

# 水稻镉积累的生理学和分子生物学机理研究进展

唐伟<sup>1</sup>, 肖应辉<sup>1,2\*</sup>

(1. 湖南农业大学农学院, 湖南长沙 410128; 2. 南方粮油作物协同创新中心, 湖南长沙 410128)

**摘要** 深入了解水稻镉积累的生理学和分子生物学机制, 有助于为制订稻米镉污染防控技术提供理论参考。概述了水稻镉吸收的影响因素及镉在水稻中的分布特征, 介绍了水稻根部和地上部不同部位镉积累的生理学机制, 综述了水稻镉积累有关的基因、数量性状位点(QTL)和微小核糖核酸(miRNAs)的研究进展。指出通过培育和推广镉低积累特性的水稻品种, 是降低大米镉含量最经济有效的方法; 并就通过分子标记辅助选择技术培育镉低积累特性的水稻两用核不育系的途径和技术展开了讨论。

**关键词** 水稻; 镉积累; 生理学; 分子生物学

**中图分类号** S188 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2016)27-0004-06

## Research Progress of Physiology and Molecular Mechanisms of Cadmium Accumulation in Rice

TANG Wei<sup>1</sup>, XIAO Ying-hui<sup>1,2\*</sup> (1. College of Agronomy, Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan 410128; 2. Southern Regional Collaborative Innovation Center of Grain and Oil Crops in China, Changsha, Hunan 410128)

**Abstract** To understand the physiology and molecular mechanism of cadmium accumulation in rice is helpful to provide theoretical reference for the technology development of Cd pollution control of rice. The characteristics of Cd uptake by rice and its influence factors were outlined in this research. The physiological mechanism of cadmium accumulation both in rice roots and the ground-upper part was introduced. Research progress of genes, QTLs and miRNAs related to rice Cd accumulation were summarized. It was pointed out that to bred rice varieties with low Cd accumulation was the most economical and effective method to control rice cadmium pollution. The methods and technologies to bred dual-purpose genic male sterile rice with low Cd accumulation by molecular marker assisted selection were discussed.

**Key words** Rice; Cadmium accumulation; Physiology; Molecular biology

水稻是我国甚至全世界主要的粮食作物。稻米中含镉量的高低, 直接影响人类摄取镉量的多少。镉在人体内过量积累, 会引起一系列健康问题, 如引起免疫抑制、生殖障碍甚至造成癌变等病症。深入了解水稻植株镉积累规律及其生理遗传机理, 有助于通过采取有效措施抑制土壤中有效镉向水稻植株转运, 并利用生物技术改造水稻镉吸收积累遗传特性进而培育镉低积累的水稻品种。近年来, 关于水稻镉吸收积累特性及其生理遗传机理和调控措施方面的研究, 已成为当前研究的热点。笔者综述了水稻镉吸收积累特性及分布规律、镉积累的生理学和分子生物学机制, 旨在为镉低积累水稻品种的选育提供理论参考。

### 1 稻米中镉的危害

人类生活直接或间接地受重金属镉的影响。在第一个泛欧洲的人类生物监测项目中, 来自 16 个国家的 1 632 名妇女和 1 689 名儿童为样本, 结果显示约 1% 的母亲和 0.06% 的孩子镉摄入量超过欧洲食品安全管理局(EFSA)规定的每周耐受摄入量<sup>[1]</sup>。对不同国家膳食结构的调查表明, 食用稻米在人体镉摄入量中起主要作用, 不同地区居民因膳食结构不同致使人体镉摄入量差异较大<sup>[2]</sup>。

生活在斯里兰卡、泰国达克省湄索地区的人们, 由于长期食用镉含量超标的稻米, 其肾功能均出现了异常<sup>[3]</sup>。在我国, 人体镉摄入量的 26.8% ~ 40.8% 来自食用稻米及其制品<sup>[2]</sup>。据调查, 湖南省石门、凤凰、湘潭 3 个农业区的稻米镉含量分别为 0.281、0.321 和 0.341 mg/kg, 均超过了食品安全国家标准的 0.2 mg/kg<sup>[4]</sup>。

### 2 水稻镉吸收的影响因素及镉在水稻中的分布特征

水稻中积累的镉, 其主要来源于稻田土壤和灌溉水。稻田土壤中的镉来源较多, 主要有火山喷发、工业污染、水生动物和植物富集、含镉岩石的风化、含镉化肥的施用、化石燃料以及煤的燃烧等<sup>[5]</sup>。而灌溉水中的镉主要来源于土壤中有有效镉和酸雨中溶解的有效态镉。稻田土壤镉含量超标已成为稻米镉污染的最主要因素, 对攸县 8 个乡镇稻田土壤的调查结果表明, 平均镉含量为 0.228 ~ 1.910 mg/kg, 90% 的样品超过了 0.3 mg/kg 的国家土壤环境质量标准<sup>[6]</sup>。

水稻植株和籽粒对镉的吸收积累受水分管理和土壤 pH 的影响。研究指出, 在晒田、淹水和湿润灌溉 3 种水分管理方式中, 晒田管理的水稻镉含量最高, 其次为淹水, 最低为湿润灌溉<sup>[7]</sup>。尤其是抽穗后排水处理能明显促进水稻对镉的吸收与籽粒中镉的积累<sup>[8]</sup>, 其原因可能是淹水条件下水稻根系具有较强的氧化能力, 将土壤中的二价铁离子和锰离子氧化, 在根系形成强吸附能力的胶体, 阻止镉转移至水稻体内<sup>[9]</sup>。

研究表明, 施用碱性含钙磷肥、磷酸二氢铵、石膏和生石灰等, 致使土壤 pH 上升, 能降低土壤有效态镉含量进而限制土壤中的镉向水稻转移<sup>[10]</sup>。该结果可能由 3 个方面的原因引起: 第一, pH 提高有益于镉的碳酸盐或氢氧化物的沉淀以及表面络合从而降低土壤有效态镉含量; 第二, 土壤 pH 升高, 土壤中胶体负电荷增加同时 H<sup>+</sup> 减少, 原本和 H<sup>+</sup> 发生交换的镉被土壤中胶体等物质吸附, 使得土壤中镉含量降低<sup>[11]</sup>; 第三, pH 升高还可促使镉离子与土壤中硫离子反应形成沉淀, 进而减少有效镉含量<sup>[12]</sup>。

