

重金属镉对水稻根毛细胞钾离子吸收过程的影响

李隼¹, 黄胜东², 赵福庚^{1,*}

¹南京大学生命科学学院, 南京210093; ²江苏省农业科学院粮食作物研究所, 南京210014

摘要: 重金属镉进入植物体后会引发一系列的毒害反应, 然而迄今为止有关镉毒害的机制并不明了。本研究综合使用了膜电势测定、非损伤微测和膜片钳等电生理学实验技术, 检测了镉对水稻根毛细胞钾离子吸收过程的影响。研究结果显示, 外源施用50 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ CdCl_2 能明显造成水稻根毛细胞膜的去极化, 抑制根毛细胞质膜内向 K^+ 通道活性, 同时诱导外向 K^+ 通道开放, 导致根系内 K^+ 外渗, 进而降低了水稻根部 K^+ 含量。通过上述影响, 镉扰乱了水稻根系对钾离子的吸收过程, 造成钾元素缺失, 成为植物体镉毒害作用的机理之一。

关键词: 水稻; 重金属镉; 钾离子吸收

Effects of Cadmium on K^+ Uptake in Root Hair Cells of Rice

LI Sun¹, HUANG Sheng-Dong², ZHAO Fu-Geng^{1,*}

¹School of Life Sciences, Nanjing University, Nanjing 210093, China; ²Institute of Food Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China

Abstract: It has been widely documented that Cd entering plants will cause a series of detrimental consequences, but the mechanisms of Cd toxicity are not clearly understood. Using biophysical techniques including membrane potential measurements, SIET (scanning ion-selective electrode technique) for non-invasive ion flux assays, and patch clamp, we monitored the effect of Cd on potassium (K^+) uptake in root hair cells of rice. Our results showed that K^+ contents in roots were significantly reduced when treated with exogenous Cd. Further studies revealed that two cellular processes might be affected by Cd, leading to changes in ionic homeostasis. First, Cd-induced depolarization of the membrane potential was observed in root epidermal cells, attenuating the driving force for K^+ uptake. Second, the inward conductance of K^+ was partially blocked by Cd, whereas the outward K^+ conductance was Cd-inducible in the root hair cells, decreasing uptake of K^+ . We propose that one of the mechanisms of Cd toxicity is to impair the uptake of K^+ thereby disturbing ion homeostasis in higher plants.

Key words: rice; cadmium; potassium uptake

正常生长条件下植物体内重金属镉(Cd^{2+})的含量很低, 一般不超过 $1 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。由于镉与巯基有很强的亲和力, 与蛋白质其他侧链及磷酸盐也有较强的亲和力(陈娟2009), 因此镉几乎对所有生物都有毒性, 低剂量($0.1\sim 1 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)镉处理即可抑制动植物的生长繁殖。镉对植物体的毒害在形态上主要表现为叶片发黄卷曲, 抑制根茎的生长, 进而影响到作物产量(Aidid和Okamoto 1993); 生理生化方面主要表现为抑制气孔开放, 从而影响植物蒸腾作用和光合作用(Poschenrieder等1989; 孔祥生等1999; Sanita di Toppi和Gabbrielli 1999); 也有报道指出镉可以抑制某些基因的表达(张建军等2010; Krupa 1988; Siedlecka和Baszynsky 1993; Siedlecka

和Krupa 1999)。除此之外, 一些营养物质和矿质离子的吸收也受到外源镉处理的影响(Benavides等2005; 杨春刚等2005), 但影响机制并不明了。

水稻是极易富集重金属镉的植物。随着工业废弃物污染的日趋严重, 镉污染已成为水稻的主要逆境之一, 严重影响着稻米的产量和质量安全(杨春刚等2005)。迄今已有大量研究关注于水稻对镉的吸收、运输以及体内积累过程(Fujimaki等

