管纹艳虎天牛 UDP-葡萄糖基转移酶基因的鉴定及表达特征分析*

王政全** 尹宁娜 赵 宁 刘乃勇***

（西南林业大学，云南省森林灾害预警与控制重点实验室，昆明 650224）

摘 要 **【目的】** 昆虫 UDP-葡萄糖基转移酶（UGT）在其内源性和外源性有毒化合物的解毒代谢过程中起着重要作用，但在管纹艳虎天牛 *Rhaphuma horsfieldi* 中 UGT 基因的研究尚属空白。**【方法】** 采用转录组学、生物信息学、进化和表达谱分析、蛋白同源建模等技术研究了管纹艳虎天牛的 UGT 基因家族。**【结果】** 从管纹艳虎天牛转录组中一共鉴定到 36 个 *RhorUGTs* 基因，其中 17 个具有全长序列。鞘翅目不同种间 UGT 基因数量的比较表明，管纹艳虎天牛具有中等数量的 UGT 基因。进化分析结果表明，RhorUGTs 分布在 10 个亚家族中，其中 UGT352 亚家族为天牛科昆虫所特有，且该亚家族中 RhorUGT2/7/10/16/18/27 可能通过基因的复制产生。表达谱结果表明，大部分 *RhorUGTs* 基因在检测的所有组织中均有表达，部分基因呈现触角或跗节特异或高表达的特点，暗示它们具有嗅觉或触觉等功能。三级结构分析发现，RhorUGT17 的 α3、α4、β4 和 β5 主要参与 UDP-葡萄糖的结合。**【结论】** 本研究明确了管纹艳虎天牛 UGT 基因的数量、序列特征、进化关系及组织表达特征，研究结果为该种天牛解毒代谢机制的阐明奠定基础。

关键词 管纹艳虎天牛；UDP-葡萄糖基转移酶；进化分析；表达谱；同源建模

Identification and expression characterization of UDP-glucosyltransferase genes in *Rhaphuma horsfieldi*

WANG Zheng-Quan** YIN Ning-Na ZHAO Ning LIU Nai-Yong***

(Key Laboratory of Forest Disaster Warning and Control of Yunnan Province, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China)

Abstract **[Objectives]** UDP-glucosyltransferase (UGT) in insects is of particular importance for the detoxification of endogenous and exogenous toxic compounds. However, no information about *RhorUGT* genes of *Rhaphuma horsfieldi* is available. **[Methods]** In this study, we characterized the UGT gene family from *R. horsfieldi* using transcriptomics, bioinformatics, phylogenic and expression profiling analyses, and homology modeling approaches. **[Results]** Based on the transcriptomic data, totally 36 *RhorUGT* genes were identified from this beetle, 17 of which were full-length sequences. A comparative study on UGT gene numbers among different coleopteran species revealed that *R. horsfieldi* harbored a medium UGT number. Phylogenetic analysis indicated that RhorUGTs were clustered into ten sub-families, with a cerambycid-specific one of UGT352. Notably, these members formed by RhorUGT2/7/10/16/18/27 from UGT352 were possibly derived from gene duplications. Expression profiles showed that most of *RhorUGTs* were detected in tested tissues and some were specifically or highly expressed in antennae or tarsi, suggesting their diverse functions including olfaction and touch. Results by three-dimensional structures showed that α3, α4, β4 and β5 of RhorUGT17 were mainly involved in the binding of UDP-glucose. **[Conclusion]** This study has identified the numbers, sequence characteristics, phylogenic relationships and tissue expression characteristics of *R. horsfieldi* UGTs, and thus provides reference data for addressing the detoxification mechanisms of this beetle.

*资助项目 Supported projects：云南省科技厅青年项目（2017FD101）；云南省“高层次人才支持培养计划”青年拔尖人才项目（YNWR-QNBJ-2019-057）；云南省教育厅科学研究基金项目（2019Y0141）

**第一作者 First author，E-mail：1835949501@qq.com

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：Naiyong_2013@163.com

收稿日期 Received：2019-11-11；接受日期 Accepted：2020-02-12

Key words　*Rhaphuma horsfieldi*; UDP-glycosyltransferase; phylogenetic analysis; expression profile; homology modeling

管纹艳虎天牛 *Rhaphuma horsfieldi* 是隶属于鞘翅目 Coleoptera 天牛科 Cerambycidae 艳虎天牛属 *Rhaphuma* 的一种重要蛀干害虫，主要为害香须树 *Albizia odoratissima*、木姜子属 *Litsea*、合欢属 *Albizia*、胡桃属 *Juglans* 等树木。该种害虫在国内主要分布于四川和云南，国外主要分布在印度、缅甸、越南和老挝等地区（云南省林业厅和中国科学院动物研究所，1987）。管纹艳虎天牛主要以幼虫钻蛀到树干木质部进行为害，直至化蛹；每年 5-7 月份，蛹羽化为成虫，随即进行交配和产卵（尹宁娜等，2019）。目前，针对管纹艳虎天牛尚未有可行且有效的防治措施。

UDP- 葡萄糖基转移酶（UDP-glycosyltransferase，UGT）是一类广泛存在于脊椎动物、昆虫、植物、真菌以及细菌中的多功能超家族酶（Mackenzie *et al.*，1997；Meech and Mackenzie，1997；Bock，2016）。昆虫的 UGT 主要由一个可变的 N 端和一个高度保守的 C 端组成，在 N 端通常具有 20 个氨基酸左右的信号肽序列，其主要负责结合糖苷配基；C 端具有参与 UDP-葡萄糖结合的两个供体结合域、多个关键氨基酸位点、一个跨膜区域和一个胞内尾区（Meech and Mackenzie，1997；黄飞飞等，2009；Ahn *et al.*，2012；Wang *et al.*，2018）。与植物 UGT 作为胞质蛋白不同（Osmani *et al.*，2009），昆虫 UGT 是一种特异性的膜结合蛋白，位于内质网膜上，其蛋白质的主体部分镶嵌在内质网腔内，使得 UGT 的纯化较为困难（娄琳琳，2014；张书恒，2016）。

昆虫 UGT 基因具有多样性的组织和发育表达特征，暗示其功能的多样性。家蚕 *Bombyx mori*（Huang *et al.*，2008；Ahn *et al.*，2012）和黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*（Ahn *et al.*，2012；Younus *et al.*，2014）的 UGT 基因在成虫和幼虫的不同组织中均有表达。此外，研究表明昆虫的部分 UGT 基因具有触角特异或高表达的特点，说明其在昆虫的嗅觉感受中具有重要作用。在黑腹果蝇中，4 个 UGT 基因（*DmelUGT35a*、*UGT35b*、*UGT36Bc* 和 *UGT86Da*）在成虫触角高表达（Wang *et al.*，1999；Younus *et al.*，2014）；类似的结果在家蚕（Huang *et al.*，2008）、二点委夜蛾 *Athesis lepigone*（Zhang *et al.*，2017）和小菜蛾 *Plutella xylostella*（He *et al.*，2017）等鳞翅目昆虫中也有发现。值得注意的是，海灰翅夜蛾 *Spodoptera littoralis* 在分别经性信息素、植物气味和杀虫剂处理后，其触角高表达的 *SlitUGT40R3* 和 *SlitUGT46A6* 基因的表达水平显著上调，暗示它们在其嗅觉感受和杀虫剂降解方面具有重要作用（Bozzolan *et al.*，2014）。在同属的甜菜夜蛾 *S. exigua* 中，脂肪体中多个 *SexiUGTs* 基因的表达呈现杀虫剂依赖性（Hu *et al.*，2019）。在鞘翅目昆虫中，暗黑鳃金龟 *Holotrichia parallela* 的 *HparUGTs* 基因在包括触角在内的多个组织中有表达（Wang *et al.*，2018）；采用 RNAi 技术证实马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata* 对吡虫啉的抗性与 *LdecUGT2* 基因有关（Kaplanoglu *et al.*，2017）。