研究发现, 不同类型、不同品种以及同一品种不同部位的镉积累能力均存在很大差异<sup>[13]</sup>。如华南籼稻品种镉积累能力较粳稻强<sup>[13]</sup>; 常规籼稻根部镉含量低于杂交籼稻, 但籽粒镉含量显著高于后者<sup>[14]</sup>。水稻不同器官镉吸收积累能力也存在很大差异<sup>[15]</sup>, 镉在水稻各器官的分配规律为根 > 茎

**基金项目** 国家 863 计划资助项目(2012AA101103); 教育部创新团队发展计划项目(IRT1239)。

**作者简介** 唐伟(1990-), 男, 湖南怀化人, 硕士研究生, 研究方向: 水稻遗传育种。\* 通讯作者, 研究员, 博士, 博士生导师, 从事水稻遗传育种研究。

**收稿日期** 2016-08-07

>鞘>叶>稻米<sup>[16]</sup>,籽粒中镉积累量则表现为皮层>胚>胚乳>颖壳的规律<sup>[17]</sup>。

### 3 水稻镉积累的生理学机制

**3.1 水稻根部镉积累的生理学机制** 水稻根系对镉的吸收与积累受根系内部因素和根系周围土壤环境的双重影响<sup>[18]</sup>。镉离子主要通过载体蛋白并借助代谢的能量转运到水稻根系细胞内<sup>[19]</sup>。水稻根系内皮层细胞形成的凯氏带能阻止根表皮细胞中的镉离子进入中柱组织,进而抑制镉向地上部转运。此外,根系细胞壁中的硅和果胶可以与镉发生络合反应产生沉淀,同样可以抑制根系中的镉向地上部运输<sup>[20]</sup>。

关于根系周围土壤环境对水稻根系镉的吸收和转运影响的研究较多。研究表明,发酵树皮、聚合物包膜尿素、硫磺包膜肥料以及配合使用硫和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 能减少水稻根中有效镉的积累量<sup>[12]</sup>。这是因为:一是土壤中的硫化氢减弱了水稻的氧化应激性,提高了 Eh 值以及活性氧和丙酮醛解毒酶的活性<sup>[21]</sup>,促进了土壤镉的固定从而减少水稻中的镉积累;二是配合使用硫和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 能通过维持细胞内硫醇含量和谷胱甘肽 S-转移酶活性,降低水稻中有效镉含量<sup>[22]</sup>。

土壤中的生物炭、含果胶和黄酮的有机物,以及水稻根系表面形成的铁、锰氧化物胶膜等物质都能降低土壤中的有效镉含量<sup>[23]</sup>。其主要原因是生物炭表层的羟基和羧基对二价镉离子有吸附作用<sup>[24]</sup>;生物炭和胶体中含有的大量氧官能团和矿物质对镉离子有固定作用<sup>[25]</sup>;果胶和黄酮类物质能与有效镉反应形成稳定低毒的络合物<sup>[26]</sup>。

水稻根尖分泌的小分子有机酸能提高土壤有效镉含量<sup>[27]</sup>。这是因为小分子有机酸使根际周围呈氧化状态,提高了土壤 Eh 值,此时呈还原态的含镉物会被氧化重新释放变为有效态镉<sup>[28]</sup>。土壤中的矿质营养物质同样会影响水稻对镉的吸收与积累,Fe 和 Mn 矿质营养物质可以降低根系中

的镉含量;而 K、Mg 和 P 可以增加水稻根的镉积累量<sup>[29]</sup>。

**3.2 水稻地上部分镉积累的生理学机制** 一般而言,镉主要以离子和共轭复合物 2 种形式向上运输<sup>[30]</sup>。镉经过共质体途径穿过凯氏带,再由木质部装载,借助根压和蒸腾压力提供的动力经导管向地上部运输和积累,该过程是影响水稻茎秆和籽粒镉含量的关键因素<sup>[31]</sup>。

在水稻开花授粉后,营养组织中的镉由木质部转运至韧皮部,再经穗颈节和枝梗,最终被转运至籽粒<sup>[31-32]</sup>。整个过程中,韧皮部的调控至关重要<sup>[33]</sup>。据报道约 90% 的镉由韧皮部输送进水稻籽粒,镉在韧皮部的输送速率决定籽粒中的镉积累水平<sup>[34]</sup>。这可能是由于在水稻韧皮部中,存在影响镉运输速率的物质。研究表明大部分镉离子都与含硫基的金属配体结合<sup>[35]</sup>,如金属硫蛋白<sup>[36]</sup>。而在韧皮部的汁液中发现了金属离子配体——烟草胺 (NA)、谷胱甘肽 (GSH) 和植物螯合肽 (PCs)<sup>[30]</sup>,它们都能与镉离子形成低毒的复合物<sup>[37]</sup>,而这种有毒复合物会被转运进液泡隔离<sup>[38]</sup>,以此影响镉的运输速率和运输量。

### 4 水稻镉积累的分子生物学机制

研究表明,水稻组织中镉的吸收、转运和分配均受遗传因素控制<sup>[39]</sup>。近年来,关于水稻镉吸收、积累和分配的遗传研究备受关注,大量研究已经揭示了水稻中镉积累基因的多样性和控制镉积累的数量性状位点 (QTLs) 和微小核糖核酸 (miRNAs)。

**4.1 与水稻镉吸收积累相关的基因** 越来越多的有关水稻镉吸收和积累的基因被报道(表 1),其中有镉的转运子基因、镉的信号转导基因和维持水稻植株体内物质平衡有关的基因等。根据土壤中的镉转运到水稻籽粒的途径,分水稻根部镉积累、水稻根系中镉向地上部分转运、水稻籽粒镉转运 3 个相对独立的过程逐一介绍与之相关的基因。

表 1 已报道与水稻镉吸收积累相关的基因  
Table 1 Reported genes that regulating rice cadmium accumulation

