

玫瑰类黄酮研究进展

金晶, 阳鑫, 周薇, 周艳, 周洪英* (贵州省植物园, 贵州贵阳 550000)

摘要 结合项目组工作需要, 查阅了大量文献资料, 从玫瑰类黄酮的分离鉴定、类黄酮对玫瑰花色的影响作用机制 2 个方面总结梳理了玫瑰类黄酮的研究动态, 并对类黄酮在玫瑰上的潜在研究方向进行了展望, 以期对贵州省玫瑰产业的发展提供新的思路, 为美丽中国、多彩贵州的建设作贡献。

关键词 玫瑰; 类黄酮; 分离鉴定; 花色

中图分类号 S-3 **文献标识码** A

文章编号 0517-6611(2019)16-0014-04

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2019.16.005



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Research Progress of Flavonoids on *Rosa rugosa* Thunb.

JIN Jing, YANG Xin, ZHOU Wei et al (Guizhou Botanical Garden, Guiyang, Guizhou 550000)

Abstract On the basis of many relevant materials and reference articles, we summarized the research development of rose flavonoids from two aspects: separation and identification of rose flavonoids, effect mechanism of flavonoids on rose flowers. Also, it gave perspective of study on rose flavonoids to provide new ideas for the development of rose industry of Guizhou Province and contribute to the construction of beautiful China and colorful Guizhou.

Key words *Rosa rugosa* Thunb.; Flavonoids; Separation and identification; Flower color

玫瑰(*Rosa rugosa* Thunb.)属蔷薇科蔷薇属植物, 为我国传统名花, 多年生常绿或落叶观花灌木, 抗逆性强, 花色丰富, 花香四溢, 有着“爱情之花”的美誉。如今, 玫瑰已是我国二级保护植物^[1], 具有重要的观赏、药用和食用价值, 被广泛用于食品工业和香料工业, 成为极具特色的香精香料植物^[2]。玫瑰在我国广泛栽植, 全国栽种总面积约为 7 000 hm²^[3]。近年来, 玫瑰在贵州省的大量应用, 在大扶贫和大生态战略中发挥了重要作用。

化学成分研究表明, 玫瑰花富含玫瑰精油、类黄酮、花色苷、多糖等。其中, 类黄酮是近年来的研究热点, 黄酮类化合物具有抗溃疡、抗菌、抗炎、降血脂和镇痛等生理活性作用, 玫瑰花的附加价值很大程度上与其含有的黄酮类成分有着重要关联^[4]。贵州省植物园玫瑰项目组长期致力于玫瑰的资源收集、推广应用示范和新产品研发, 笔者根据项目组前期的研究基础, 系统地就玫瑰类黄酮研究进展进行阐述, 并对研究存在的问题和发展前景进行探讨, 以期为更好地促进玫瑰产业的发展提供科学依据。

1 玫瑰类黄酮的功能与分离鉴定

1.1 玫瑰资源及应用 蔷薇属植物种类繁多, 全世界约有 200 种, 经过属内数十个野生种的反复杂交, 园艺品种数量已达到了约 3 万个^[5-6]。玫瑰是一类蔷薇属(*Rosa* L.)植物种及其园艺衍生品种的统称, 灌木直立或攀援, 花单朵或数朵聚生; 花托多为杯状或球形; 萼片与花瓣 4~5 枚, 一些萼片分

裂, 呈覆瓦状排列; 果实瘦小木质, 与花托相互着生^[7]。

玫瑰主要有 2 个起源地, 一个是我国, 另一个就是欧洲。我国玫瑰具代表性的栽培品种有重瓣红玫瑰(*R. rugosa* f. Plena)、单瓣白玫瑰(*R. alba* L.)、丰花玫瑰(*R. rugosa* ‘Feng Hua’)和紫枝玫瑰(*R. rugosa* ‘Zi Zhi’)^[8]。

玫瑰的花瓣和根中含丰富的营养物质, 具有较高的药用价值, 可提供人体所需的多种营养物质^[9]。随着科技水平的不断提高和人们对天然原料的开发利用, 玫瑰作为天然色素的重要来源之一, 其深加工产品不断出现, 玫瑰加工产品在餐饮业、化妆品行业、制药业等随处可见^[10]。