管纹艳虎天牛是一种重要的蛀干害虫，Wickham 等（2014）采用 10 种已知的天牛性信息素作为诱芯在云南林间进行诱捕试验，发现 2,3-Hexanediol 和(2R*,3R*)-2,3-Octanediol 能够诱捕到大量管纹艳虎天牛。截至目前，针对该种害虫的研究主要集中在外部形态特征及感器类型的描述（蒋书南等，1985；尹宁娜等，2019），其与寄主互作或自身生理特性的研究仍属空白。本研究基于测序的转录组数据，采用生物信息学、转录组学、进化分析和蛋白同源建模等方法研究了管纹艳虎天牛中参与有毒化合物降解的重要解毒酶：UGT。研究结果不仅可以明确管纹艳虎天牛中参与化合物解毒代谢的 UGT 基因，还可为该种天牛的防治提供理论基础。

1　材料与方法

1.1　供试昆虫

管纹艳虎天牛采自云南省楚雄州大姚县三

台乡（N26°00′01.6″，E101°04′04.7″），海拔 1 999 m。在野外采集带有天牛产卵刻痕的受害核桃木段至实验室内，木段两端用海绵包裹，并使海绵始终处于湿润状态，以保持受害核桃木段水分。待翌年成虫羽化后，分开收集雌雄成虫触角、跗节和不含触角和跗节的身体，液氮速冻后存于 - 80 ℃用于转录组测序。

1.2 实验方法

1.2.1 总 RNA 的提取 采用 TRIzol 试剂盒（Ambion, Life Technologies, Carlsbad, CA）提取管纹艳虎天牛各组织总 RNA，具体操作步骤见 TRIzol 试剂盒说明书。提取的总 RNA 用焦炭酸二乙酯（Diethyl pyrocarbonate，DEPC）水溶解后，取 2 μL 用 NanoDrop 1000 分光光度计（Thermo Fisher Scientific, San Jose, CA）测定 RNA 浓度和质量。每个组织样品取至少 2 μg 送至北京诺禾致源科技股份有限公司进行转录组测序，每个样品测序 2 次重复。

1.2.2 UGT 基因的鉴定和比较 基于测序的管纹艳虎天牛转录组数据，采用 BLAST 同源搜索的方法鉴定其 UGT 基因。首先，从 NCBI（National Center for Biotechnology Information）数据库及已发表文献中收集赤拟谷盗 *Tribolium castaneum* 、光肩星天牛 *Anoplophora glabripennis*、马铃薯甲虫等鞘翅目昆虫的 UGT 蛋白序列。其次，将已测序的转录组导入 BioEdit 软件中，采用 BLAST 同源搜索的方法鉴定候选的 *RhorUGTs* 基因。然后，将已鉴定的所有 UGT 基因在 NCBI NR 蛋白序列数据库（Non-redundant protein sequence database）中进行 BLAST 比对验证，进一步确定候选的 *RhorUGTs* 基因是否属于 UGT 基因家族。

基于已发表的鞘翅目昆虫的 UGT 基因，收集并比较鞘翅目昆虫 UGT 不同亚家族间基因数量及其差异，其中鞘翅目昆虫 UGT 不同亚家族根据赤拟谷盗的 UGT 进行划分（Ahn *et al.*，2012）。

1.2.3 UGT 基因的表达水平分析 以拼接得到的转录组作为参考序列，采用 Bowtie 软件将测序获得的 Clean reads 比对到 Unigenes 数据库，使用 RSEM 软件得到每个样品比对到每个基因上的 Read count 数目，并对其进行 FPKM（Fragments Per Kilobase of transcript sequence per Millions base pairs sequenced）值转换，据此分析 *RhorUGTs* 基因的表达水平（Trapnell *et al.*，2010）。根据转录组中 *RhorUGTs* 基因的编号，在 FPKM 值数据表格中找到对应的基因和该基因在同一组织中 2 次重复的 FPKM 值，然后用 2 次重复的 FPKM 平均值绘制不同 *RhorUGTs* 基因的 HeatMap 表达谱。

1.2.4 UGT 基因的序列及进化分析 利用 NCBI 上的 Open reading frame finder（ORF finder）预测 RhorUGTs 的开放阅读框（https://www.ncbi.nlm.nih.gov/orffinder/）。理论等电点（Isoelectric point，pI）和分子量（Molecular weight，Mw）由在线工具 Compute pI/Mw（https://web.expasy.org/compute_pi/）计算。采用 SignalP 4.1 Server 在线软件预测 UGT 的信号肽（Petersen *et al.*，2011）。采用 NetNGlyc 1.0 Server 在线软件（http://www.cbs.dtu.dk/services/netnglyc/）预测 UGT 的 *N*-糖基化位点（*N*-glycosylation predicted sites，NPS）。UGT 序列间的氨基酸一致性用 GeneDoc 进行计算。用 MAFFT v7.388 进行 UGT 的氨基酸多序列比对（Katoh and Standley，2013）。在进化树分析中，选取光肩星天牛、中欧山松大小蠹 *Dendroctonus ponderosae*、赤拟谷盗和管纹艳虎天牛的 UGT 序列，利用 PhyML 3.0 软件最大似然法（Maximum-likelihood method）构建进化树（Guindon *et al.*，2010）。

1.2.5 RhorUGT17 蛋白的同源建模 首先，选取具有完整 ORF 的 17 个 RhorUGTs（RhorUGT1-17），采用 ClustalW2 进行序列比对后截取 RhorUGTs 的 C 端保守区域（Larkin *et al.*，2007），采用 GeneDoc 分别计算它们与人类 *Homo sapiens* HsapUGT2B7 序列的氨基酸一致性；然后，以 HsapUGT2B7 蛋白的晶体结构（PDB：2O6L）（Miley *et al.*，2007）为模板，选取一致性最高的 RhorUGT17 构建其三级结构。蛋白三级结构同源构建采用 MODELLER 9v7 软件进行

（Sali and Blundell，1993），三级结构编辑和可视化采用 PyMOL 软件（https://pymol.org/）进行。

2　结果与分析

2.1　管纹艳虎天牛 UGT 基因的鉴定

基于管纹艳虎天牛的转录组，通过 BLAST 同源搜索的方法共鉴定到 36 个 UGT 基因。其中，17 个 UGT 基因（*RhorUGT1-17*）具有完整的 ORF，编码 514-534 个氨基酸，其余基因为片段，编码 184-505 个氨基酸。信号肽预测结果表明，17 个具有全长 ORF 的 UGT 蛋白在 N 端均具有信号肽序列，长度为 15-24 个氨基酸。等电点和分子量预测结果表明，除 RhorUGT15 为中性外，其余 16 个 RhorUGTs 均偏碱性；RhorUGT1-17 分子量大小在 58.12-60.82 ku 之间。NCBI BLAST 比对结果显示，所有 RhorUGTs 均比对到鞘翅目其他昆虫的 UGT，且具有较高的氨基酸一致性（52%-82%），其中 34 个 RhorUGTs 比对到光肩星天牛的 AglaUGTs；RhorUGT17 与光肩星天牛 AglaUGT2C1-like 的氨基酸一致性最高，为 82%，其次是 RhorUGT35 与 AglaUGT2B31，为 77%（表 1）。

基于已发表的鞘翅目昆虫的 UGT 基因，比较了不同物种间 UGT 亚家族基因的数量差异。结果表明，不同物种间 UGT 基因数量差异较大，其中光肩星天牛的 UGT 基因数量最多，为 58 个；黄曲条跳甲 *Phyllotreta striolata* 最少，仅有 8 个；管纹艳虎天牛具有中等数量的 UGT 基因，为 36 个。在不同亚家族基因数量的比较中，所有物种均只有一个 UGT50 基因；管纹艳虎天牛的 UGT 基因数量在不同亚家族中的比例与光肩星天牛相似，两个物种在 UGT352 亚家族中均具有最多的 UGT 基因，而在 UGT331 亚家族中则丢失了该类基因（表 2）。