收稿 2011-01-16 修定 2011-04-18

资助 江苏省自然科学基金(BK2010388)和林业公益性行业科研专项经费(200904001)。

* 通讯作者(E-mail: fgzhao@nju.edu.cn; Tel: 025-83592684)。

2010; Tezuka等2010; Ishikawa等2010; Kashiwagi等2009; Uruguchi等2009; Tanaka等2007), 也有报道指出水稻中镉的累积会影响到矿质元素(Fe、Zn、Mn、Cu和Mg)的吸收(Liu等2003), 但有关镉影响矿质元素吸收机制的研究尚无人报道。本实验以水稻品种‘日本晴’为材料, 综合利用膜电势测定、非损伤微测和膜片钳等电生理学实验技术, 研究了镉对水稻根毛细胞钾离子吸收过程的影响, 旨在探明重金属镉抑制钾离子吸收过程的机制。

材料与方法

1 材料与试验设计

水稻品种‘日本晴’(*Oryza sativa* L. cv. ‘Nipponbare’)种子由江苏省农科院提供。种子消毒后, 清水浸泡48 h, 在浸湿的滤纸上发芽2~4 d。该阶段的材料用来分离获得根毛细胞原生质体, 以及用于非损伤性微离子流测定(scanning ion-selective electrode technique, SIET)实验和测量根毛细胞膜电势。发芽3 d的水稻种子移入1/2Hoagland营养液中生长并放入人工气候箱内, 给予每天12 h强度为800~900 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的光照, 温度为28 $^{\circ}\text{C}$ /23 $^{\circ}\text{C}$ (昼/夜), 营养液每2 d更换一次。当材料长到两叶一心(约30天苗龄)时, 营养液中添加 CdCl_2 , 处理7 d后检测株高、叶绿素含量、钾离子含量等。 CdCl_2 处理的浓度为50 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$, 设置空白对照组, 每组设5个重复。

2 样品采集与分析

2.1 叶绿素含量指数、株高与根长的测定

测定于镉处理7 d后进行。叶绿素含量指数(chlorophyll content index, CCI)的测量采用KONICA MINOLTA公司的测量仪器SPAD-502。

2.2 钾离子含量测定

镉处理7 d后, 将水稻植株地上部分与地下部分分离, 80 $^{\circ}\text{C}$ 烘干至恒重, 研磨取0.1 g干物质, 加入2 mL酸液(1.5 mL HCl+0.5 mL HClO) 50 $^{\circ}\text{C}$ 恒温振荡48 h, 过滤后将滤液稀释制备成50 mL样液。钾离子的浓度采用电感耦合等离子体质谱(ICP-MS)法测定(PE ELAN 9000 ICP-MS)。

2.3 SIET

使用发芽3 d的水稻种子根, 将根固定于浴液(0.5 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ KCl和0.1 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ CaCl_2 , pH 5.6)中

静置至离子流达到稳定, 加入 CdCl_2 , 记录镉对离子流的影响。测试系统为北京旭月公司(<http://www.xuyue.net>)非损伤性微测系统(SIET system BIO-001A; Younger USA Sci. & Tech. Corp.)。数据处理软件为旭月公司提供的MageFlux。详细方法参考文献(Sun等2009)。

2.4 细胞膜电势测定

膜电势测定使用发芽3 d的水稻种子根, 参比电极采用Ag/AgCl电极, 测试溶液为: 5 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ Mes、0.1 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ CaCl_2 、0.1 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ KCl, pH 6.0。电极液为0.1 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ KCl。电极刺入根毛细胞后, 稳定50~60 min, 将浴液用灌流装置替换为添加50 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ CdCl_2 的溶液, 灌流速度约为5 $\text{mL}\cdot\text{min}^{-1}$, 记录镉对细胞膜电势的影响。详细实验方法参考文献(尹晓明等2005)

2.5 原生质体提取和分离

根毛细胞原生质体由发芽3 d的水稻种子根部酶解分离制备。约20颗种子根置于酶解瓶中, 加入3 mL酶解液, 30 $^{\circ}\text{C}$ 恒温水浴振荡30 min, 消化液经100 μm 孔径滤网过滤后, 10 \times g离心9 min, 得到原生质体悬浮液。酶解液成分为: 10 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 氯化钾、2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ MES/KOH、1 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 氯化钙、1.5% (W/V) 纤维素酶(cellulose, Yakult Honsha)、0.1% (W/V)果胶酶Y-23 (pectolyase Y23, Yakult Honsha)、0.1% (W/V)牛血清白蛋白(BSA), 山梨醇调节渗透势至650 mOsm, pH 5.7。详细方法参考Zhao等(2007)。