1.2 类黄酮化合物的结构与功能 19 世纪初期, 自第一个类黄酮化合物白杨素被发现后, 对类黄酮化合物的研究日益深入^[11]。类黄酮作为植物体内一大类次生代谢产物, 广泛存在于各类植物之中, 尤其是植物花瓣中, 至今已有 9 000 余种类黄酮化合物被报道^[12]。类黄酮的化学结构是以 2-苯基色酮(2-phenylchromone)核为基础的一类化合物的总称(图 1), 类黄酮由 C₆-C₃-C₆ 组成基本结构骨架^[13], 根据其中 C₃ 单位氧化程度的不同, 将类黄酮分为 12 类, 即查尔酮、橙酮、黄酮、花青素、黄酮醇等^[14]。在同一个属种的植物中, 类黄酮化合物种类和含量都不尽相同。花青素可使植物呈现红色到紫色, 已被证实是形成花色最重要的成分, 目前已知的花青素有 24 种^[14]。黄酮醇是原花青素的前体物质, 影响着花青素的稳定, 常见的黄酮醇有杨梅素、槲皮素和山奈酚 3 种, 它们可以有效清除自由基、抗氧化和抗衰老等^[15]。

相关研究表明类黄酮化合物给花朵、种子和果实提供色素^[16]。植物的花色主要由类黄酮(flavonoids)、类胡萝卜素(carotenoids)和生物碱(alkaloids)3 类物质决定^[17]。类黄酮为苯丙素类次生代谢产物, 能使花呈现粉红、红、蓝、紫和黄色等。其中, 查尔酮、橙酮为深黄色, 黄酮、黄酮醇为淡黄色-无色, 花青素呈现从红色-紫色^[18]。此外, 类黄酮还在植物中行使许多生物学功能, 如阻挡紫外线(UV)、防御病原体、

基金项目 贵州省改革转制项目(黔科合体 Z 字[2015]4002 号); 贵州省科技计划项目(黔科合平台人才[2018]5617, 黔科合平台人才[2018]5001, 黔科合平台人才[2018]5804); 贵州省高层次人才创新型人才项目(黔科合平台人才[2018]5635); 贵州省林业科研项目(黔林科合 J[2018]08); 贵州省林业科研项目(黔林科合[2017]06); 黔南州科技计划项目(黔南科合农字[2017]16)。

作者简介 金晶(1993—), 女, 贵州贵阳人, 研究实习员, 硕士, 从事植物生理研究。* 通信作者, 研究员, 硕士, 从事植物栽培技术与推广研究。

收稿日期 2019-05-10; **修回日期** 2019-05-29

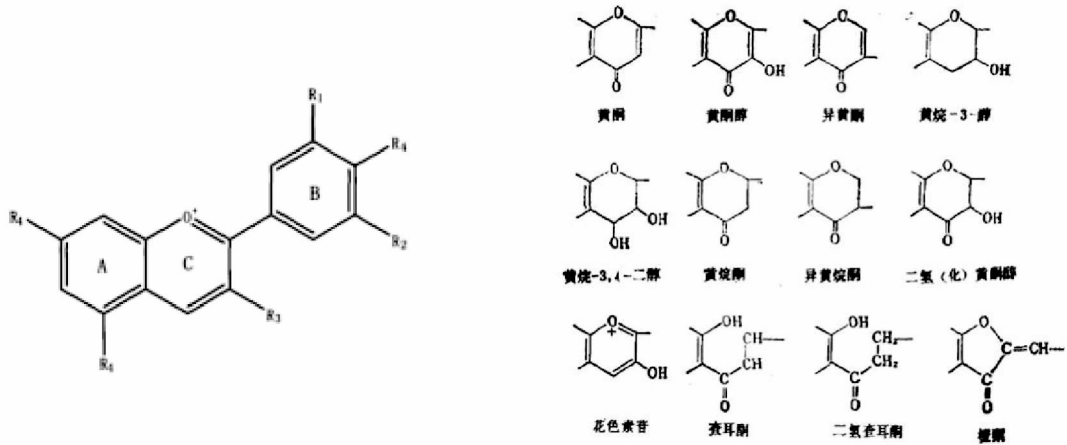


图1 类黄酮(左)与12种类黄酮C环(右)基本结构

Fig.1 The structure of flavonoids (left) and 12 kinds of flavonoid C ring (right)