2.2　管纹艳虎天牛 UGT 基因的序列及进化分析

与其他昆虫的 UGT 相似，管纹艳虎天牛的 UGT 也包括两个主要的功能区域：一个可变的 N 端和一个高度保守的 C 端。N 端区域主要包括信号肽序列以及起催化作用的组氨酸（H）和天冬氨酸（D）；C 端区域主要由两个供体结合区域（Donor binding regions，DBRs）和一个高度保守的特征性基序组成。此外，在 C 端末区还具有一个由 15 个氨基酸组成的跨膜结构域和一段细胞质尾区，在跨膜域前具有一个带有负电荷的天冬氨酸；在 DBRs 中具有 8 个与糖源相互作用的关键氨基酸残基，包括与核苷酸互作的丝氨酸（S）、色氨酸（W）、谷氨酰胺（Q）和谷氨酸（E），与含磷化合物互作的苏氨酸（T）/S 和 Q/H 以及与糖苷互作的 D 和 Q/H（图 1）。

选取管纹艳虎天牛、光肩星天牛、中欧山松大小蠹和赤拟谷盗共 4 种鞘翅目昆虫的 UGT 构建进化树。结果表明，鞘翅目昆虫的 UGT 可划分为 10 个亚家族：UGT50、UGT311/312、UGT319/320/321、UGT323、UGT324、UGT325、UGT326/327/347、UGT328、UGT331 和 UGT352，其中 UGT311/312、UGT319/320/321 和 UGT326/327/347 三个亚家族由混合 UGT 组成；UGT352 仅包括天牛科昆虫的 UGT；4 个物种在 UGT50 中各自有 1 个 UGT。除 UGT331 外，RhorUGTs 聚类到其余 9 个亚家族中，其中 UGT352、UGT319/320/321 和 UGT324 数量最多，分别为有 10 个、9 个和 8 个；其余亚家族 UGT 数量较少，仅为 1-2 个。此外，进化分析发现 UGT 成员主要以种特异性的形式聚类，包括 UGT311/312、UGT323、UGT324、UGT325、UGT326/327/347、UGT328 和 UGT352（图 2）。

2.3　管纹艳虎天牛 UGT 基因的组织表达谱

根据转录组测序的 FPKM 值，研究了 36 个 *RhorUGTs* 基因在雌雄虫触角、跗节以及不含触角和跗节的身体等组织中的表达情况。结果表明，所有 *RhorUGTs* 基因在检测的一至多个组织中有表达；大部分基因（21 个）在检测的所有组织中均有不同程度的表达；部分基因呈现组织特异表达的特点，如 *RhorUGT1*、*RhorUGT2*、*RhorUGT4* 和 *RhorUGT6* 基因在雌虫跗节特异表达，*RhorUGT8*、*RhorUGT9*、*RhorUGT15*、*RhorUGT18* 和 *RhorUGT30* 基因仅在雌雄虫跗节有表达；部分基因呈现组织高表达的特点，如 *RhorUGT23* 基因在雌虫跗节高表达，*RhorUGT33*

表 1　管纹艳虎天牛 UGT 基因的信息

Table 1　Information for UGT genes in *Rhaphuma horsfieldi*

基因 Gene	开放阅读框 ORF (AA)	信号肽 SP (AA)	等电点 pI	分子量 Mw (ku)	*N*-糖基化位点 NPS	NCBI Blast 搜索结果（登录号/基因/物种） NCBI Blast Hit (Reference/Name/Species)	*E* 值 *E*-value	一致性 Identity (%)
UGT1	522	17	9.14	60.09	64, 124, 328, 400	XP_018568773.2 UDP-glucuronosyltransferase 2B9 [*Anoplophora glabripennis*]	0.0	55
UGT2	520	19	7.28	59.32	64, 120, 165, 459	XP_018565808.1 UDP-glucuronosyltransferase 2B16-like isoform X1 [*Anoplophora glabripennis*]	0.0	52
UGT3	521	18	9.00	60.47	27, 82, 124, 187, 236, 418, 419	XP_018561622.1 UDP-glucuronosyltransferase 2B31 [*Anoplophora glabripennis*]	0.0	69
UGT4	523	18	8.96	59.95	226, 245	XP_018564526.1 UDP-glucuronosyltransferase 2B13-like [*Anoplophora glabripennis*]	0.0	76
UGT5	516	18	8.97	58.12	64, 236	XP_018579879.1 UDP-glucuronosyltransferase 1-8 [*Anoplophora glabripennis*]	0.0	68
UGT6	522	17	8.85	59.35	64, 124, 328	XP_018568773.2 UDP-glucuronosyltransferase 2B9 [*Anoplophora glabripennis*]	0.0	55
UGT7	522	20	8.22	59.57	67, 82, 225, 423, 459	XP_018561504.1 UDP-glucuronosyltransferase 2B37 isoform X1 [*Anoplophora glabripennis*]	0.0	55
UGT8	517	18	7.83	59.07	65, 124, 185, 406, 409, 507	XP_019867288.1 PREDICTED: UDP-glucuronosyltransferase 2B7-like [*Aethina tumida*]	0.0	57
UGT9	534	22	9.39	60.85	69, 84, 177, 243, 274, 334	XP_018568770.1 UDP-glucuronosyltransferase 2B19 isoform X1 [*Anoplophora glabripennis*]	0.0	70
UGT10	514	18	8.17	59.09	65, 415, 451, 505, 506	XP_018561504.1 UDP-glucuronosyltransferase 2B37 isoform X1 [*Anoplophora glabripennis*]	0.0	52
UGT11	522	23	9.10	59.26	111, 175, 242, 287, 332	XP_018570346.1 UDP-glucuronosyltransferase 1-3 isoform X1 [*Anoplophora glabripennis*]	0.0	72
UGT12	518	18	9.23	58.98	49, 65, 80, 221, 419	XP_018561504.1 UDP-glucuronosyltransferase 2B37 isoform X1 [*Anoplophora glabripennis*]	0.0	57
UGT13	524	24	9.44	59.20	70, 177, 411, 427	XP_018579876.1 UDP-glucuronosyltransferase 2B15 [*Anoplophora glabripennis*]	0.0	57
UGT14	519	21	9.15	59.15	52, 108, 172, 238, 283, 328	XP_018570346.1 UDP-glucuronosyltransferase 1-3 isoform X1 [*Anoplophora glabripennis*]	0.0	65
UGT15	519	18	6.98	60.32	127, 190	XP_023020371.1UDP-glucuronosyltransferase 2B15-like [*Leptinotarsa decemlineata*]	0.0	56
UGT16	521	15	9.17	59.16	62, 160, 214, 411, 447	XP_018561504.1 UDP-glucuronosyltransferase 2B37 isoform X1 [*Anoplophora glabripennis*]	0.0	57
UGT17	527	21	8.61	59.89	52, 82, 239	XP_018561400.1 UDP-glucuronosyltransferase 2C1-like [*Anoplophora glabripennis*]	0.0	82

