*, **58**, 1558-1572. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcx081>
- [42] Yuan, Z., Li, G., Zhang, H., Peng, Z., Ding, W., Wen, H., *et al.* (2024) Four Novel Cit7GlcTs Functional in Flavonoid 7-O-Glucoside Biosynthesis Are Vital to Flavonoid Biosynthesis Shunting in Citrus. *Horticulture Research*, **11**, uhae098. <https://doi.org/10.1093/hr/uhae098>
- [43] Kurze, E., Wüst, M., Liao, J., McGraphery, K., Hoffmann, T., Song, C., *et al.* (2022) Structure-Function Relationship of Terpenoid Glycosyltransferases from Plants. *Natural Product Reports*, **39**, 389-409. <https://doi.org/10.1039/d1np00038a>
- [44] Chan, W.K., Tan, L.T., Chan, K.G., *et al.* (2016) Nerolidol: A Sesquiterpene Alcohol with Multi-Faceted Pharmacological and Biological Activities. *Molecules*, **21**, Article 529. <https://doi.org/10.3390/molecules21050529>
- [45] Zhao, M., Zhang, N., Gao, T., Jin, J., Jing, T., Wang, J., *et al.* (2020) Sesquiterpene Glucosylation Mediated by Glucosyltransferase UGT91Q2 Is Involved in the Modulation of Cold Stress Tolerance in Tea Plants. *New Phytologist*, **226**, 362-372. <https://doi.org/10.1111/nph.16364>
- [46] Zheng, R., Zhu, Z., Wang, Y., Hu, S., Xi, W., Xiao, W., *et al.* (2019) UGT85A84 Catalyzes the Glycosylation of Aromatic Monoterpenes in *Osmanthus Fragrans* Lour. Flowers. *Frontiers in Plant Science*, **10**, Article 1376. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01376>
- [47] Wetterhorn, K.M., Newmister, S.A., Caniza, R.K., Busman, M., McCormick, S.P., Berthiller, F., *et al.* (2016) Crystal Structure of Os79 (Os04g0206600) from *Oryza sativa*: A UDP-Glycosyltransferase Involved in the Detoxification of Deoxynivalenol. *Biochemistry*, **55**, 6175-6186. <https://doi.org/10.1021/acs.biochem.6b00709>
- [48] Du, T.H., Yin, C., Gui, L.Y., *et al.* (2023) Over-Expression of UDP-Glycosyltransferase UGT353G2 Confers Resistance to Neonicotinoids in Whitefly (*Bemisia tabaci*). *Pesticide Biochemistry and Physiology*, **196**, Article 105635. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2023.105635>
- [49] Liu, Q., Zhang, L., Lyu, S., Yu, H., Huang, W., Jiang, L., *et al.* (2024) The UDP-Glycosyltransferase OsUGT706D2

- Positively Regulates Cold and Submergence Stress Tolerance in Rice. *The Crop Journal*, **12**, 732-742. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2024.03.012>
- [50] Tezuka, D., Matsuura, H., Saburi, W., Mori, H. and Imai, R. (2021) A Ubiquitously Expressed UDP-Glycosyltransferase, UGT74J1, Controls Basal Salicylic Acid Levels in Rice. *Plants*, **10**, Article 1875. <https://doi.org/10.3390/plants10091875>
- [51] Wang, J., Hu, Y., Guo, D., Gao, T., Liu, T., Jin, J., *et al.* (2024) Evolution and Functional Divergence of Glycosyltransferase Genes Shaped the Quality and Cold Tolerance of Tea Plants. *The Plant Cell*, **37**, koae268. <https://doi.org/10.1093/plcell/koae268>
- [52] He, Y., Sun, S., Zhao, J., Huang, Z., Peng, L., Huang, C., *et al.* (2023) UDP-Glycosyltransferase OsUGT75A Promotes Submergence Tolerance during Rice Seed Germination. *Nature Communications*, **14**, Article No. 2296. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-38085-5>
- [53] He, Y., Zhao, J., Yang, B., Sun, S., Peng, L. and Wang, Z. (2020) Indole-3-Acetate Beta-Glycosyltransferase OsIAGLU Regulates Seed Vigour through Mediating Crosstalk between Auxin and Abscisic Acid in Rice. *Plant Biotechnology Journal*, **18**, 1933-1945. <https://doi.org/10.1111/pbi.13353>