基因 Gene	表达部位 Expression site	亚细胞定位 Sub-cellular localization	主要功能 Main function	文献 Literature
<i>MxIRT1</i>	—	—	调控对镉的吸收和转运	[40]
<i>OsAUX1</i>	根	质膜	根系的发育和镉胁迫反应	[41]
<i>OsCDT1 - OsCDT5</i>	—	—	镉的转运	[42]
<i>OsHIR1</i>	—	质膜	提高镉耐受性,减少镉积累	[43]
<i>OsHMA2</i>	根,节	质膜	木质部装载,由根到茎的转移	[19]
<i>OsHMA3</i>	根	液泡膜	控制镉在细胞内转运	[44]
<i>OsHMA9</i>	维管束,花药	质膜	调控重金属流出细胞	[45]
<i>OsIRT1, OsIRT2</i>	根	质膜	调控根对镉的吸收	[46]
<i>LCD</i>	根,叶	细胞质,细胞核	参与镉的转运	[47]
<i>OsLCT1</i>	茎,叶	质膜	调控籽粒镉积累	[48]
<i>OsMAPK2</i>	根	—	镉信号转导	[49]
<i>OsMSRMK2</i>	—	—	镉信号转导	[50]
<i>OsMSRMK3, OsWJUMK1</i>	—	—	镉信号转导	[51]
<i>OsMTP1</i>	—	质膜	调控镉转运和维持离子平衡	[52]
<i>OsNAAT1</i>	根	—	调控根对镉的吸收	[53]
<i>OsNramp5</i>	根	质膜	调控根对镉的吸收	[54]
<i>OsNramp1</i>	根	质膜	调控镉吸收和根中镉积累	[55]
<i>OsO3L2 (2B)</i>	—	染色质	降低水稻中镉的积累	[56]
<i>OsO3L3 (3D)</i>	—	染色质	降低水稻中镉的积累	[56]
<i>OsPCR1</i>	根,茎	—	调控水稻根系镉转运	[57]
<i>Ospr9</i>	根	—	调控水稻根对镉的吸收与转运	[58]
<i>OsZIP1</i>	根,穗	—	调控镉等重金属的转运	[59]
<i>PEZ1</i>	根	质膜	调控中柱对镉的沉积	[60]
<i>RCS1</i>	根	胞质溶胶	促进对镉的络合,减少水稻镉含量	[61]

**4.1.1 与水稻根部镉积累有关的基因。***OsIRTs* 基因在水稻根部吸收镉离子中发挥重要作用<sup>[62]</sup>。Nakanishi 等<sup>[46]</sup>和 Lee 等<sup>[63]</sup>分别报道 *OsIRT1* 和 *OsIRT2* 参与调控根对镉的吸收。*OsIRT1* 基因过量表达会使水稻植株对  $Cd^{2+}$  更敏感<sup>[63]</sup>, *OsIRT2* 基因编码蛋白对  $Cd^{2+}$  有较高的亲和性,这 2 个基因均能增强水稻对  $Cd^{2+}$  的吸收和转运<sup>[46]</sup>。

*OsNramp1* 主要在水稻根部表达<sup>[55]</sup>,其编码的转运蛋白被定位于质膜,参与中柱和木质部中镉的装载转运。该基因的过量表达会相对减少  $Cd^{2+}$  在根系中的积累。研究发现,*OsNramp1* 在水稻品种 Sasanishiki 和 Habataki 的根系中表达水平差异明显,导致 2 个品种镉积累量差异显著<sup>[64]</sup>。此外,还有研究发现 *OsNramp1* 在籼稻中的表达水平明显高于粳稻<sup>[65]</sup>。

*OsNramp5* 是参与水稻根系对镉吸收的另一重要基因<sup>[54]</sup>,调控  $Cd^{2+}$  穿过凯氏带进入木质部维管束<sup>[66]</sup>。*OsNramp5* 编码的蛋白定位于细胞的外侧质膜上,主要在根表皮、外皮层、皮层外层以及木质部周围组织表达<sup>[54]</sup>。

*OsPDR9* 编码一种多向耐药性 (pleiotropic drug resistance, PDR) ABC 结合框蛋白,据报道  $Cd^{2+}$  能诱导其在水稻幼苗根系中表达,暗示 *OsPDR9* 可能对水稻根部  $Cd^{2+}$  的积累具有作用<sup>[58]</sup>。*PEZI* (酚醛外排转运体) 基因主要在根部表达,编码细胞膜上的一个蛋白转运子,调控木质部汁液中主要成分的浓度和中柱细胞中镉的沉积<sup>[60]</sup>。*OsNAATI* (烟酰胺氨基转移酶基因) 在水稻根部表达,具有调控水稻根对镉吸收的功能<sup>[53]</sup>。*OsMAPK2* (水稻 MAP 激酶级联) 负责水稻根系中镉信号转导<sup>[49]</sup>。

**4.1.2 与水稻根系中镉向地上部分转运有关的基因。***OsHMA3* 编码的蛋白主要在液泡膜中表达,通过将游离在细胞质的镉转移到液泡中隔离<sup>[44]</sup>,从而减少根系细胞中吸收的镉向地上部分转移<sup>[67]</sup>。*OsHMA3* 功能缺失的突变体,镉进入液泡的通道被阻断,从而导致地上部分组织镉含量升高<sup>[44]</sup>。该基因在水稻品种日本晴表达,能够降低其籽粒中的镉含量;而在 *OsHMA3* 等位基因突变的籼稻品种 Cho - ko - koku<sup>[68]</sup>、AnjanaDhan<sup>[69]</sup>、Jarjan<sup>[70]</sup> 和 Habataki<sup>[31]</sup> 中,其

液泡丧失了隔离镉的能力,进而导致地上部分组织镉积累量增加。

*OsHMA2* 表达蛋白定位于质膜,主要在根和叶的维管束中表达,调控向木质部的镉装载<sup>[71]</sup>。过量表达 *OsHMA2* 能降低水稻种子的镉含量,而对锌等其他元素的量无影响<sup>[19]</sup>。

*OsHMA9* 编码的跨膜转移蛋白定位于细胞质膜,在叶肉细胞和花药中表达,负责调控细胞中重金属的流出,同时与木质部镉的装卸有关<sup>[45]</sup>。当水稻受到镉诱导时,*OsHMA9* 转运子蛋白会在维管束大量表达,水稻 *OsHMA9* 基因缺失突变体会积累更多的镉<sup>[72]</sup>。

金属离子转运子基因 *OsMTP1* 编码的蛋白定位于细胞膜上,在叶片中有较强的表达,能将重金属离子外排到细胞间隙中<sup>[52]</sup>。当 *OsMTP1* 基因表达量降低时,会减少水稻对镉的富集<sup>[73]</sup>。

**4.1.3 与水稻籽粒镉转运有关的基因。**水稻籽粒中的镉主要由叶片和茎秆等部位转运而来。水稻开花后,茎叶等营养器官中积累的镉重新活化经韧皮部进入籽粒<sup>[74]</sup>。韧皮部的转运效率与水稻中特定基因编码的载体蛋白密切相关<sup>[32]</sup>。