2.6 膜片钳试验

跨膜电流的记录采用全细胞模式, 记录系统为Axon公司的Multiclamp 700B放大器。数据采集和处理使用Clampex和Clampfit (Version 10.0)。记录环境为: 胞外液包含30 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 谷氨酸钾、2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 氯化钾、10 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ HEPES (4-[2-hydroxyethyl]-1-piperazineethanesulfonic acid)、2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 氯化镁、2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 氯化钙(pH 5.8, 山梨醇调节渗透势至500 mOsm); 电极液包含90 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 谷氨酸钾、10 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 氯化钾、1 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 氯化镁、1 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 氯化钙、1.4 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ EGTA、1.5 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ Mg-ATP、2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ HEPES (pH 7.2, 山梨醇调节渗透势至550 mOsm)。电流大小用电流密度(电流强度/电容, $\text{pA}\cdot\text{pF}^{-1}$)表示。

实验结果

1 镉处理对水稻植株生长状态和钾离子吸收的影响

土壤中重金属镉的含量起伏很大, 变化范围大致在 $0.001\sim 5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 之间(Rout等2000; Hsu和Kao 2004; Tanaka等2007)。综合已有文献中有关镉的毒性浓度设计(张建军等2010; 关丽和刘湘南2009; 杨春刚等2005; Cieccko等2004), 我们选择 $50\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 作为镉的处理浓度来检测镉对水稻幼苗生长的影响。如图1所示, $50\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}\text{ CdCl}_2$ 处理7 d

极显著抑制了水稻地上部的生长($P<0.01$), 叶片叶绿素含量显著降低($P<0.01$), 植株整体呈现出黄萎现象, 说明该浓度的 CdCl_2 对水稻植株的生长具有明显的毒害作用。ICP分析表明, 镉处理后水稻植株体内钾离子含量明显降低($P<0.01$), 其中根部降低幅度大于地上部(图2)。

2 镉处理对水稻根毛细胞表面 K^+ 流动的影响

为进一步探讨镉影响水稻植株中钾离子含量的原因, 我们采用非损伤微测技术检测了 $50\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}\text{ CdCl}_2$ 处理对水稻根毛细胞表面 K^+ 流动的