续表 1（Table 1 continued）

基因 Gene	开放阅读框 ORF (AA)	信号肽 SP (AA)	等电点 pI	分子量 Mw (ku)	*N*-糖基化位点 NPS	NCBI Blast 搜索结果（登录号/基因/物种） NCBI Blast Hit (Reference/Name/Species)	*E* 值 *E*-value	一致性 Identity (%)
UGT18	505	–	–	–	52, 68, 123, 423, 459	XP_018561504.1 UDP-glucuronosyltransferase 2B37 isoform X1 [*Anoplophora glabripennis*]	0.0	53
UGT19	481	–	–	–	68, 94, 175, 192, 410	XP_018579876.1 UDP-glucuronosyltransferase 2B15 [*Anoplophora glabripennis*]	0.0	60
UGT20	467	–	–	–	64, 83, 167, 221, 279	XP_018561504.1 UDP-glucuronosyltransferase 2B37 isoform X1 [*Anoplophora glabripennis*]	0.0	54
UGT21	465	–	–	–	70, 410, 426	XP_018579876.1 UDP-glucuronosyltransferase 2B15 [*Anoplophora glabripennis*]	0.0	59
UGT22	414	–	–	–	9, 305	XP_018570251.1 UDP-glucuronosyltransferase 1-6-like [*Anoplophora glabripennis*]	5×10^{-150}	53
UGT23	414	–	–	–	24, 131	XP_018579876.1 UDP-glucuronosyltransferase 2B15 [*Anoplophora glabripennis*]	0.0	60
UGT24	414	–	–	–	67, 85, 127, 173, 336	XP_018566903.1 UDP-glucuronosyltransferase 2B15-like [*Anoplophora glabripennis*]	0.0	64
UGT25	393	–	–	–	67, 240	XP_018579878.1 UDP-glucuronosyltransferase 2B31 [*Anoplophora glabripennis*]	5×10^{-180}	65
UGT26	388	–	–	–	108, 168, 171, 335	XP_018562716.1 UDP-glucuronosyltransferase 2A3 isoform X2 [*Anoplophora glabripennis*]	0.0	67
UGT27	381	–	–	–	65, 80, 221	XP_018561504.1 UDP-glucuronosyltransferase 2B37 isoform X1 [*Anoplophora glabripennis*]	3×10^{-151}	57
UGT28	349	–	–	–	1, 66, 343	XP_018579878.1 UDP-glucuronosyltransferase 2B31 [*Anoplophora glabripennis*]	2×10^{-171}	68
UGT29	332	–	–	–	65, 122, 236	XP_018572801.1 UDP-glucuronosyltransferase 2B7 [*Anoplophora glabripennis*]	6×10^{-166}	71
UGT30	290	–	–	–	47, 63, 102, 278	XP_018561499.1 UDP-glucuronosyltransferase 2B7-like [*Anoplophora glabripennis*]	6×10^{-93}	52
UGT31	266	–	–	–	–	XP_018569262.1 UDP-glucuronosyltransferase 2B7 [*Anoplophora glabripennis*]	2×10^{-101}	64
UGT32	265	–	–	–	–	XP_018563264.1 UDP-glucuronosyltransferase 2B37 [*Anoplophora glabripennis*]	6×10^{-137}	70
UGT33	236	–	–	–	–	XP_018573569.1 UDP-glucuronosyltransferase 2B7 [*Anoplophora glabripennis*]	7×10^{-97}	61
UGT34	189	–	–	–	49, 64	XP_018573405.1 UDP-glucuronosyltransferase 2B15-like [*Anoplophora glabripennis*]	1×10^{-86}	66
UGT35	198	–	–	–	–	XP_018579878.1 UDP-glucuronosyltransferase 2B31 [*Anoplophora glabripennis*]	5×10^{-108}	77
UGT36	184	–	–	–	–	XP_018563298.1 UDP-glucuronosyltransferase 2B10 [*Anoplophora glabripennis*]	7×10^{-91}	71

ORF：开放阅读框；SP：信号肽；pI：等电点；Mw: 分子量；NPS：N-糖基化位点。

ORF: Open reading frame; SP: Signal peptide; pI: Isoelectric point; Mw: Molecular weight; NPS: N-glycosylation predicted sites.

表 2　鞘翅目昆虫 UGT 不同亚家族基因的数量比较

Table 2　Comparison of UGT gene numbers of different sub-families in Coleoptera

物种 Species	亚家族 Sub-family										总数 Total
	50	311/312	319/320/321	323	324	325	326/327/347	328	331	352	
管纹艳虎天牛* *Rhaphuma horsfieldi*	1	2	9	2	8	1	1	2	0	10	**36**
光肩星天牛 *Anoplophora glabripennis*	1	4	13	4	10	4	2	4	0	16	**58**
蜂房小甲虫 *Aethina tumida*	1	9	28	2	8	1	0	1	1	1	**52**
白蜡窄吉丁 *Agrilus planipennis*	1	0	14	0	9	5	0	6	7	1	**43**
沙漠铁包甲虫 *Asbolus verrucosus*	1	2	4	1	0	1	2	1	0	0	**12**
中欧山松大小蠹 *Dendroctonus ponderosae*	1	1	5	0	9	0	0	4	1	0	**21**
玉米根萤叶甲 *Diabrotica virgifera virgifera*	1	8	7	4	19	0	0	9	0	2	**50**
暗黑鳃金龟* *Holotrichia parallela*	1	7	1	0	7	0	2	1	1	0	**20**
马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata*	1	3	20	6	7	1	1	3	0	1	**43**
稻水象甲# *Lissorhoptrus oryzophilus*	1	0	17	0	8	2	0	1	1	0	**30**
红斑尼葬甲 *Nicrophorus vespilloides*	1	5	17	0	6	0	10	4	0	0	**43**
圣甲虫 *Oryctes borbonicus*	1	1	1	0	6	0	3	1	3	0	**16**
粪金龟 *Onthophagus taurus*	1	8	1	0	1	0	8	4	10	5	**38**
黄曲条跳甲* *Phyllotreta striolata*	1	1	3	0	0	0	0	3	0	0	**8**
赤拟谷盗 *Tribolium castaneum*	1	4	7	12	9	3	3	4	4	0	**47**

*数据来自转录组；#数据来自 GenBank 数据库；其余数据来自基因组。

* and # represents that the data are derived from transcriptomes and GenBank Database, respectively. The remaining data are retrieved from genomes.