*OsLCT1* 为小麦低亲和性阳离子转运蛋白基因 (low affinity cation transporter, LCT) 的同源基因。该基因编码的蛋白定位于质膜,具有阳离子外排活性,主要在叶片和穗颈节中的大维管束和周边维管束中表达,调控镉经韧皮部向籽粒的运输进而控制籽粒的镉积累量<sup>[48]</sup>。

*LCD* 编码的韧皮部转运蛋白定位于细胞质和细胞核中,主要在根部维管束和叶片韧皮部伴胞中表达,参与植株中镉的转运<sup>[47]</sup>。*LCD* 基因正常表达的水稻品种籽粒镉含量较功能缺失突变体降低了 43% ~ 55%<sup>[47]</sup>。

研究表明 *OsHMA9* 在叶肉细胞和花药中也有表达,暗示其可能参与了叶片重新活化的镉向籽粒运输<sup>[75]</sup>。

**4.2 水稻镉积累有关的 QTLs** 尽管已有众多与水稻根系从土壤吸收镉以及水稻不同部位镉运转有关基因的报道,然而亦有研究表明在不同水稻品种中存在与上述过程有关的微效 QTLs<sup>[76-82]</sup> (表 2)。

表 2 已报道与水稻镉积累相关的 QTLs

Table 2 Reported QTLs of regulating rice cadmium accumulation

QTLs	定位材料 Locating material	染色体 Chromosome	连锁标记或区间 Linkage marker or interval	功能 Function	参考文献 Reference
—	Kasalath 和 Koshihikari	3	S1513 ~ R663	降低稻米镉积累	[76]
qCd3	416 份水稻种质资源	3	RM85	调控籽粒镉积累	[76 ~ 77]
qLGcd3	LAC23 和 Koshihikari	3	RM1352 ~ RM16153	降低籽粒镉含量	[78]
qLCdG3	LAC23 和 Fukuhibiki	3	RM426 ~ RM6329	调控籽粒镉积累	[79]
qCd5.1	416 份水稻种质资源	5	RM459	调控籽粒镉积累	[80]
qCd5.2	416 份水稻种质资源	5	RM163	调控籽粒镉积累	[80]
—	Kasalath 和 Koshihikari	6	R2171 ~ R2549	降低稻米镉积累	[76]
qGCd7	Habataki 和 Sasanishiki	7	C383 ~ G1068	降低稻米镉积累	[81]
—	Kasalath 和 Koshihikari	8	C390 ~ C1121	降低稻米镉积累	[76]
—	Badari Dhan 和 Shwe War	11	RM6623	调控镉从根部到地上部的转移	[82]
qLCdG11	LAC23 和 Fukuhibiki	11	NBLAC61 ~ NBLAC63	调控籽粒镉积累	[79]

Sato 等<sup>[79]</sup>利用 Fukuhibiki 和 LAC23 构建的重组自交系群体 (RILs),在第 3 和 11 染色体检测到 2 个 QTL,其作用均表现为降低籽粒镉含量。Ishikawa 等<sup>[76]</sup>利用水稻品种 Kasal-

ath 和 Koshihikari 构建的染色体片段代换系 (CSSLs),分别在 第 3 和 8 染色体定位到 2 个降低籽粒镉含量的 QTL。Ueno 等<sup>[82]</sup>在一个镉低积累的粳稻品种 Shwe War 中定位能降低水

稻籽粒镉含量的 QTL, 位于第 11 染色体的该 QTL 能解释表型的 16.1%, 且发现该 QTL 的功能是阻止镉从根系向茎秆中转运。

Ishikawa 等<sup>[81]</sup> 利用粳稻品种 Sasanishiki 和籼稻品种 Habataki 构建的回交重组自交系 (BILs), 在第 2 和 7 染色体分别发现了 2 个增加籽粒镉含量的 QTL, 其中主效的 qGCd7 对 BIL 群体镉含量变异的解释率达 35.5%。Ishikawa 等<sup>[76]</sup> 在检测到前述 2 个降低籽粒镉含量 QTL 的同时, 发现第 6 染色体包含 Kasalath 遗传背景的染色体片段代换系的籽粒镉含量显著增加。

**4.3 水稻镉积累有关的 miRNAs** miRNAs 是一类内源非编码的单链小 RNA, 以序列特异性的方式在转录和转录后水平上对靶基因的表达进行调控。有研究以粳稻中花 11 为材料, 得到了 19 个与镉胁迫应答相关的 miRNA, 其中, miR528 在镉胁迫下表达显著上调, 而 miR166、miR171、miR168、miR162、miR396、miR390、miR156、miR1432 和 miR444b.1 等的表达则受到显著抑制, 其中过表达的 miR166 减少了水稻植株地上部分镉的积累<sup>[83]</sup>。在镉胁迫下 miR390 过量表达的转基因株系中, *OsHMA2* 和 *OsNramp5* 的表达增强<sup>[84]</sup>, 促进了水稻地上部分镉积累量的增加。

## 5 讨论与展望

稻田镉污染导致稻米镉含量超标, 已经严重危害到人类健康。降低水稻籽粒中的镉含量, 已引起了政府、学者及广大民众的高度重视。综合近年来提出的水稻镉污染防控方法, 大体可分为 3 类: 一是通过施用化学、生物制剂, 改善稻田酸碱环境或者通过元素间相互拮抗从而抑制稻田镉进入水稻籽粒; 二是通过改变现有的耕作制度, 合理调控水肥, 降低水稻籽粒对镉的吸收积累。两类方法对于缓解水稻的镉积累都具有一定的作用, 但均难以在生产实践中大面积推广应用。稻田施用化学制剂, 除提高生产成本和增加用工量等不利因素外, 还有可能引发化学制品残留污染以及稻米中其他重金属含量超标等。通过栽培措施和水肥调控, 虽能有效减轻稻米镉污染, 但其可操作性难度较大, 目前尚停留在研究层面。如水肥调控最关键的技术, 是在水稻生长期长期保持田间有浅水层直至收割前 7 d 左右才自然落干, 对于水源不足地区难以实现, 同时又增加用水成本, 尤其是不利于后期机械化收割。针对上述方法存在的问题, 近年来有学者提出了所谓的以“VIP”为核心的综合降镉技术体系, 将镉低积累型水稻品种放在该技术体系的首位<sup>[85]</sup>。培育和推广镉低积累特性的水稻品种, 是降低大米镉含量最经济有效的方法。