增强花粉活性、抗氧化作用^[19-21]。类黄酮物质作为一种功能性物质,在食品加工、保健功能性食品领域具有很好的开发应用前景,和玫瑰具有重要的关联作用^[22]。

1.3 玫瑰类黄酮的分离鉴定 国内外许多学者对玫瑰的类黄酮进行分离鉴定。金晶^[23]应用 UPLC-DAD-Triple-TOFMS 法共从4类玫瑰(中国玫瑰、大马士革玫瑰、百叶蔷薇、法国蔷薇)22个品种中检测出7类35种类黄酮物质,其中花青苷3类,黄酮醇4类,且22个品种中类黄酮含量差异较大,颜色的深度与类黄酮含量呈正相关,颜色越浅则类黄酮含量越低。Xiao等^[24]从新疆产玫瑰花中分离得到8个黄酮醇苷类化合物,4个是黄酮苷,4个是槲皮素糖苷。Ochier等^[25]分析了玫瑰、大马士革玫瑰、法国蔷薇等31个材料的类黄酮物质,认为这些黄酮化合物可以帮助植物在品种分类上进行标记。张玲^[26]鉴定出‘白紫枝’‘粉紫枝’和‘紫枝’玫瑰中存在的类黄酮化合物为13种、10种和18种。其中‘紫枝’玫瑰中芍药苷大于80%,其次是飞燕草苷10%,矢车菊苷5%,天竺葵苷0.3%。Van等^[27]从栽培的玫瑰花品种中分离鉴定出13种花色苷和黄酮类,其中花色苷为矢车菊素-3,5-二葡萄糖苷、天竺葵素-3,5-二糖苷、天竺葵素-3-糖苷。Mikanagi等^[28]调查了10个玫瑰亚属的120个分类群的玫瑰花所含黄酮类物质,结果检测到19种黄酮醇苷类和6种花色苷。Mikanagi等^[29]对44个分类群的玫瑰及8种现代玫瑰的花色苷成分进行鉴定,共分离出11种花色苷,包括矢车菊素(Cy)、天竺葵素(Pg)、芍药花青素(Pn)等。综上,玫瑰花中含有大量类黄酮类物质,这些研究为类黄酮的鉴别和含量测定方法的建立奠定了基础。

2 类黄酮对玫瑰花色影响的作用机制

蔷薇属植物花色丰富多样,是研究花色的模式植物^[30]。据安田齐^[18]研究报道,类黄酮是花色主要显色物质,种类和含量十分丰富,玫瑰花中含丰富的黄酮类化合物。

早在1996年,牛家淑等^[31]开始研究玫瑰花瓣色素的提取方法,试验证明玫瑰中的色素在高温和光照下较为稳定,用柠檬酸和醋酸,pH为3时提取效果较为理想。冯作山等^[32]用正丁醇-冰醋酸溶液来提取玫瑰残渣中的花色素,检

测到色素的主要成分是黄酮醇和矢车菊花色苷元-3-葡萄糖苷。王丽君等^[33]研究出妙峰山玫瑰在60℃,料液比为1:10,pH为1.0的30%柠檬酸提取液条件下提取效果最好,但其对高温和氧化剂不稳定。Marshall等^[34]对蔷薇属47个种1200多个品种的材料样本花色成分进行分析,检测出矢车菊素为最普遍的成分,存在于几乎所有材料之中,芍药素存在于52%的样品之中,其中31%的样品检测出了天竺葵色素,并推断出矢车菊素有可能是天竺葵素和芍药素的前体物质。石秀花等^[35]以新疆野生玫瑰为材料,研究了野玫瑰色素的提取条件为50℃,料液比为1:30,5%柠檬酸浸提4h,并对其抗氧化能力进行检测以及对用柱层析法从野玫瑰色素中分离出的2个类黄酮物质进行鉴定,认为是芍药素-3-葡萄糖苷和飞燕草花色素-3-葡萄糖鼠李糖苷。葛芹^[36]认为15%干花柠檬酸是提取玫瑰花色素最好的条件,并用HPLC和MS检测出矢车菊-3,5-双葡萄糖苷和矢车菊-3-葡萄糖苷,占玫瑰花青苷总含量约5%与2%。