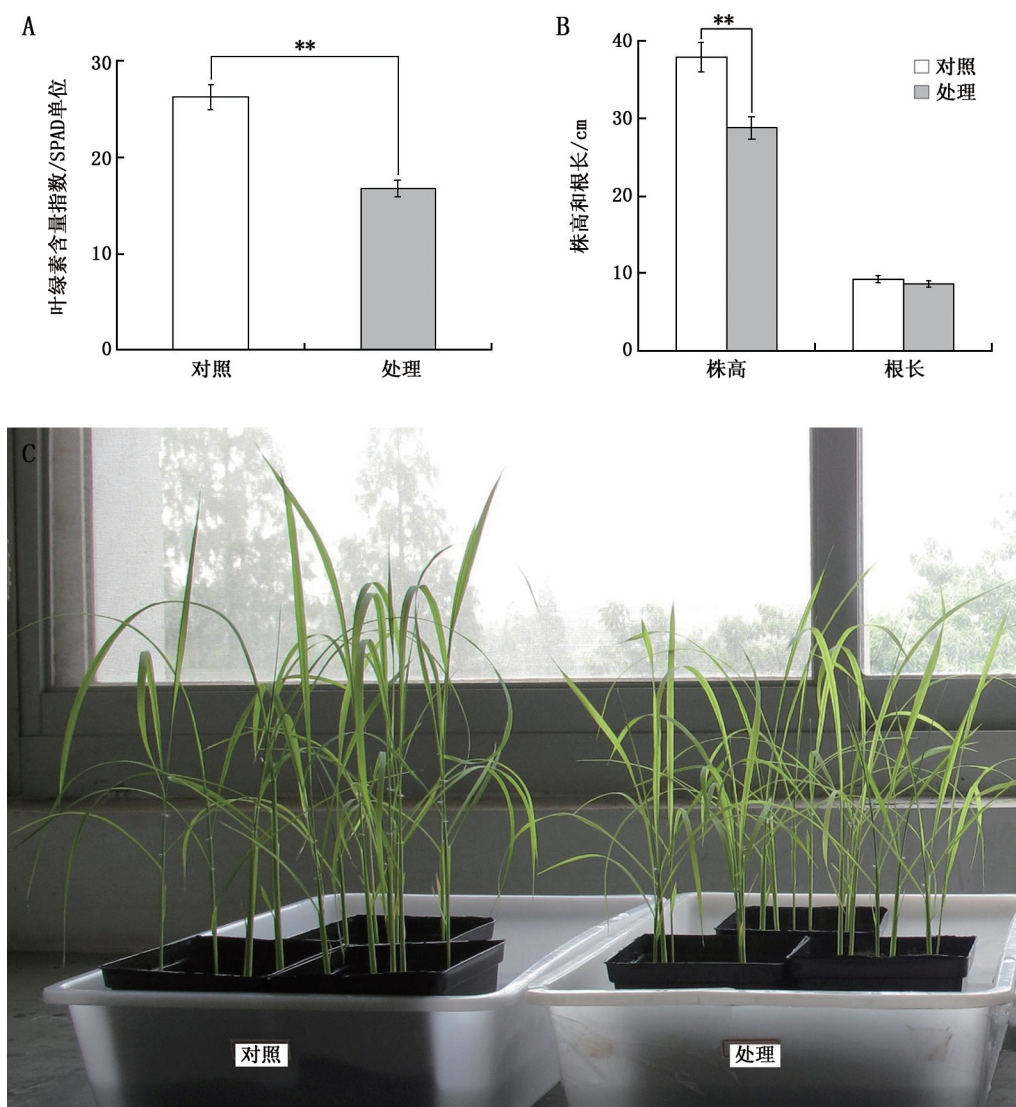


图1 镉对水稻生长及叶绿素含量的影响

Fig.1 Effects of exogenous application of cadmium at $50\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ on growth and chlorophyll content of rice

A: 镉处理对叶绿素含量指数的影响; B: 镉处理对水稻株高和根长的影响; C: 镉处理后水稻表现出叶片黄萎症状。**代表通过LSD方法比较差异达到极显著水平。

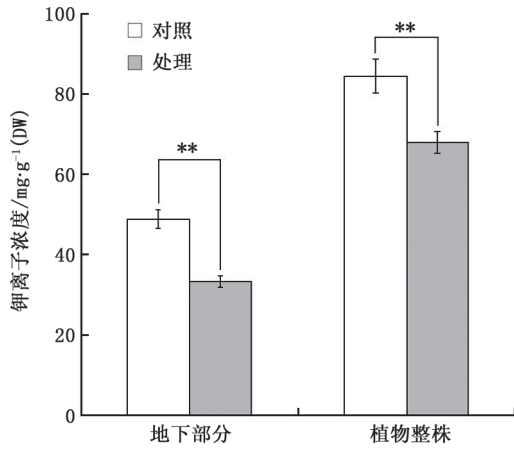


图2 镉处理对水稻植株体内钾离子含量的影响
Fig.2 Effects of exogenous application of cadmium on K^+ content in rice plants