迄今已经挖掘并克隆了众多与水稻镉吸收积累有关基因, 并初步阐明了不同基因阻断镉从土壤进入水稻的作用途径。如 *OsNramp1* 促进水稻根系对镉的吸收和积累, *OsHMA3* 增加水稻地上部的镉含量, *OsLCT1* 降低籽粒镉含量等。这些研究为通过分子标记辅助选择培育镉低积累水稻品种提供了技术基础。在镉污染严重的南方稻区, 杂交稻是大规模推广种植的主要形式, 因此, 培育具有镉低积累特性的水稻

两用核不育系具有重要意义。在突出水稻镉低积累特性的基础上, 水稻两系不育系的选育既要兼顾稻瘟病、褐飞虱等当前生产上主要病虫害的抗性改良, 也要考虑不育系的异交特性和育性安全性等农艺性状。

## 参考文献

- [1] BERGLUND M, LARSSON K, GRANDÉR M, et al. Exposure determinants of cadmium in European mothers and their children[J]. Environmental research, 2014, 141: 69–76.
- [2] CHUNHABUNDIT R. Cadmium exposure and potential health risk from foods in contaminated area, Thailand [J]. Toxicological research, 2016, 32(1): 65–72.
- [3] SWADDIWUDHIPONG W, MAHASAKPAN P, JEEKEEREE W, et al. Renal and blood pressure effects from environmental cadmium exposure in Thai children[J]. Environmental research, 2015, 136(3): 82–87.
- [4] ZENG F F, WEI W, LI M S, et al. Heavy metal contamination in rice-producing soils of Hunan Province, China and potential health risks[J]. International journal of environmental research & public health, 2015, 12(9): 16606–16612.
- [5] SEBASTIAN A, PRASAD M N V. Cadmium minimization in rice: A review [J]. Agronomy for sustainable development, 2014, 34(1): 155–173.
- [6] WANG M E, CHEN W P, PENG C. Risk assessment of Cd polluted paddy soils in the industrial and township areas in Hunan, Southern China [J]. Chemosphere, 2015, 144: 346–351.
- [7] 胡坤, 喻华, 冯文强, 等. 不同水分管理方式下 3 种中微量元素肥料对水稻生长和吸收镉的影响[J]. 西南农业学报, 2010(3): 772–776.
- [8] 徐燕玲, 陈能场, 徐胜光, 等. 低镉累积水稻品种的筛选方法研究: 品种与类型[J]. 农业环境科学学报, 2009(7): 1346–1352.
- [9] 王小玲, 刘腾云, 幸学俊, 等. 水稻对土壤重金属元素富集差异及农艺调控措施研究进展[J]. 江西科学, 2016(3): 311–315, 356.
- [10] REHMAN Z U, RIZWAN M, GHAFOR A, et al. Effect of inorganic amendments for in situ stabilization of cadmium in contaminated soils and its phyto-availability to wheat and rice under rotation[J]. Environmental science & pollution research, 2015, 22(21): 16897–16906.
- [11] GHORBAL M N. Changes in growth and nitrogen assimilation in barley seedlings under cadmium stress [J]. Journal of plant nutrition, 1999, 22(4): 731–752.
- [12] MORI M, KOTAKI K, GUNJI F, et al. Suppression of cadmium uptake in rice using fermented bark as a soil amendment [J]. Chemosphere, 2016, 148: 487–494.
- [13] ZHAO F J, MA Y, ZHU Y G, et al. Soil contamination in China: Current status and mitigation strategies [J]. Environmental science & technology, 2014, 49(2): 750–759.
- [14] 邓刚, 王刚, 孙梦飞, 等. 镉胁迫下不同水稻品种镉的累积与分布差异 [J]. 浙江农业科学, 2016, 57(4): 468–471.
- [15] 莫争, 王春霞, 陈琴, 等. 重金属 Cu, Pb, Zn, Cr, Cd 在水稻植株中的富集和分布 [J]. 环境化学, 2002, 21(2): 110–116.
- [16] 周金林, 陈能, 郭望模. 大田双季种植籼稻籽粒镉积累差异研究 [J]. 湖南农业科学, 2013(11): 26–28.
- [17] 杨居荣, 查燕, 刘虹. 污染稻、麦籽实中 Cd, Cu, Pb 的分布及其存在形态初探 [J]. 中国环境科学, 1999, 19(6): 500–504.
- [18] 王美娥, 彭驰, 陈卫平. 水稻品种及典型土壤改良措施对稻米吸收镉的影响 [J]. 环境科学, 2015, 36(11): 4283–4290.
- [19] TAKAHASHI R, ISHIMARU Y, SHIMO H, et al. The OsHMA2 transporter is involved in root-to-shoot translocation of Zn and Cd in rice [J]. Plant cell & environment, 2012, 35(11): 1948–1957.
- [20] 朱智伟, 陈铨学, 牟仁祥, 等. 水稻镉代谢与控制研究进展 [J]. 中国农业科学, 2014, 47(18): 3633–3640.
- [21] MOSTOFA M G, RAHMAN A, ANSARY M M, et al. Hydrogen sulfide modulates cadmium-induced physiological and biochemical responses to alleviate cadmium toxicity in rice [J]. Scientific reports, 2015, 5: 14078.
- [22] WU Z Y, ZHANG C H, YAN J L, et al. Effects of sulfur supply and hydrogen peroxide pretreatment on the responses by rice under cadmium stress [J]. Plant growth regulation, 2015, 77(3): 299–306.
- [23] 傅友强, 于智卫, 蔡昆争, 等. 水稻根表皮膜形成机制及其生态环境效应 [J]. 植物营养与肥料学报, 2010, 16(6): 1527–1534.
- [24] MOYO M, LINDIWE S T, SEBATA E, et al. Equilibrium, kinetic, and thermodynamic studies on biosorption of Cd(II) from aqueous solution by biochar [J]. Research on chemical intermediates, 2016, 42(2): 1349–1362.