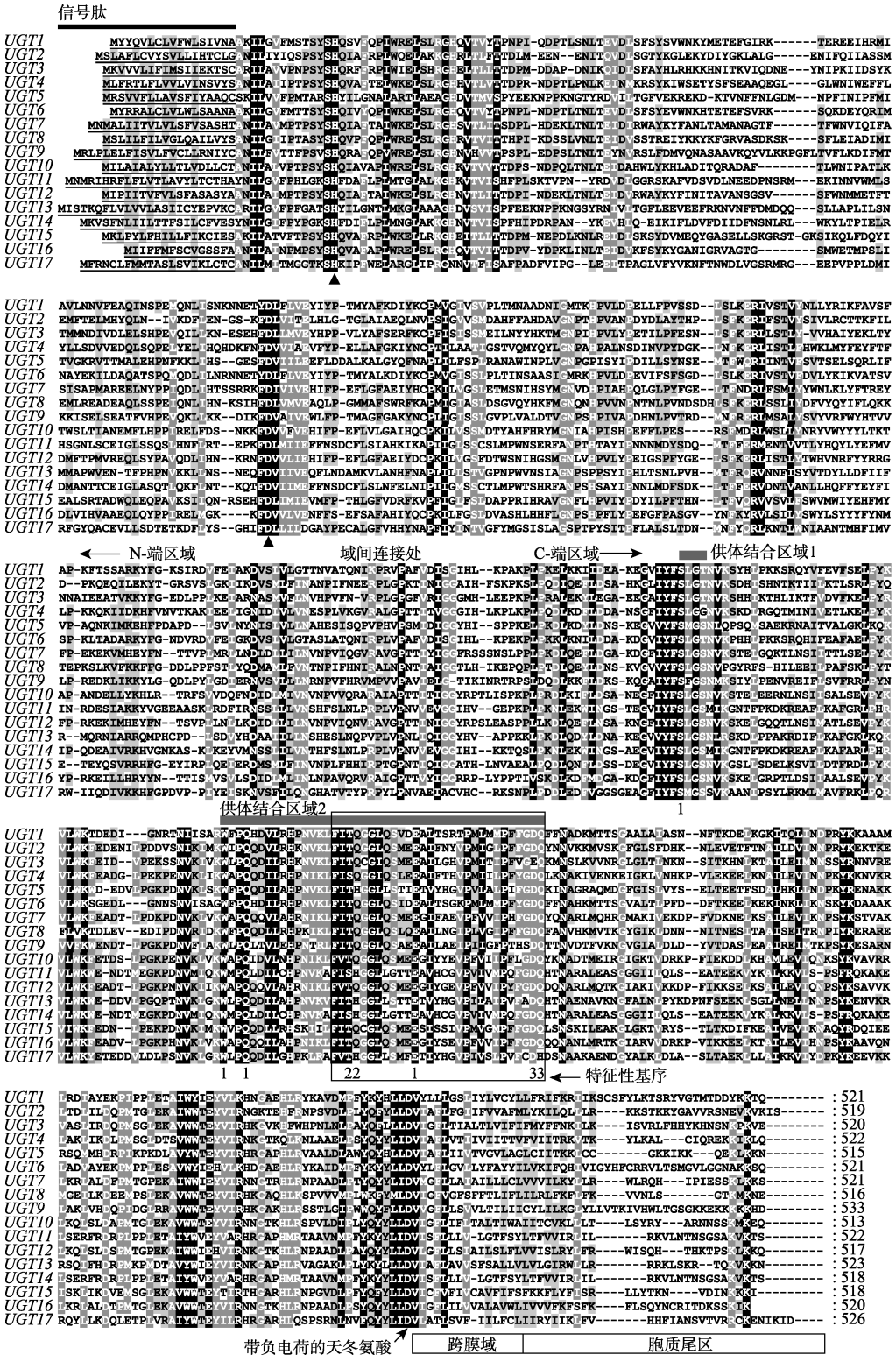

图 1　管纹艳虎天牛 UGT 的氨基酸序列比对

Fig. 1　Multiple alignment of UGT amino acid sequences in *Rhaphuma horsfieldi*

三角形表示起催化作用的组氨酸（H）和天冬氨酸（D）；1、2 和 3 分别表示与核苷酸、含磷化合物和糖苷作用的氨基酸。

Triangle represents key catalytic residues (H, histidine and D, aspartic acid). 1, 2 and 3 represent nucleotide, phosphate and glucoside interacting residues, respectively.

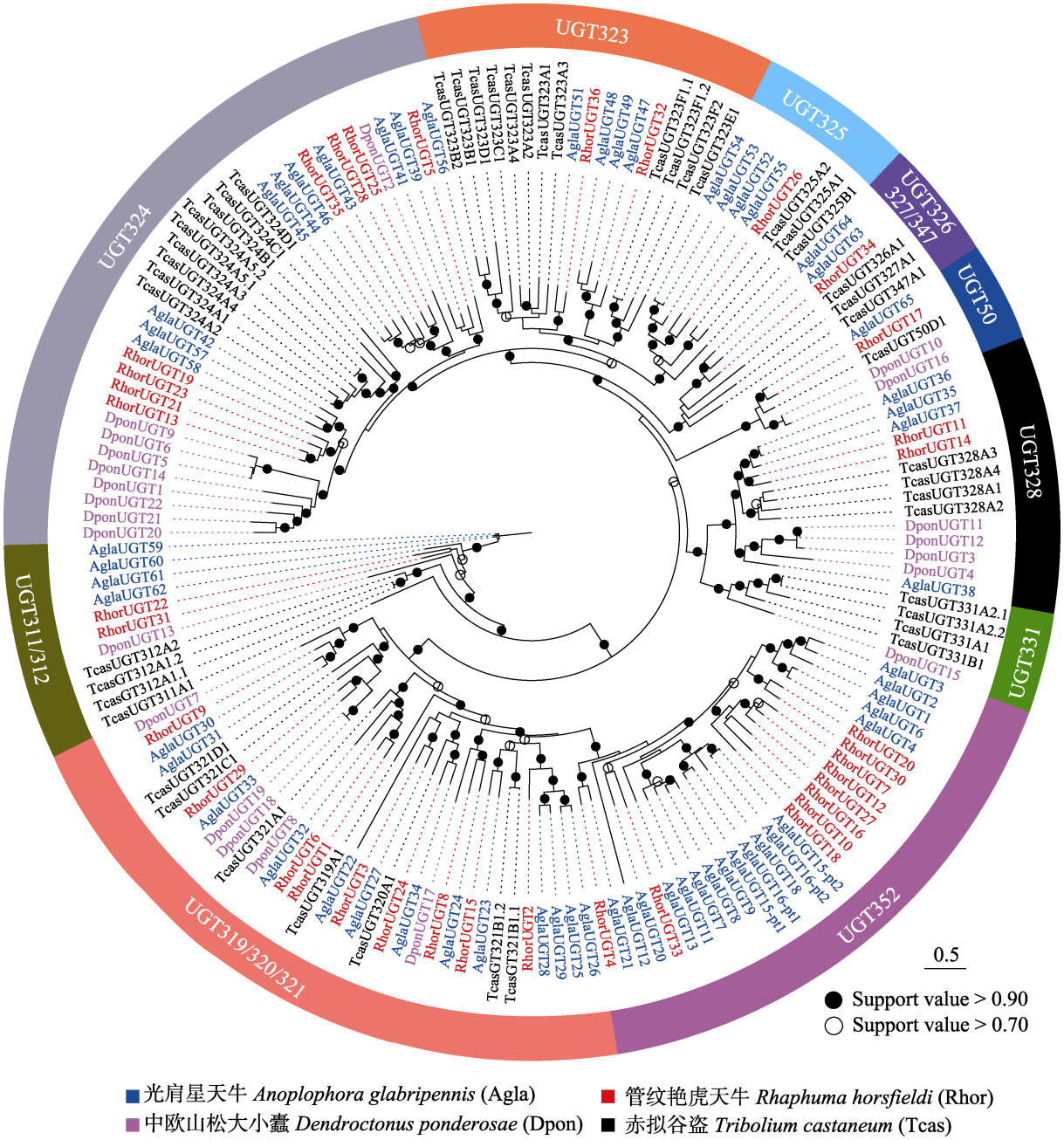

图 2　鞘翅目昆虫 UGT 的进化树
Fig. 2　Phylogenetic tree of UGTs in Coleoptera

基因在雌虫不含触角和跗节的身体高表达。另外，部分基因在雌雄虫触角中具有较高表达，包括 *RhorUGT11*、*RhorUGT12*、*RhorUGT14*、*RhorUGT28*、*RhorUGT32* 和 *RhorUGT36* 基因（图 3）。

2.4　RhorUGT17 三级结构建模及分析

以 HsapUGT2B7 的晶体结构为模板，采用同源建模的方法构建了 RhorUGT17 的三级结构。首先，根据 HsapUGT2B7 晶体结构的氨基酸序列和其与 RhorUGT17 的序列比对结果，截取 RhorUGT17 相应 C 端区域的 170 个氨基酸，氨基酸序列比对结果表明两者的一致性为 42%。两个供体结合域（DBR1 和 DBR2）具有较高的保守性。除与糖苷互作的 Q 和 H 不同外，其余 7 个关键氨基酸位点完全相同（图 4：A）。

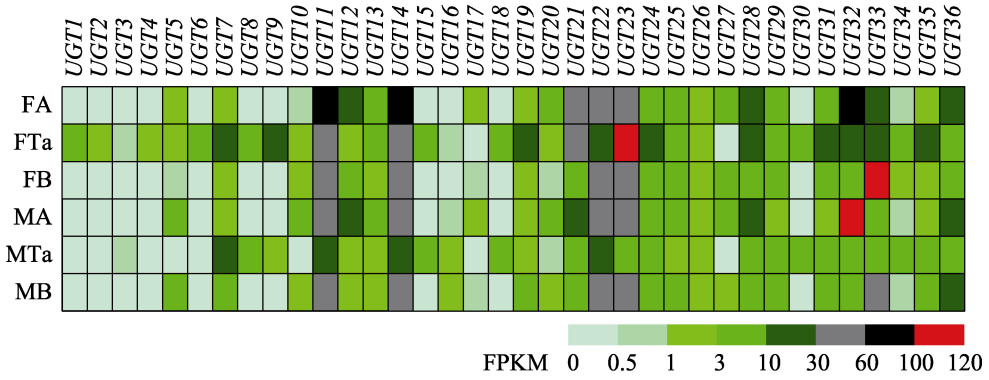

图 3　管纹艳虎天牛 *RhorUGTs* 基因在成虫不同组织的表达谱

Fig. 3　Expression pattern of *RhorUGT* genes in different tissues of *Rhaphuma horsfieldi* adults

FA：成虫触角；FTa：雌虫跗节；FB：不含触角和跗节的身体；
MA：雄虫触角；MTa：雄虫跗节；MB：不含触角和跗节的身体。
FA: Female antennae; FTa: Female tarsi; FB: Female bodies without antennae and tarsi;
MA: Male antennae; MTa: Male tarsi; MB: Male bodies without antennae and tarsi.