影响。如图3所示, 溶液中加入 $CdCl_2$ 后, 根毛细胞表面 K^+ 的流动发生显著逆转, K^+ 表现出明显的外排现象。

3 镉处理对水稻根毛细胞膜电势的影响

为了进一步分析上述实验中 K^+ 流变化的原因, 我们检测了根毛细胞膜电势对镉处理的响应。结果显示, 将达到稳定状态后的系统溶液中镉浓度由0逐渐升至 $50 \mu mol \cdot L^{-1}$ (浓度改变在5 min内完成), 结果造成了细胞膜明显的去极化; 大约15 min后, 细胞膜电势达到稳定状态, 此时根毛细胞膜电势由 $-(110 \pm 7) mV$ 升至 $-(73 \pm 4) mV$ (图4-A, $n=8$)。用不含镉的溶液清洗组织可以使膜电势重新恢复到原始水平, 表明镉对水稻根细胞膜电势的去极化作用是可恢复的(图4-B)。

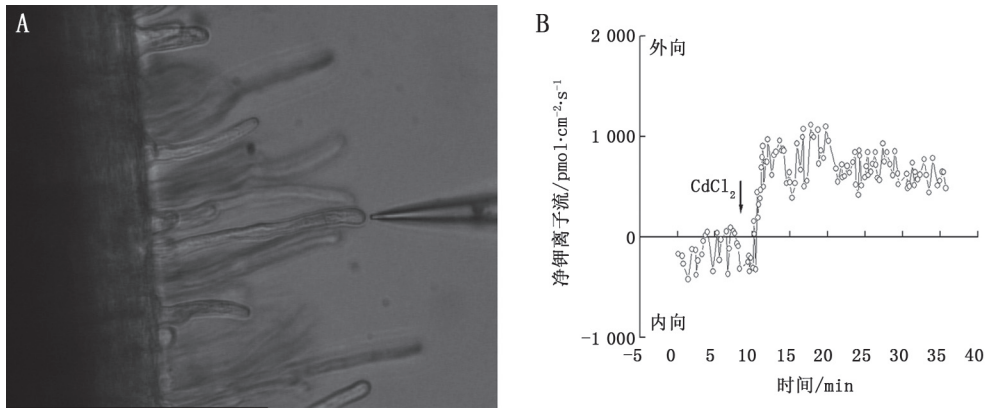


图3 镉处理对水稻根毛细胞表面净钾离子流动的影响

Fig.3 Effect of cadmium on kinetics of net K^+ flux in surface of rice root hairs

A: 显微镜下的水稻根毛和记录电极图示; B: $50 \mu mol \cdot L^{-1} CdCl_2$ 对水稻根毛细胞表面净钾离子流的影响($n=10$)。

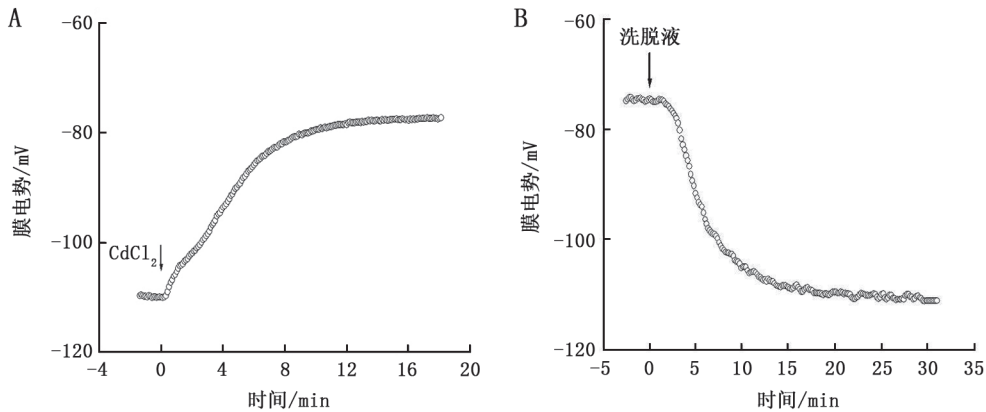


图4 镉诱导的水稻根毛细胞膜电势的变化

Fig.4 $CdCl_2$ -induced changes in membrane potential (E_m) of rice root hair cells