- [54] Li, P., Lei, K., Li, Y., He, X., Wang, S., Liu, R., *et al.* (2019) Identification and Characterization of the First Cytokinin Glycosyltransferase from Rice. *Rice*, **12**, Article No. 19. <https://doi.org/10.1186/s12284-019-0279-9>
- [55] Seo, J.S., Jang, S., Lee, M., Lee, J., Oh, N., Kang, J., *et al.* (2026) ELF18-Induced Long Noncoding RNA 19 Attenuates PAMP-Induced Callose Deposition by Modulating UDP-Glycosyltransferase 71b6-Associated ABA Levels. *Plant Cell Reports*, **45**, Article No. 35. <https://doi.org/10.1007/s00299-026-03720-0>
- [56] Dong, N.Q., Sun, Y., Guo, T., *et al.* (2020) UDP-Glycosyltransferase Regulates Grain Size and Abiotic Stress Tolerance Associated with Metabolic Flux Redirection in Rice. *Nature Communications*, **11**, Article No. 2629. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-16403-5>
- [57] Dong, G., Ma, Y., Zhao, S., Ma, X., Liu, C., Ding, Y., *et al.* (2025) Rice Glycosyltransferase DUGT2 Enhances Drought and Salt Tolerances through Glycosylating a Broad-Spectrum of Flavonoids under bZIP16 Regulation. *Plant Science*, **360**, Article 112692. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2025.112692>
- [58] Yang, C., Tian, F., Ma, J., Chen, M., Shi, X., Chen, D., *et al.* (2023) Glycosylation of Secondary Metabolites: A Multifunctional UDP-Glycosyltransferase, CsUGT74Y1, Promotes the Growth of Plants. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **71**, 18999-19009. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.3c05843>
- [59] Rehman, H.M., Nawaz, M.A., Shah, Z.H., Ludwig-Müller, J., Chung, G., Ahmad, M.Q., *et al.* (2018) Comparative Genomic and Transcriptomic Analyses of Family-1 UDP Glycosyltransferase in Three Brassica Species and Arabidopsis Indicates Stress-Responsive Regulation. *Scientific Reports*, **8**, Article No. 1875. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-19535-3>
- [60] Li, P., Li, Y.J., Zhang, F.J., *et al.* (2017) The Arabidopsis UDP-Glycosyltransferases UGT79B2 and UGT79B3, Contribute to Cold, Salt and Drought Stress Tolerance via Modulating Anthocyanin Accumulation. *The Plant Journal*, **89**, 85-103. <https://doi.org/10.1111/tpj.13324>
- [61] Li, Y.J., Li, P., Wang, T., *et al.* (2018) The Maize Secondary Metabolism Glycosyltransferase UFGT2 Modifies Flavonols and Contributes to Plant Acclimation to Abiotic Stresses. *Annals of Botany*, **122**, 1203-1217. <https://doi.org/10.1093/aob/mcy123>
- [62] Liu, Q., Dong, G.R., Ma, Y.Q., *et al.* (2021) Rice Glycosyltransferase Gene UGT85E1 Is Involved in Drought Stress Tolerance through Enhancing Abscisic Acid Response. *Frontiers in Plant Science*, **12**, Article 790195. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.790195>
- [63] Chen, P.L., Jiang, L.Q., Zhang, L.L., *et al.* (2024) The UDP-Glycosyltransferase Gene OsUGT706E2 Negatively Regulates Rice Tolerance to Blast Disease and Abiotic Stresses. *Environmental and Experimental Botany*, **226**, Article 105889. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2024.105889>
- [64] Lu, M., Guo, J., Dong, D., *et al.* (2023) UDP-Glycosyltransferase Gene SIUGT73C1 from *Solanum lycopersicum* Regulates Salt and Drought Tolerance in *Arabidopsis thaliana* L. *Functional and Integrative Genomics*, **23**, Article 320.