- [25] QIAN L B, ZHANG W Y, YAN J C, et al. Effective removal of heavy metal by biochar colloids under different pyrolysis temperatures[J]. *Bioresource technology*, 2016, 206: 217 - 224.
- [26] 王晓波, 车海萍, 陈海珍, 等. 榴莲壳内果皮胶多糖和黄酮对重金属吸附作用的研究[J]. *食品工业科技*, 2011(12): 129 - 131.
- [27] 王会民, 唐秀英, 龙启樟, 等. 水稻根系遗传特征研究进展[J]. *分子植物育种*, 2016(4): 910 - 917.
- [28] 陈京都, 刘萌, 顾海燕, 等. 不同土壤质地条件下麦秸、铅对镉在水稻-土壤系统中迁移的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2011, 30(7): 1295 - 1299.
- [29] SEBASTIAN A, PRASAD M N V. Modulatory role of mineral nutrients on cadmium accumulation and stress tolerance in *Oryza sativa* L. seedlings[J]. *Environmental science & pollution research*, 2015, 8(1): 1 - 10.
- [30] 钟茜. 镉在水稻幼苗体内的长距离运输与毒性作用的研究[D]. 广州: 华南师范大学, 2014.
- [31] URAGUCHI S, MORI S, KURAMATA M, et al. Root-to-shoot Cd translocation via the xylem is the major process determining shoot and grain cadmium accumulation in rice[J]. *Journal of experimental botany*, 2009, 60(9): 2677 - 2688.
- [32] RODDA M S, LI G, REID R J. The timing of grain Cd accumulation in rice plants: The relative importance of remobilisation within the plant and root Cd uptake post-flowering[J]. *Plant & soil*, 2011, 347(1/2): 105 - 114.
- [33] KATO S, ISHIKAWA S, INAGAKI K, et al. Possible chemical forms of cadmium and varietal differences in cadmium concentrations in the phloem sap of rice plants (*Oryza sativa* L.)[J]. *Soil science & plant nutrition*, 2010, 56(6): 839 - 847.
- [34] TANAKA K, FUJIMAKI S, FUJIWARA T, et al. Cadmium concentrations in the phloem sap of rice plants (*Oryza sativa* L.) treated with a nutrient solution containing cadmium[J]. *Soil science & plant nutrition*, 2003, 49(2): 311 - 313.
- [35] MENDOZA-CÓZATL D G, JOBE T O, HAUSER F, et al. Long-distance transport, vacuolar sequestration, tolerance, and transcriptional responses induced by cadmium and arsenic[J]. *Journal of physical chemistry A*, 2011, 118(31): 5876 - 5884.
- [36] 王文君, 吕娜, 尹锐, 等. 金属硫蛋白研究进展[J]. *江苏农业科学*, 2016, 44(1): 13 - 16.
- [37] MENDOZA-CÓZATL D G, BUTKO E, SPRINGER E, et al. Identification of high levels of phytochelatin, glutathione and cadmium in the phloem sap of *Brassica napus*. A role for thiol-peptides in the long-distance transport of cadmium and the effect of cadmium on iron translocation[J]. *Plant journal*, 2008, 54(2): 249 - 259.
- [38] LIN Y F, AARTS M G M. The molecular mechanism of zinc and cadmium stress response in plants[J]. *Cellular & molecular life sciences*, 2012, 69(19): 3187 - 3206.
- [39] 龙小林, 向珣朝, 徐艳芳, 等. 镉胁迫下籼稻和粳稻对镉的吸收、转移和分配研究[J]. *中国水稻科学*, 2014, 28(2): 177 - 184.
- [40] SONG T, HAN H, LI P, et al. Over-expression of the *MuIRT1* gene increases iron and zinc content in rice seeds[J]. *Transgenic research*, 2015, 24(1): 109 - 122.
- [41] YU C L, SUN C D, SHEN C J, et al. The auxin transporter, OsAUX1, is involved in primary root and root hair elongation and in Cd stress responses in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Plant journal*, 2015, 30(7): 981 - 983.
- [42] KURAMATA M, MASUYA S, TAKAHASHI Y, et al. Novel cysteine-rich peptides from *Digitaria ciliaris* and *Oryza sativa* enhance tolerance to cadmium by limiting its cellular accumulation[J]. *Plant & cell physiology*, 2009, 50(1): 106 - 117.
- [43] LIM S D, JIN G H, HAN A R, et al. Positive regulation of rice RING E3 ligase OsHIR1 in arsenic and cadmium uptakes[J]. *Plant molecular biology*, 2014, 85(4/5): 365 - 379.
- [44] MIYADATE H, ADACHI S, HIRAZUMI A, et al. OsHMA3, a P<sub>1B</sub>-type of ATPase affects root-to-shoot cadmium translocation in rice by mediating efflux into vacuoles[J]. *New phytologist*, 2011, 189(1): 190 - 199.
- [45] LEE S, KIM Y Y, LEE Y, et al. Rice P<sub>1B</sub>-type heavy-metal ATPase, OsHMA9, is a metal efflux protein[J]. *Plant physiology*, 2007, 145(3): 831 - 842.
- [46] NAKANISHI H, OGAWA I, ISHIMARU Y, et al. Iron deficiency enhances cadmium uptake and translocation mediated by the Fe<sup>2+</sup>, transporters OsIRT1 and OsIRT2 in rice[J]. *Soil science & plant nutrition*, 2006, 52(4): 464 - 469.
- [47] SHIMO H M. *Low cadmium* (LCD), a novel gene related to cadmium tolerance and accumulation in rice seeds[C]//Proceedings of the international plant nutrition colloquium XVI. Davis: University of California, 2009.
- [48] 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.
- [49] YEH C M, HSIAO L J, HUANG H J. Cadmium activates a mitogen-activated protein kinase gene and MBP kinases in rice[J]. *Plant & cell physiology*, 2004, 45(9): 1306 - 1312.
- [50] AGRAWAL G K, RAKWAL R, IWAHASHI H. Isolation of novel rice (*Oryza sativa* L.) multiple stress responsive MAP kinase gene, OsMSRMK2, whose mRNA accumulates rapidly in response to environmental cues[J]. *Biochemical & biophysical research communications*, 2002, 294(5): 1009 - 1016.
- [51] AGRAWAL G K, AGRAWAL S J, IWAHASHI H, et al. Novel rice MAP kinases OsMSRMK3 and OsWJUMK1 involved in encountering diverse environmental stresses and developmental regulation[J]. *Biochemical & biophysical research communications*, 2003, 300(3): 775 - 783.
- [52] 王齐红. 水稻金属离子转运体基因 OsMTP1 的克隆与功能分析[D]. 南京: 南京农业大学, 2005.
- [53] CHENG L J, WANG F, SHOU H X, et al. Mutation in nicotianamine aminotransferase stimulated the Fe(II) acquisition system and led to iron accumulation in rice[J]. *Plant physiology*, 2007, 145(4): 1647 - 1657.
- [54] SASAKI A, YAMAJI N, YOKOSHO K, et al. Nramp5 is a major transporter responsible for manganese and cadmium uptake in rice[J]. *Plant cell*, 2012, 24(5): 2155 - 2167.
- [55] TAKAHASHI R, ISHIMARU Y, SENOURA T, et al. Characterization of OsNramp1, a metal transporter from rice[C]//Proceedings of the international plant nutrition colloquium XVI. Davis: University of California, 2009.
- [56] WANG C H, GUO W L, YE S, et al. Reduction of Cd in rice through expression of OXS3-like gene fragments[J]. *Molecular plant*, 2016, 9(2): 301 - 304.
- [57] WANG F J, WANG M, LIU Z P, et al. Different responses of low grain-Cd-accumulating and high grain-Cd-accumulating rice cultivars to Cd stress[J]. *Plant physiology & biochemistry*, 2015, 96: 261 - 269.
- [58] MOONS L. OsPdr9, which encodes a PDR-type ABC transporter, is induced by heavy metals, hypoxic stress and redox perturbations in rice roots[J]. *Febs Letters*, 2003, 553(3): 370 - 376.
- [59] CHEN W R, FENG Y, CHAO Y E. Genomic analysis and expression pattern of OsZIP1, OsZIP3, and OsZIP4, in two rice (*Oryza sativa* L.) genotypes with different zinc efficiency[J]. *Russian journal of plant physiology*, 2008, 55(3): 400 - 409.
- [60] ISHIMARU Y, BASHIR K, NAKANISHI H, et al. The role of rice phenolics efflux transporter in solubilizing apoplasmic iron[J]. *Plant signaling & behavior*, 2011, 6(10): 1624 - 1626.
- [61] NAKAMURA T, YAMAGUCHI Y, SANO H. Four rice genes encoding cysteine synthase, isomation and differential responses to sulfur, nitrogen and light[J]. *Gene*, 1999, 229(1/2): 155 - 161.
- [62] URAGUCHI S, FUJIWARA T. Cadmium transport and tolerance in rice: Perspectives for reducing grain cadmium accumulation[J]. *Rice*, 2012, 5(1): 1 - 8.
- [63] LEE S, GYNHEUNG A N. Over-expression of OsIRT1, leads to increased iron and zinc accumulations in rice[J]. *Plant cell & environment*, 2009, 32(4): 408 - 416.
- [64] TAKAHASHI R, ISHIMARU Y, SENOURA T, et al. The OsNRAMP1 iron transporter is involved in Cd accumulation in rice[J]. *Journal of experimental botany*, 2011, 62(14): 4843 - 4850.
- [65] TAKAHASHI R, ISHIMARU Y, NAKANISHI H, et al. Role of the iron transporter OsNRAMP1 in cadmium uptake and accumulation in rice[J]. *Plant signaling & behavior*, 2011, 6(11): 1813 - 1816.
- [66] URAGUCHI S, FUJIWARA T. Rice breaks ground for cadmium-free cereals[J]. *Current opinion in plant biology*, 2013, 16(3): 328 - 334.
- [67] ISHIKAWA S, SUZUI N, ITO-TANABATA S, et al. Real-time imaging and analysis of differences in cadmium dynamics in rice cultivars (*Oryza sativa*) using positron-emitting <sup>107</sup>Cd tracer[J]. *BMC plant biology*, 2011, 11(1): 172.
- [68] TEZUKA K, MIYADATE H, KATOU K, et al. A single recessive gene controls cadmium translocation in the cadmium hyperaccumulating rice cultivar Cho-Ko-Koku[J]. *Theoretical & applied genetics*, 2010, 120(6):