花青素的组成成分和含量在很大程度上影响着花色^[37]。研究表明,植物花青素合成代谢途径主要由3条途径构成,形成蓝紫色的飞燕草色素、紫红色的矢车菊色素和砖红色的天竺葵色素。玫瑰和月季由于没有合成F3'5'H酶,因而缺少飞燕草色素途径,这也是没有蓝花月季、玫瑰花的主要原因(图2)。F3'5'H基因是合成飞燕草色素的关键酶^[37],日本学者一直致力于研究蓝色花,Fukui^[38]在月季花瓣中发现了特殊的花青苷化合物,呈玫红色且分子量大(离子峰为1357.15),为苯环结构的高级聚合物,后下调了DFR基因的表达,过量表达*Iris hollandica* DFR基因,并导入F3'5'H基因,发现转化的月季花瓣中积累了飞燕草色素,呈现出蓝色,此积累能力可有效遗传后代。

香豆酰辅酶A(CoA)和3-丙二酰CoA是花青素形成的前体物质,后在一系列酶的催化作用下合成了花青素。其中,一些关键酶包括苯丙氨酸解氨酶(phenylalaninammonia-lyase, PAL)、查耳酮合成酶(chalconesynthase, CHS)、查耳酮异构酶(chalcone isomerase, CHI)、黄酮醇3-羟化酶(flavonoid 3'-hydroxylase, F3H)、类黄酮3'-羟化酶(flavonoid 3'-

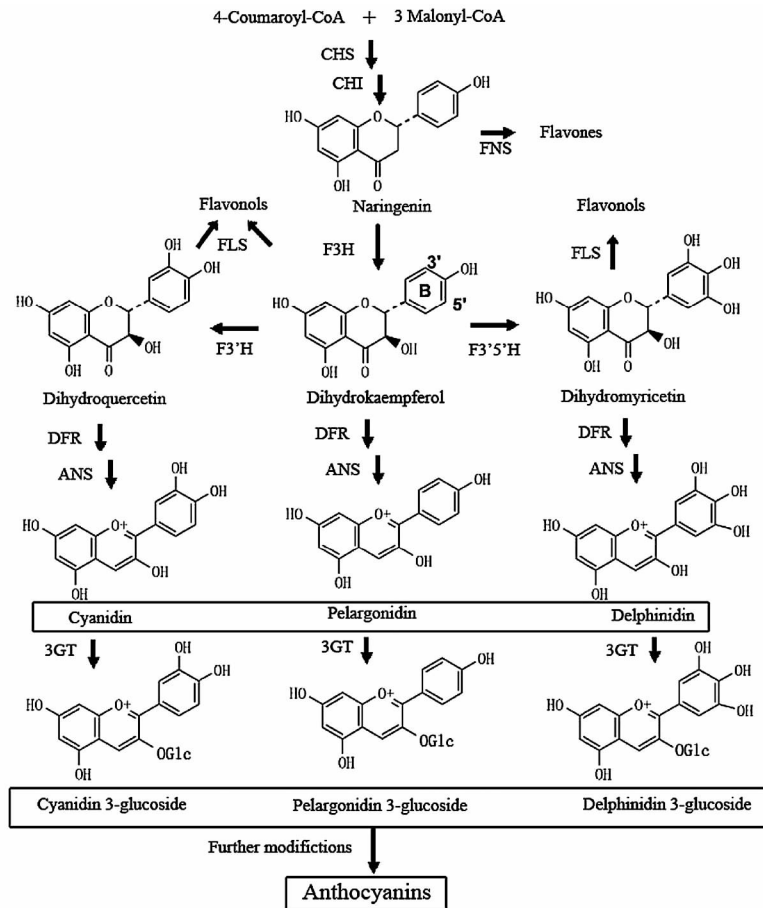


图2 简单的花青素合成代谢途径

Fig.2 A simplified anthocyanin biosynthesis pathway

hydroxylase, F3'H)、类黄酮3',5'-羟化酶(flavonoid 3',5'-hydroxylase, F3'5'H)、二氢黄酮醇-4-还原酶(dihydroflavonol-4-reductase, DFR)、花青素合酶(anthocyanidin synthase, ANS)、类黄酮3-O-糖基转移酶(flavonoid-3-O-glucosyltransferase, 3GT)等。PAL催化苯丙氨酸脱氨形成肉桂酸,是合成花青素的起始酶^[39]。二氢黄酮醇-4-还原酶(DFR)属于脂肪滴结合蛋白(ADPH)依赖性短链还原酶家族,而黄酮醇合成酶基因(*FLS*)是黄酮类化合物合成通路中的重要基因^[40]。F3'H和F3'5'H均属于细胞色素P450家族的单加氧酶,均需还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸(NADPH)作为辅助因子^[41]。罗平^[42]利用生物技术对玫瑰类黄酮合成相关基因进行克隆和功能解析,发现了玫瑰类黄酮合成的*FLS*基因和*DFR*基因,并阐明了这对基因的功能作用。