- [65] Usman, M., Manzoor, M.A., Wang, L., Sun, W., An, X., Sun, Z., *et al.* (2025) Comprehensive Analysis of Sweet Cherry UDP-Glycosyltransferases and Functional Validation of Pavugt10 for Improving Submergence Tolerance. *Plant Physiology and Biochemistry*, **229**, Article 110503. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2025.110503>
- [66] Kong, F., Wu, S., Mei, X., Wang, E., Song, W., Wujieti, B., *et al.* (2025) PoUGT84A1-Mediated Accumulation of Flavonoids and Polyunsaturated Fatty Acids in *Paeonia ostii* Seeds: Insights into Metabolic Interplay. *Plant Physiology and Biochemistry*, **225**, Article 110018. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2025.110018>
- [67] Wang, N., Deng, Y., Zhang, L., Wan, Y., Lei, T., Yang, Y., *et al.* (2023) UDP-Glucose Epimerase 1, Moonlighting as a Transcriptional Activator, Is Essential for Tapetum Degradation and Male Fertility in Rice. *Molecular Plant*, **16**, 829-848. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2023.03.008>

- [68] Holmes, E.C., Chen, Y., Mudgett, M.B. and Sattely, E.S. (2021) Arabidopsis UGT76B1 Glycosylates n-Hydroxy-Pipecolic Acid and Inactivates Systemic Acquired Resistance in Tomato. *The Plant Cell*, **33**, 750-765. <https://doi.org/10.1093/plcell/koaa052>
- [69] Sun, Y., Ji, K., Liang, B., Du, Y., Jiang, L., Wang, J., *et al.* (2017) Suppressing aba Uridine Diphosphate Glucosyltransferase (SIUGT75C1) Alters Fruit Ripening and the Stress Response in Tomato. *The Plant Journal*, **91**, 574-589. <https://doi.org/10.1111/tpj.13588>
- [70] Li, Y., Liu, F., Li, P., Wang, T., Zheng, C. and Hou, B. (2020) An Arabidopsis Cytokinin-Modifying Glycosyltransferase UGT76C2 Improves Drought and Salt Tolerance in Rice. *Frontiers in Plant Science*, **11**, Article 560696. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.560696>
- [71] Bethke, G., Huang, Y., Hensel, G., Heinen, S., Liu, C., Wyant, S.R., *et al.* (2023) UDP-Glucosyltransferase HvUGT13248 Confers Type II Resistance to *Fusarium graminearum* in Barley. *Plant Physiology*, **193**, 2691-2710. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiad467>
- [72] Shin, S., Torres-Acosta, J.A., Heinen, S.J., McCormick, S., Lemmens, M., Paris, M.P.K., *et al.* (2012) Transgenic Arabidopsis Thaliana Expressing a Barley UDP-Glucosyltransferase Exhibit Resistance to the Mycotoxin Deoxynivalenol. *Journal of Experimental Botany*, **63**, 4731-4740. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers141>
- [73] Abramson, J., Adler, J., Dunger, J., Evans, R., Green, T., Pritzel, A., *et al.* (2024) Accurate Structure Prediction of Biomolecular Interactions with AlphaFold 3. *Nature*, **630**, 493-500. <https://doi.org/10.1038/s41586-024-07487-w>
- [74] Liu, Y., Wang, Q., Liu, X., Cheng, J., Zhang, L., Chu, H., *et al.* (2023) pUGTdb: A Comprehensive Database of Plant UDP-Dependent Glycosyltransferases. *Molecular Plant*, **16**, 643-646. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2023.01.003>
- [75] Jung, K., Kim, N., Park, C. and Kim, J. (2025) AI-Assisted Identification of the Functional Residues of Ginsenoside Biosynthesis-Associated UGTs. *BioChem*, **5**, Article 36. <https://doi.org/10.3390/biochem5040036>
- [76] Speeckaert, N., Adamou, N.M., Hassane, H.A., Baldacci-Cresp, F., Mol, A., Goeminne, G., *et al.* (2020) Characterization of the UDP-Glycosyltransferase UGT72 Family in Poplar and Identification of Genes Involved in the Glycosylation of Monolignols. *International Journal of Molecular Sciences*, **21**, Article 5018. <https://doi.org/10.3390/ijms21145018>
- [77] Li, Y., Kong, F., Liu, Z., Peng, L. and Shu, Q. (2022) PhUGT78A22, a Novel Glycosyltransferase in Paeonia 'He Xie', Can Catalyze the Transfer of Glucose to Glucosylated Anthocyanins during Petal Blotch Formation. *BMC Plant Biology*, **22**, Article No. 405. <https://doi.org/10.1186/s12870-022-03777-5>
- [78] 纪凯. 脱落酸葡萄糖基转移酶参与果实成熟过程[D]: [博士学位论文]. 北京: 中国农业大学, 2014.
- [79] Wu, Z., Zhang, X., Chang, G., Yang, J., Wan, J., Wang, F., *et al.* (2022) Natural Alleles of a Uridine 5'-Diphospho-Glucosyltransferase Gene Responsible for Differential Endosperm Development between Upland Rice and Paddy Rice. *Journal of Integrative Plant Biology*, **64**, 135-148. <https://doi.org/10.1111/jipb.13184>