A: 镉对细胞膜电势的影响; B: 去除溶液中的镉可使膜电势重新恢复。

4 镉处理对水稻根毛细胞钾离子通道活性的影响

为了分析镉对水稻根毛细胞表面 K^+ 流变化的影响是否与跨膜 K^+ 通道活性改变有关, 我们采用全细胞膜片钳技术记录了镉对水稻根毛细胞跨膜 K^+ 电流的影响。如图5-A所示, 在全细胞step记录模式下, 命令电压以20 mV的越阶从-190 mV增至90 mV, 水稻根毛细胞原生质体的跨膜钾通道电流表现出良好的内向整流性。溶液中加入 $50 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ CdCl_2 显著抑制内向钾电流的大小, 在-190 mV的命令电压刺激下, 镉处理使得细胞内电流密度从 $-(22.0\pm 2.3) \text{ pA}\cdot\text{pF}^{-1}$ 减小到 $-(12.5\pm 1.1) \text{ pA}\cdot\text{pF}^{-1}$ (图5-D, $n=12$); 与此同时, 细胞出现明显的外向钾电流活性(图5-B)。

讨 论

进入植物体内的镉能够引起一系列的毒害反应(Sanita di Toppi和Gabbrielli 1999), 然而迄今为止有关镉毒害的机制并不十分明了。本试验中我们检测了镉处理对水稻根毛吸收钾离子过程的影响, 结果显示: 外源镉处理可以导致根毛细胞膜电势的去极化, 从而降低根毛细胞吸收钾离子的驱动力; 此外, 镉能抑制根毛细胞内向钾通道活性, 同时诱导外向钾通道开放, 导致根系内钾离子外排。通过上述影响, 镉扰乱了水稻根系对钾离子的吸收和在根系内的分布, 成为植物体镉毒害作用的机制之一。