- 1175 - 1182.
- [69] UENO D, YAMAJI N, KONO I, et al. Gene limiting cadmium accumulation in rice [J]. Proceedings of the national academy of sciences, 2010, 107 (38): 16500 - 16505.
- [70] UENO D, KOYAMA E, YAMAJI N, et al. Physiological, genetic, and molecular characterization of a high-Cd-accumulating rice cultivar, Jarjan [J]. Journal of experimental botany, 2011, 62(7): 2265 - 2272.
- [71] SATOH-NAGASAWA N, MORI M, NAKAZAWA N, et al. Mutations in rice (*Oryza sativa*) heavy metal ATPase 2 (OsHMA2) restrict the translocation of zinc and cadmium [J]. Plant & cell physiology, 2012, 53 (1): 213 - 224.
- [72] ZHAO F Y, HAN M M, ZHANG S Y, et al. Hydrogen peroxide-mediated growth of the root system occurs via auxin signaling modification and variations in the expression of cell-cycle genes in rice seedlings exposed to cadmium stress [J]. Journal of integrative plant biology, 2012, 54 (12): 991 - 1006.
- [73] HAN C D, CHOI Y D. OsMPT gene for modifying plant architecture and increasing yield, and uses thereof; 20120284875 [P]. 2012.
- [74] 李正翔. 不同基因型水稻剑叶中镉向籽粒再分配差异性研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2014.
- [75] 李兆伟, 熊君, 齐晓辉, 等. 水稻灌浆期叶片蛋白质差异表达及其作用机理分析 [J]. 作物学报, 2009, 35 (1): 132 - 139.
- [76] ISHIKAWA S, AE N, YANO M. Chromosomal regions with quantitative trait loci controlling cadmium concentration in brown rice (*Oryza sativa*) [J]. New phytologist, 2005, 168 (2): 345 - 350.
- [77] JIN L, LU Y, XIAO P, et al. Genetic diversity and population structure of a diverse set of rice germplasm for association mapping [J]. Theoretical & applied genetics, 2010, 121 (3): 475 - 487.
- [78] ABE T, NONOUE Y, ONO N, et al. Detection of QTLs to reduce cadmium content in rice grains using LAC23/Koshihikari chromosome segment substitution lines [J]. Breeding science, 2013, 63 (3): 284 - 291.
- [79] SATO H, SHIRASAWA S, MAEDA H, et al. Analysis of QTL for lowering cadmium concentration in rice grains from 'LAC23' [J]. Breeding science, 2011, 61 (2): 196 - 200.
- [80] HUANG Y, SUN C X, MIN J, et al. Association mapping of quantitative trait loci for mineral element contents in whole grain rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Journal of agricultural & food chemistry, 2015, 63: 10885 - 10892.
- [81] ISHIKAWA S, ABE T, KURAMATA M, et al. A major quantitative trait locus for increasing cadmium-specific concentration in rice grain is located on the short arm of chromosome 7 [J]. Journal of experimental botany, 2010, 61 (3): 464 - 469.
- [82] UENO D, KONO I, YOKOSHO K, et al. A major quantitative trait locus controlling cadmium translocation in rice (*Oryza sativa*) [J]. New phytologist, 2009, 182 (3): 644 - 653.
- [83] 丁艳菲. 水稻镉胁迫应答相关 microRNA 的分离与功能研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2012.
- [84] DING Y F, YE Y Y, JIANG Z H, et al. MicroRNA390 is involved in cadmium tolerance and accumulation in rice [J]. Frontiers in plant science, 2016, 7: 1 - 8.
- [85] 王蜜安, 尹丽辉, 彭建祥, 等. 综合降镉 (VIP) 技术对降低糙米镉含量的影响研究 [J]. 中国稻米, 2016, 22 (1): 43 - 47.