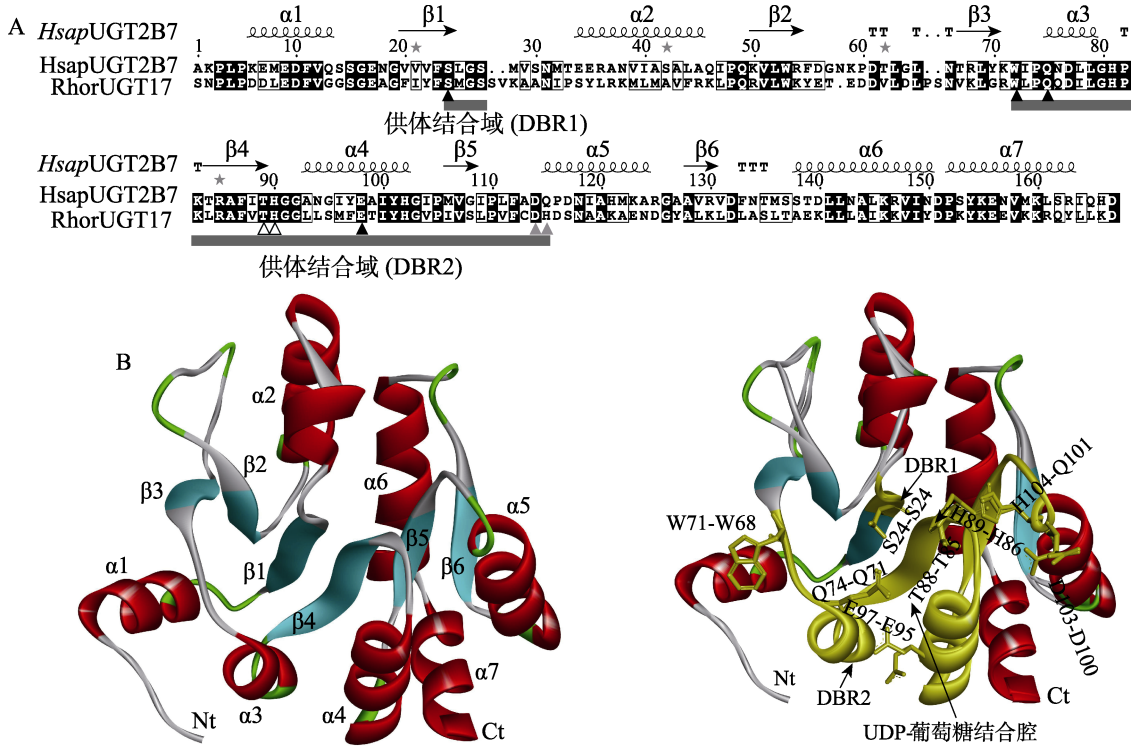

图 4　管纹艳虎天牛 RhorUGT17 的三级结构

Fig. 4　Three-dimensional (3D) structure of *Rhaphuma horsfieldi* UGT17

A. 管纹艳虎天牛 RhorUGT17 与人 HsapUGT2B7 的氨基酸序列比对；B. 管纹艳虎天牛 RhorUGT17 的三级结构（左边）及其与 HsapUGT2B7 的三级结构叠加（右边）。两个蛋白的关键氨基酸（S、W、Q、T、H、E、D 和 H/Q）和 UDP-葡萄糖结合腔在结构中被标示；供体结合区域（DBR1 和 DBR2）用黄色标示；Nt、Ct、α1-7 和 β1-6：分别表示氨基酸端、羧基端、α 螺旋 1 至 7 和 β 折叠 1 至 6。

A. Alignment of RhorUGT17 and HsapUGT2B7 amino acid sequences; B. 3D model of RhorUGT17 (left) and superimposition of RhorUGT17 and HsapUGT2B7 structures (right). Key residues (S, W, Q, T, H, E, D and H/Q) and UDP-glucose binding cavities of RhorUGT17 and HsapUGT2B7 are labeled on the structures, respectively. Donor binding domains (DBR1 and DBR2) are highlighted in yellow. Nt, Ct, α1-7 and β1-6 represent N-terminus, C-terminus, seven α-helixes and six β-sheets, respectively.

同源建模结果表明，RhorUGT17 由 N 端、C 端、loop 环、7 个 α 螺旋（α1-7）和 6 个 β 折叠（β1-6）组成。此外，为了比较 HsapUGT2B7 和 RhorUGT17 的三级结构差异，进一步将它们的结构进行叠加。结果发现，两个蛋白的 α2、α4、α5、β3、β6、β1-α2 间 loop、β2-β3 间 loop 和 β6-α6 间 loop 差异较大；RhorUGT17 的 UDP-葡萄糖结合腔主要由 α3、α4、β4 和 β5 构成，与核酸、含磷化合物和糖苷作用的关键氨基酸均位于结合腔附近（图 4：B）。

3 结论与讨论

管纹艳虎天牛是三台核桃上新发现的一种重要蛀干害虫，该种天牛的卵、幼虫、蛹和成虫部分时期都生活在树皮下或是树干内，因此其长期遭受各种有毒化合物（包括内源性化合物）的侵袭；此外，化学农药的使用进一步加剧了该种天牛的生存环境，增加了其与各种有毒化合物接触的几率。在长期的自然选择压力和人类活动的影响下，管纹艳虎天牛已进化出一套特有的解毒代谢酶系统，UGT 基因家族即为该系统中一类重要的解毒代谢酶家族，主要参与外源性和内源性有毒化合物的生物转化过程，在昆虫生存和生境适应性中具有重要作用。基于测序的转录组数据，从管纹艳虎天牛中一共鉴定到 36 个 UGT 基因，其数量与粪金龟 UGT 基因数量（38 个）相近，明显多于中欧山松大小蠹（21 个）（Keeling *et al.*，2013）、暗黑鳃金龟（20 个）（Wang *et al.*，2018）、圣甲虫（16 个）（Meyer *et al.*，2016）、黄曲条跳甲（8 个）（Wu *et al.*，2016）等鞘翅目昆虫和二点委夜蛾（20 个）（Zhang *et al.*，2017）、海灰翅夜蛾（11 个）（Bozzolan *et al.*，2014）等非鞘翅目昆虫，但是少于光肩星天牛（58 个）（McKenna *et al.*，2016）、蜂房小甲虫（52 个）（Evans *et al.*，2018）、玉米根萤叶甲（50 个）、赤拟谷盗（47 个）（Ahn *et al.*，2012）等鞘翅目昆虫以及家蚕（45 个）（Huang *et al.*，2008；Ahn *et al.*，2012）、棉铃虫（46 个）（Ahn *et al.*，2012；Pearce *et al.*，2017）和豌豆蚜 *Acyrthosiphon pisum*（72 个）（Ahn *et al.*，2012；McKenna *et al.*，2016）等非鞘翅目昆虫，这可能与不同昆虫转录组的测序组织数量、类型、测序技术和深度不同有关；而数量较多的物种的 UGT 则从基因组中鉴定。