综上,对于类黄酮对玫瑰花色影响作用的相关研究内容较丰富,很多方法和原理值得参考。

3 展望

玫瑰是具有重要开发价值的种质资源,其中含有丰富的类黄酮,黄酮类化合物因其具有广泛对人体有益的生理活性而成为目前研究的热点。今后对玫瑰类黄酮的研究可以从以下2个方面考虑:①对玫瑰花总黄酮类化学成分和药理作用方面研究,特别是对有效成分的确证、分离、纯化以及其构

效关系的探讨还有待深入,应进一步阐明其活性成分的生物效应和价值,深化对玫瑰花的认识,开发出相应的玫瑰产品,提升玫瑰的经济效益和社会效益。②以类黄酮研究为切入点,研究影响玫瑰花色变化的相应机制。当前缺少对玫瑰花色的系统性分析,特别是对玫瑰花色成分差异与基因表达相关性的分析。所以,对玫瑰及其相关物种花色呈色差异进行研究,以为玫瑰花色育种提供依据和参考。

参考文献

- [1] 李玉舒.中国玫瑰种质资源调查及其品种分类研究[D].北京:北京林业大学,2006.
- [2] ZENG Y W, ZHAO J L, PENG Y H. A comparative study on the free radical scavenging activities of some fresh flowers in southern China[J]. LWT-Food Science and Technology, 2008, 41(9): 1586-1591.
- [3] 王辉,姚雷.油用玫瑰国内外发展现状和研究进展[J].香料香精化妆品, 2012(2): 47-51.
- [4] 曾佑炜.玫瑰花抗氧化活性成分及其功效[D].广州:华南师范大学, 2008.
- [5] POTTER D, ERIKSSON T, EVANS R C, et al. Phylogeny and classification of Rosaceae[J]. Plant systematics & evolution, 2007, 266(1/2): 5-43.
- [6] 吴征镒,路安民,汤彦承,等.中国被子植物科属综论[M].北京:科学出版社, 2003: 643-649.
- [7] 招雪晴.中国玫瑰(*Rosa rugosa* Thunb.)种质资源核型研究[D].泰安:山东农业大学, 2009.
- [8] 张海云,吕传润,孟宪水,等.新品种丰花玫瑰与紫枝玫瑰出油率及成分的探讨[J].香料香精化妆品, 2009(2): 11-16.
- [9] 李文玲,马大鹏,王会娟,等.食用玫瑰的栽培技术[J].河南农业科学, 2005(4): 67-68.
- [10] 《平阴玫瑰志》编委会.平阴玫瑰志[M].香港:中国楹联出版社, 2009.
- [11] 张慧婧.无花果叶中总黄酮的提取、精制及生理活性研究[D].济南:山