(上接第 3 页)

源有 14 株, 咖啡碱含量极低 ( $\leq 1.00\%$ ) 的大茶树有 10 株, 包括曼加坡坎 6 号大茶树、大寨 5 号大茶树、光明水库 2 号大茶树、曼加坡坎 3 号大茶树、曼加坡坎 5 号大茶树、曼加坡坎 8 号大茶树、曼播中寨 1 号大茶树、曼加坡坎 7 号大茶树、光明水库 1 号大茶树、光明水库 4 号大茶树。若咖啡碱含量低于  $1.00\%$ , 则属于低咖啡碱茶树资源, 甚至可称为无咖啡碱茶树资源。在茶组植物中, 天然低咖啡碱茶树资源非常稀少, 可作为一种低咖啡碱茶树品种选育的试材。不同株大茶树的咖啡碱含量差异较大的主要原因可能是野生古茶树种质资源分布在不同的地区, 茶树资源具有丰富的生物多样性。

### 3 结论

笔者通过对景洪地区大茶树资源的调查和筛选, 发现 1 号、4 号、12 号、16 号、22 号、24 号、27 号、31 号、32 号、33 号、39 号、41 号、45 号、49 号大茶树都属于高 EGCG 含量的茶树资源, 其 EGCG 含量均高于  $7.000\%$ 。低咖啡碱含量 ( $\leq 1.50\%$ ) 的大茶树资源有 14 株, 其中咖啡碱含量极低 ( $\leq 1.00\%$ ) 的大茶树有 10 株, 包括曼加坡坎 6 号大茶树、大寨 5 号大茶树、光明水库 2 号大茶树、曼加坡坎 3 号大茶树、曼加坡坎 5 号大茶树、曼加坡坎 8 号大茶树、曼播中寨 1 号大茶树、曼加坡坎 7 号大茶树、光明水库 1 号大茶树、光明水库 4 号大茶树, 占总资源数的  $24.08\%$ 。

### 参考文献

- [1] 陈义, 汪小刚, 宛晓春. 没食子儿茶素没食子酸酯制备新工艺的研究 [J]. 安徽农业大学学报, 2007, 34 (3): 364 - 368.

- [2] 宛晓春. 茶叶生物化学 [M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2003.
- [3] JANKUN J, SELMAN S H, SWIERCZ R. Why drinking green tea could prevent cancer [J]. Nature, 1997, 387 (6633): 561.
- [4] 邓永亮, 冯雷, 吕才有. 一种快速检测茶叶中儿茶素的 HPLC 方法 [J]. 西南农业学报, 2011, 24 (3): 932 - 935.
- [5] 浙江农业大学. 茶树栽培学 [M]. 2 版. 北京: 中国农业出版社, 1996.
- [6] 刘官树, 姚思德. EGCG 辐射保护作用的研究 [J]. 辐射研究与辐射工艺学报, 2002, 20 (2): 87 - 92.
- [7] 杨贤强, 侯军武. 表没食子儿茶素没食子酸酯对活性自由基的清除作用机制 [J]. 中国药理学报, 1994, 15 (4): 350 - 353.
- [8] 沈荣生, 金超芳, 杨贤强, 等. EGCG 和 GCG 清除单线态氧效果的 ESR 鉴别 [J]. 茶叶科学, 2000, 20 (1): 19 - 22.
- [9] 梁纲, 符麟军. 表没食子儿茶素没食子酸酯抗突变的实验研究 [J]. 广西预防医学, 2000, 8 (6): 201 - 203.
- [10] 严明潮, 徐向群, 单夏锋. 提取条件对茶多酚制品儿茶素组成的影响 [J]. 茶叶科学, 1996, 16 (2): 155 - 156.
- [11] 钟萝. 茶叶品质理化分析 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1989: 289 - 295.
- [12] PARÉ W. The effect of caffeine and seconal on a visual discrimination task [J]. Journal of comparative and physiological psychology, 1961, 54 (5): 506 - 509.
- [13] SMITH A. Effects of caffeine on human behavior [J]. Food and chemical toxicology, 2002, 40 (9): 1243 - 1255.
- [14] PEELING P, DAWSON B. Influence of caffeine ingestion on perceived mood states, concentration, and arousal levels during a 75-min university lecture [J]. Advances in physiology education, 2007, 31 (4): 332 - 335.
- [15] BRUNYÉ T T, MAHONEY C R, LIEBERMAN H R, et al. Caffeine modulates attention network function [J]. Brain and cognition, 2010, 72 (2): 181 - 188.
- [16] 陈亮, 杨亚军, 虞富莲, 等. 茶树种质资源描述规范和数据标准 [S]. 北京: 中国农业出版社, 2005: 57 - 64.
- [17] 阮宇成, 程启坤. 茶儿茶素的组成与绿茶品质的关系 [J]. 园艺学报, 1964, 3 (3): 287 - 300.
- [18] 龚志华, 黄甜, 庞月兰, 等. HP-20 大孔吸附树脂分离纯华儿茶素 EGCG 的效果 [J]. 湖南农业大学学报 (自然科学版), 2010, 36 (1): 87 - 90.