在序列比对和分析中，超过 90% 的 RhorUGTs 比对到光肩星天牛的 AglaUGTs（McKenna *et al.*，2016），且均具有较高的氨基酸一致性（>50%），说明 UGT 在同科不同种间具有较高的保守性，其中以 UGT50 亚家族成员间一致性最高（平均值为 72%），暗示其功能最为保守（Ahn *et al.*，2012）。与其他昆虫的 UGT 类似（Ahn *et al.*，2012；Zhang *et al.*，2017；Wang *et al.*，2018），管纹艳虎天牛的 UGT 在 C 端也呈现出较高的氨基酸一致性，尤其是在供体结合区域内的关键氨基酸高度保守，进一步支持 UGT 基因功能的保守性。在进化分析中，UGT352 亚家族仅含有天牛科昆虫的 UGT，说明该分支为天牛科昆虫特有；进一步分析发现，聚类到该亚家族的光肩星天牛的 AglaUGTs 主要分布在 2 个 Scaffold 上（Scaffold 72 和 Scaffold 772），且呈邻近排列和物种特异聚类的特点，暗示这些基因很可能起源于基因的复制（McKenna *et al.*，2016）。在管纹艳虎天牛中，6 个 RhorUGTs（RhorUGT2/7/10/16/18/27）单独聚类到 UGT352 亚家族的一个小分支，说明它们可能在同一条染色体上邻近排列，且通过基因的复制产生。

基因的表达谱在一定程度上可以反映其特定的功能，是筛选组织特异或决定功能研究候选基因的关键步骤。与其他大部分昆虫 UGT 基因的表达特征类似（Huang *et al.*，2008；Ahn *et al.*，2012；Younus *et al.*，2014；Zhang *et al.*，2017；Wang *et al.*，2018），管纹艳虎天牛的大部分 *RhorUGTs* 基因也呈现多样性的组织表达谱，说明其具有多种功能。在表达谱的研究中，虽然并未发现触角特异的 *RhorUGTs* 基因，但是部分 *RhorUGTs* 基因在触角中具有较高的表达水平，暗示它们主要具有嗅觉方面的功能。类似的 UGT 基因触角高表达的特征在黑腹果蝇（Wang *et al.*，1999；Younus *et al.*，2014）、海灰翅夜蛾（Bozzolan *et al.*，2014）、暗黑鳃金龟（Wang *et al.*，2018）和小菜蛾（He *et al.*，2017）中也

有发现。值得注意的是，在管纹艳虎天牛的跗节上发现多个 *RhorUGTs* 基因呈现特异或高表达的特点，考虑到鞘翅目昆虫的跗节上也具有大量的感器和经常接触植物表面（Betz，2003；吉帅帅等，2017；尹宁娜等，2019），说明这些 UGT 基因可能与触角表达的 UGT 基因功能类似，即具有嗅觉或触觉方面的功能。

参考文献 (References)

Ahn SJ, Vogel H, Heckel DG, 2012. Comparative analysis of the UDP-glycosyltransferase multigene family in insects. *Insect Biochem. Mol. Biol.,* 42(2): 133–147.

Betz O, 2003. Structure of the tarsi in some *Stenus* species (Coleoptera, Staphylinidae): External morphology, ultrastructure, and tarsal secretion. *J. Morphol.,* 255(1): 24–43.

Bock KW, 2016. The UDP-glycosyltransferase (UGT) superfamily expressed in humans, insects and plants: Animal-plant arms-race and co-evolution. *Biochem. Pharmacol.,* 99: 11–17.

Bozzolan F, Siaussat D, Maria A, Durand N, Pottier MA, Chertemps T, Maibeche-Coisne M, 2014. Antennal uridine diphosphate (UDP)-glycosyltransferases in a pest insect: Diversity and putative function in odorant and xenobiotics clearance. *Insect Mol. Biol.,* 23(5): 539–549.

Evans JD, McKenna D, Scully E, Cook SC, Dainat B, Egekwu N, Grubbs N, Lopez D, Lorenzen MD, Reyna SM, Rinkevich FD, Neumann P, Huang Q, 2018. Genome of the small hive beetle (*Aethina tumida*, Coleoptera: Nitidulidae), a worldwide parasite of social bee colonies, provides insights into detoxification and herbivory. *GigaScience*, 7(12): 1–16.

Forestry Department of Yunnan Province, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, 1987. Yunnan Forest Insects. Kunming: Yunnan Science and Technology Publishing Press. 665. [云南省林业厅, 中国科学院动物研究所, 1987. 云南森林昆虫. 昆明: 云南科技出版社. 665.]

Guindon S, Dufayard JF, Lefort V, Anisimova M, Hordijk W, Gascuel O, 2010. New algorithms and methods to estimate maximum-likelihood phylogenies: Assessing the performance of PhyML 3. 0. *Syst. Biol*., 59(3): 307–321.

He P, Zhang YF, Hong DY, Wang J, Wang XL, Zuo LH, Tang XF, Xu WM, He M, 2017. A reference gene set for sex pheromone biosynthesis and degradation genes from the diamondback moth, *Plutella xylostella*, based on genome and transcriptome digital gene expression analyses. *BMC Genomics*, 18(1): 219.

Hu B, Zhang S, Ren M, Tian X, Wei Q, Mburu DK, Su J, 2019. The expression of *Spodoptera exigua* P450 and UGT genes: Tissue specificity and response to insecticides. *Insect Sci*., 26(2): 199–216.

Huang FF, Chai CL, Zhang Z, Liu ZH, Dai FY, Lu C, Xiang ZH, 2008. The UDP-glucosyltransferase multigene family in *Bombyx mori*. *BMC Genomics*, 9: 563.

Huang FF, Liu ZH, Chen YH, Ma Y, Lu C, 2009. Molecular cloning and expression analysis of UDP-glucosyltransferase gene BmUGT004965 in *Bombyx mori*. *Science of Sericulture*, 35(1): 50–57. [黄飞飞, 刘增虎, 陈颜虹, 马艳, 鲁成, 2009. 家蚕尿苷二磷酸-葡萄糖基转移酶基因（BmUGT004965）的克隆和表达谱分析. 蚕业科学, 35(1): 50–57.]

Ji SS, Liu NY, Zhao N, Zhuang XL, 2017. Characteristic differences of male and female adults of *Xylotrechus rufilius*. *Forest Pest and Disease*, 36(4): 29–33. [吉帅帅, 刘乃勇, 赵宁, 庄翔麟, 2017. 白蜡脊虎天牛雌雄成虫特征差异. 中国森林病虫, 36(4): 29–33.]

Jiang SN, Pu FJ, Hua LZ, 1985. Economic Entomology of China (Volume 35: Coleoptera: Cerambycidae). Beijing: Science Press. 84. [蒋书南, 蒲富基, 华立中, 1985. 中国经济昆虫志（第 35 册: 鞘翅目: 天牛科）. 北京: 科学出版社. 84.]

Kaplanoglu E, Chapman P, Scott IM, Donly C, 2017. Overexpression of a cytochrome P450 and a UDP-glycosyltransferase is associated with imidacloprid resistance in the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. *Sci. Rep.,* 7(1): 1762.

Katoh K, Standley DM, 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: Improvements in performance and usability. *Mol. Biol. Evol*., 30(4): 772–780.

Keeling CI, Yuen MM, Liao NY, Docking TR, Chan SK, Taylor GA, Palmquist DL, Jackman SD, Nguyen A, Li M, Henderson H, Janes JK, Zhao Y, Pandoh P, Moore R, Sperling FA, Huber DP, Birol I, Jones SJ, Bohlmann J, 2013. Draft genome of the mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae* Hopkins, a major forest pest. *Genome Biol*., 14(3): R27.