- 东大学,2012.
- [12] WILLIAMS C A, GREENHAM J, HARBORNE J B, et al. Acylated anthocyanins and flavonols from purple flowers of *Dendrobium cv.* 'Pompador' [J]. *Biochemical systematics and ecology*, 2002, 30: 667-675.
- [13] ZHANG C, WANG W N, WANG Y J, et al. Anthocyanin biosynthesis and accumulation in developing flowers of tree peony (*Paeonia suffruticosa*) 'Luoyang Hong' [J]. *Postharvest biology & technology*, 2014, 97: 11-22.
- [14] ANDERSEN O M, MARKHAM K R. *Flavonoids: Chemistry, biochemistry, and applications* [M]. London: CRC Taylor & Francis Group, 2006.
- [15] 卢邦俊. 高效液相色谱法测定茶叶中的黄酮醇[D]. 成都: 成都理工大学, 2006.
- [16] GROTEWOLD E. The genetics and biochemistry of floral pigments [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2006, 57: 761-780.
- [17] MORI M, KONDO T, YOSHIDA K. Anthocyanin components and mechanism for color development in blue veronica flowers [J]. *Bioscience biotechnology & biochemistry*, 2009, 73(10): 2329-2331.
- [18] 安田齐. 花色的生理生物化学[M]. 傅玉兰, 译. 北京: 中国林业出版社, 1989.
- [19] TREUTTER D. Significance of flavonoids in plant resistance: A review [J]. *Environment chemistry letters*, 2006, 4: 147-157.
- [20] KOVALEVA L V, ZAKHAROVA E V, MINKINA Y V. Auxin and flavonoids in the progame phase of fertilization in petunia [J]. *Russian journal of plant physiology*, 2007, 54(3): 396-401.
- [21] HEIM K E, TAGLIAFERRO A R, BOLIYA D J. Flavonoid antioxidants: Chemistry, metabolism and structure-activity relationships [J]. *Journal of nutritional biochemistry*, 2002, 13(10): 572-584.
- [22] 唐传枝, 彭志英. 类黄酮的最新研究进展——抗氧化研究 [J]. *中国食品添加剂*, 2001(5): 12-16, 25.
- [23] 金晶. 四类玫瑰花瓣的抗氧化活性和类黄酮成分比较分析 [D]. 贵阳: 贵州师范大学, 2018.
- [24] XIAO Z P, WU H K, WU T, et al. Kaempferol and quercetin flavonoids from *Rosa rugosa* [J]. *Chemistry of natural compounds*, 2006, 42(6): 736-737.
- [25] OCHIR S, PARK B J, NISHIZAWA M, et al. Simultaneous determination of hydrolysable tannins in the petals of *Rosa rugosa* Thunb. and allied plants [J]. *Nat Med*, 2010, 64(3): 383-387.
- [26] 张玲. 玫瑰 (*Rosa rugosa* Thunb.) 花瓣显色机理研究 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2015.
- [27] VAN SUMERE C, FACHÉ P, CASTEELE K V, et al. Improved extraction and reversed phase-high performance liquid chromatograph separation of flavonoids and the identification of *Rosa* cultivars [J]. *Phytochemical analysis*, 1993, 4(6): 279-292.
- [28] MIKANAGI Y, YOKOI M, UEDA Y, et al. Flower flavonol and distribution in subgenus *Rosa* [J]. *Biochemical systematics and ecology*, 1995, 23(2): 183-200.
- [29] MIKANAGI Y, SAITO N, YOKOI M, et al. Anthocyanins in flowers of genus *Rosa*, sections *Cinnamomeae* (= *Rosa*), *Chinese*, *Gallianae* and some modern garden roses [J]. *Biochemical systematics and ecology*, 2000, 28(9): 887-902.
- [30] 李洪权. 月季新谱 [M]. 北京: 科学普及出版社, 1986.
- [31] 牛家淑, 褚洪图. 食用天然玫瑰色素性质、提取及应用研究 [J]. *食品工业科技*, 1996(2): 24-26.
- [32] 冯作山, 杜鹏, 李勇, 等. 玫瑰色素的纯化及成分初步鉴定 [J]. *食品科技*, 2006, 10: 152-155.
- [33] 王丽君, 高同雨, 刘卫强, 等. 妙峰山玫瑰色素提取工艺及稳定性研究 [J]. *北方园艺*, 2009(11): 12-15.
- [34] MARSHALL H H, CAMPBELL C G, COLLICUTT L M. Breeding for anthocyanin colors in *Rosa* [J]. *Euphytica*, 1983, 32(1): 205-216.
- [35] 石秀花, 王忠民, 程明冬. 野玫瑰色素提取工艺的研究 [J]. *中国食品添加剂*, 2006(1): 111-113, 70.
- [36] 葛芹. 食用玫瑰色素的提取、纯化及性质研究 [D]. 无锡: 江南大学, 2013.
- [37] KATSUMOTO Y, FUKUCHI-MIZUTANI M, FUKUI Y, et al. Engineering of the rose flavonoid biosynthetic pathway successfully generated blue-hued flowers accumulating delphinidin [J]. *Plant and cell physiology*, 2007, 48(11): 1589-1600.
- [38] FUKUI Y, NOMOTO K, IWASHITA T, et al. Two novel blue pigments with ellagitannin moiety, rosacyanins A1 and A2, isolated from the petals of *Rosa hybrida* [J]. *Tetrahedron*, 2006(62): 9661-9670.
- [39] 黄鸿曼, 袁利兵, 彭志红, 等. 花青素的生物合成与环境调控研究进展 [J]. *湖南农业科学*, 2011(13): 118-120.
- [40] TANAKA Y, FUKUI Y, FUKUCHI-MIZUTANI M, et al. Molecular cloning and characterization of *Rosa hybrida* dihydroflavonol 4-reductase gene [J]. *Plant & cell physiology*, 1995, 36(6): 1023-1031.
- [41] 赵启明, 李范, 李萍. 花青素生物合成关键酶的研究进展 [J]. *生物技术通报*, 2012(12): 25-32.
- [42] 罗平. 玫瑰类黄酮合成相关基因的克隆和功能解析 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2016.