Larkin MA, Blackshields G, Brown NP, Chenna R, McGettigan PA, McWilliam H, Valentin F, Wallace IM, Wilm A, Lopez R, Thompson JD, Gibson TJ, Higgins DG, 2007. Clustal W and Clustal X version 2. 0. *Bioinformatics*, 23(21): 2947–2948.

Lou LL, 2014. Effect of pesticides on UDP-glycosyltransferases activity in *Spodoptera litura*. Master dissertation. Nanjing: Nanjing Agricultural University. [娄琳琳, 2014. 杀虫剂对斜纹夜蛾 UDP-葡萄糖基转移酶活性的影响. 硕士学位论文. 南京: 南京农业大学.]

Mackenzie PI, Owens IS, Burchell B, Bock KW, Bairoch A, Belanger A, Fournel-Gigleux S, Green M, Hum DW, Iyanagi T, Lancet D, Louisot P, Magdalou J, Chowdhury JR, Ritter JK, Schachter H, Tephly TR, Tipton KF, Nebert DW, 1997. The UDP glycosyltransferase gene superfamily: Recommended nomenclature update based on evolutionary divergence.

Pharmacogenetics, 7(4): 255–269.

McKenna DD, Scully ED, Pauchet Y, Hoover K, Kirsch R, Geib SM, Mitchell RF, Waterhouse RM, Ahn SJ, Arsala D, Benoit JB, Blackmon H, Bledsoe T, Bowsher JH, Busch A, Calla B, Chao H, Childers AK, Childers C, Clarke DJ, Cohen L, Demuth JP, Dinh H, Doddapaneni H, Dolan A, Duan JJ, Dugan S, Friedrich M, Glastad KM, Goodisman MA, Haddad S, Han Y, Hughes DS, Ioannidis P, Johnston JS, Jones JW, Kuhn LA, Lance DR, Lee CY, Lee SL, Lin H, Lynch JA, Moczek AP, Murali SC, Muzny DM, Nelson DR, Palli SR, Panfilio KA, Pers D, Poelchau MF, Quan H, Qu J, Ray AM, Rinehart JP, Robertson HM, Roehrdanz R, Rosendale AJ, Shin S, Silva C, Torson AS, Jentzsch IM, Werren JH, Worley KC, Yocum G, Zdobnov EM, Gibbs RA, Richards S, 2016. Genome of the Asian longhorned beetle (*Anoplophora glabripennis*), a globally significant invasive species, reveals key functional and evolutionary innovations at the beetle-plant interface. *Genome Biol.*, 17(1): 227.

Meech R, Mackenzie PI, 1997. Structure and function of uridine diphosphate glucuronosyltransferases. *Clin. Exp. Pharanacol. Physiol.*, 24 (12): 907–915.

Meyer JM, Markov GV, Baskaran P, Herrmann M, Sommer RJ, Rödelsperger C, 2016. Draft genome of the scarab beetle *Oryctes borbonicus* on La Réunion Island. *Genome Biol. Evol.*, 8(7): 2093–2105.

Miley MJ, Zielinska AK, Keenan JE, Bratton SM, Radominska-Pandya A, Redinbo MR, 2007. Crystal structure of the cofactor-binding domain of the human phase II drug-metabolism enzyme UDP-glucuronosyltransferase 2B7. *J. Mol. Biol.*, 369(2): 498–511.

Osmani SA, Bak S, Moller BL, 2009. Substrate specificity of plant UDP-dependent glycosyltransferases predicted from crystal structures and homology modeling. *Phytochemistry*, 70(3): 325–347.

Pearce SL, Clarke DF, East PD, Elfekih S, Gordon KHJ, Jermiin LS, McGaughran A, Oakeshott JG, Papanikolaou A, Perera OP, Rane RV, Richards S, Tay WT, Walsh TK, Anderson A, Anderson CJ, Asgari S, Board PG, Bretschneider A, Campbell PM, Chertemps T, Christeller JT, Coppin CW, Downes SJ, Duan G, Farnsworth CA, Good RT, Han LB, Han YC, Hatje K, Horne I, Huang YP, Hughes DST, Jacquin-Joly E, James W, Jhangiani S, Kollmar M, Kuwar SS, Li S, Liu NY, Maibeche MT, Miller JR, Montagne N, Perry T, Qu J, Song SV, Sutton GG, Vogel H, Walenz BP, Xu W, Zhang HJ, Zou Z, Batterham P, Edwards OR, Feyereisen R, Gibbs RA, Heckel DG, McGrath A, Robin C, Scherer SE, Worley KC, Wu YD, 2017. Genomic innovations, transcriptional plasticity and gene loss underlying the evolution and divergence of two highly polyphagous and invasive *Helicoverpa* pest species. *BMC Biol.*, 15: 63.

Petersen TN, Brunak S, von Heijne G, Nielsen H, 2011. SignalP 4. 0: Discriminating signal peptides from transmembrane regions. *Nat. Methods*, 8(10): 785–786.

Sali A, Blundell TL, 1993. Comparative protein modelling by satisfaction of spatial restraints. *J. Mol. Biol.,* 234(3): 779–815.

Trapnell C, Williams B, Pertea G, Mortazavi A, Kwan G, van BMJ, Salzberg SL, Wold BJ, Pachter L, 2010. Transcript assembly and quantification by RNA-Seq reveals unannotated transcripts and isoform switching during cell differentiation. *Nat. Biotechnol.*, 28(5): 511–515.

Wang Q, Hasan G, Pikielny CW, 1999. Preferential expression of biotransformation enzymes in the olfactory organs of *Drosophila melanogaster*, the antennae. *J. Biol. Chem.*, 274(15): 10309–10315.

Wang S, Liu Y, Zhou JJ, Yi JK, Pan Y, Wang J, Zhang XX, Wang JX, Yang S, Xi JH, 2018. Identification and tissue expression profiling of candidate UDP-glycosyltransferase genes expressed in *Holotrichia parallela* motschulsky antennae. *Bull. Entomol. Res.*, 108(6): 807–816.

Wickhamm JD, Harrison RD, Lu W, Guo Z, Millar JG, Hanks LM, Chen Y, 2014. Generic lures attract cerambycid beetles in a tropical montane rain forest in southern China. *J. Econ. Entomol.*, 107(1): 259–267.

Wu Z, Bin S, He H, Wang Z, Li M, Lin J, 2016. Differential expression analysis of chemoreception genes in the striped flea beetle *Phyllotreta striolata* using a transcriptomic approach. *PLoS ONE*, 11(4): e0153067.

Yin NN, Zhao N, Liu NY, 2019. Morphological characteristics of *Rhaphuma horsfieldi* and ultrastructure of its antennae and tarsi. *Journal of Southwest Forestry University* (*Natural Sciences*), 39(3): 132–140. [尹宁娜, 赵宁, 刘乃勇, 2019. 管纹艳虎天牛形态特征与触角及跗节的超微结构. 西南林业大学学报(自然科学), 39(3): 132–140.]

Younus F, Chertemps T, Pearce SL, Pandey G, Bozzolan F, Coppin CW, Russell RJ, MaibecheCoisne M, Oakeshott JG, 2014. Identification of candidate odorant degrading gene/enzyme systems in the antennal transcriptome of *Drosophila melanogaster*. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 53: 30–43.

Zhang SH, 2016. The effect of insecticide on expression levels of UDP-glycosyltransferase in *Spodoptera exigua*. Master dissertation. Nanjing: Nanjing Agricultural University. [张书恒, 2016. 杀虫剂处理对甜菜夜蛾尿苷二磷酸葡萄糖基转移酶基因表达的影响. 硕士学位论文. 南京: 南京农业大学.]

Zhang YN, Ma JF, Xu L, Dong ZP, Xu JW, Li MY, Zhu XY, 2017. Identification and expression patterns of UDP-glycosyltransferase (UGT) genes from insect pest *Athetis lepigone* (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Asia-Pac. Entomol.*, 20(1): 253–259.