(上接第4页)

- [35] CHEN WR, FENG Y, CHAO YE. Genomic analysis and expression pattern of OsZIP1, OsZIP3, and OsZIP4 in two rice (*Oryza sativa* L.) genotypes with different zinc efficiency [J]. *Russ J Plant Physiol*, 2008, 55(3): 400-409.
- [36] RAMESH S A, SHIN R, EIDE D J, et al. Differential metal selectivity and gene expression of two zinc transporters from rice [J]. *Plant Physiol*, 2003, 133(1): 126-134.
- [37] KAVITHA P G, KURUVILLA S, MATHEW M K. Functional characterization of a transition metal ion transporter, OsZIP6 from rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Plant physiology and biochemistry*, 2015, 97: 165-174.
- [38] BUGHIO N, YAMAGUCHI H, NISHIZAWA N K, et al. Cloning an iron-regulated metal transporter from rice [J]. *J Exp Bot*, 2002, 53(374): 1677-1682.
- [39] ISHIMARU Y, SUZUKI M, TSUKAMOTO T, et al. Rice plants take up iron as an Fe³⁺-phytosiderophore and as Fe²⁺ [J]. *Plant J*, 2006, 45(3): 335-346.
- [40] NAKANISHI H, OGAWA I, ISHIMARU Y, et al. Iron deficiency enhances cadmium uptake and translocation mediated by the Fe²⁺ transporters OsIRT1 and OsIRT2 in rice [J]. *Soil science and plant nutrition*, 2006, 52: 464-469.
- [41] LEE S, AN G. Over-expression of OsIRT1 leads to increased iron and zinc accumulations in rice [J]. *Plant Cell Environ*, 2009, 32(4): 408-416.
- [42] HIRSCHI K D, ZHEN R G, CUNNINGHAM K W, et al. CAX1, an H⁺/Ca²⁺ antiporter from *Arabidopsis* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1996, 93: 8782-8786.
- [43] HIRSCHI K D, KORENKOV V D, WILGANOWSKI N L, et al. Expression of *Arabidopsis* CAX2 in tobacco: Altered metal accumulation and increased manganese tolerance [J]. *Plant Physiol*, 2000, 124: 125-133.
- [44] PITTMAN J K, SHIGAKI T, MARSHAL J L, et al. Functional and regulatory analysis of the *Arabidopsis thaliana* CAX2 cation transporter [J]. *Plant Mol Biol*, 2004, 56: 959-971.
- [45] KAMIYA T, AKAHORI T, MAESHIMA M. Expression profile of the genes for rice cation/H⁺ exchanger family and functional analysis in yeast [J]. *Plant and cell physiology*, 2005, 46(10): 1735-1740.
- [46] URAGUCHI S, KAMIYA T, SAKAMOTO T, et al. Low-affinity cation transporter (OsLCT1) regulates cadmium transport into rice grains [J]. *Proceedings of the national academy of sciences*, 2011, 108(52): 20959-20964.
- [47] URAGUCHI S, KAMIYA T, CLEMENS S. Characterization of OsLCT1, a cadmium transporter from indica rice (*Oryza sativa*) [J]. *Physiologia plantarum*, 2014, 151(3): 339-347.
- [48] LIU S M, JIANG J, LIU Y, et al. Characterization and evaluation of OsLCT1 and OsNramp5 mutants generated through CRISPR/Cas9-mediated mutagenesis for breeding low Cd rice [J]. *Rice science*, 2019, 26(2): 88-97.