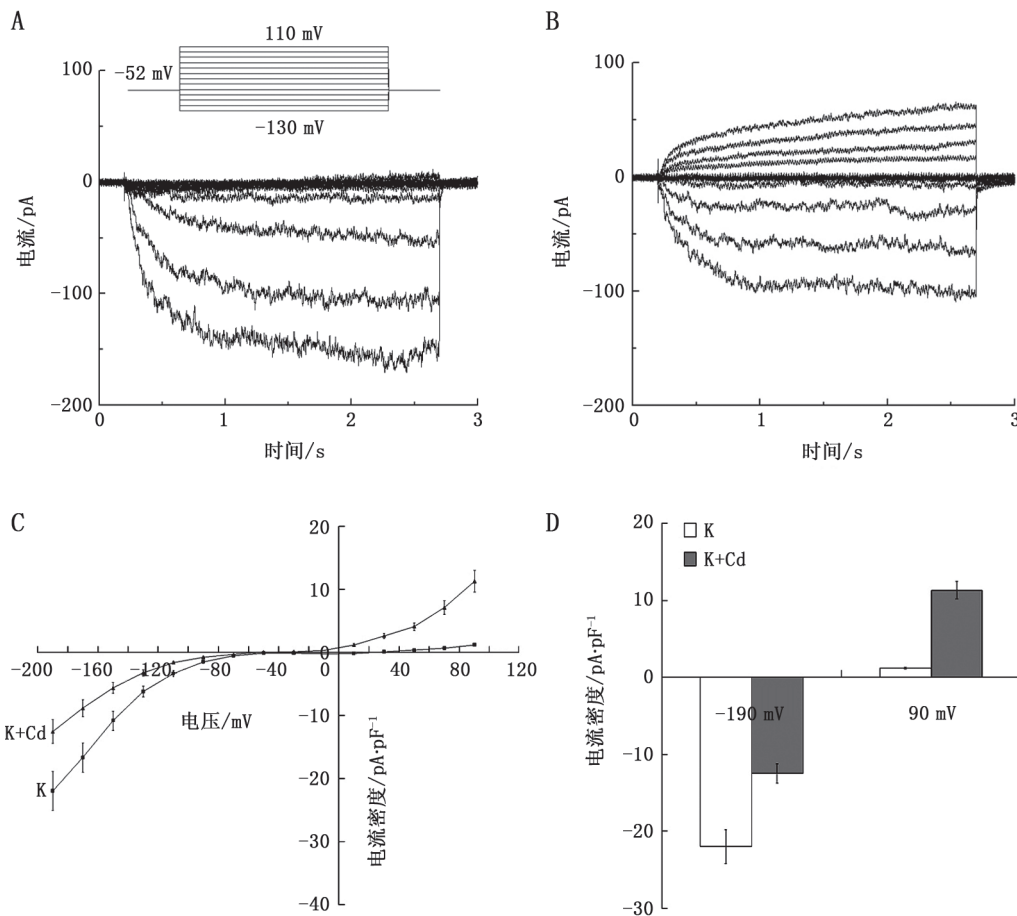


图5 镉处理对水稻根毛细胞质膜钾通道活性的影响

Fig.5 Effect of extracellular cadmium on the activity of K^+ -channel in rice root hair cells

A: 根毛细胞质膜上典型的内向整流钾电流(膜电容为5.5 pF); B: 溶液中加入 $50 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ CdCl_2 30 min后的根毛细胞钾电流改变; C: 电压-电流密度曲线($n=18$); D: 命令电压分别在-190 mV和90 mV下镉处理前后的电流变化。Mean \pm SD ($n=21$)。记录过程中的holding potential设置为-52 mV, 命令电压从-190~90 mV, 越阶为20 mV。**代表通过LSD方法比较差异达到极显著水平。

钾是活细胞主要的大量元素之一, 钾缺失会严重影响植物的生长发育。本试验中外源镉处理后水稻植株生长明显受到抑制, 叶片发黄卷曲, 与此同时, 植株体内钾离子含量明显降低(图1和2), 因此, 可以推测镉处理引起的大量元素钾的缺失是镉生理毒害的原因之一。

环境中的镉通过根系的吸收进入植株体内, 然后经由木质部导管被转运到地上部的籽粒中(Uraguchi等2009), 所以最先接触到镉的是根部的表皮细胞。通常情况下, 根毛部位的吸收是整个根系吸收营养元素的主要来源。本试验中我们使用非损伤性离子流检测技术检测了根毛表面钾离子的净流动过程, 发现镉处理后根毛细胞内钾离子迅速外流(图3)。通过对膜电势进行检测发现, 镉诱导的细胞膜去极化是导致钾离子外流的原因之一(图4)。本试验中镉诱导细胞膜去极化的结果与Llamas等人(2000)的报道完全一致。可见镉抑制植物根系钾离子吸收的原因之一是诱导了细胞膜电位的去极化, 从而降低根毛细胞对钾离子吸收的动力。

在膜片钳试验中, 溶液中加入镉会明显抑制根毛细胞质膜上的内向钾通道活性, 与此同时出现明显的外向钾电流活性(图5), 说明根毛细胞钾离子吸收受到镉的明显抑制, 而出现了钾离子的外排, 这与膜电势的去极化及非损伤微测的实验结果完全一致(图3和4)。用哺乳动物细胞所进行的实验显示, 镉处理能抑制细胞质膜上外向钾电流活性(Wang等2008), 然而迄今未见有关于高等植物中镉对钾离子通道活动影响的报道。在本试验中, 外源施用镉能显著抑制根毛细胞质膜内向钾通道活性, 同时诱导外向钾通道开放, 造成植物体内钾元素的缺乏。目前尚不清楚造成哺乳动物细胞和植物细胞之间差异的原因, 一种可能是由于不同的有机体中钾离子通道分子结构存在差异。此外, 有关植物细胞中镉与钾通道蛋白的作用机制还有待进一步的研究, 相信通过这些研究, 最终将阐明高等植物中重金属镉的毒害机制。

参考文献

- 陈娟(2009). 镉对水稻植株生长和叶片生理活性的影响. 种子, 28: 38~42
- 关丽, 刘湘南(2009). 镉污染胁迫下水稻生理生态表征高光谱识别模型. 生态环境学报, 18 (2): 488~493
- 孔祥生, 郭秀璞, 张妙霞(1999). 镉胁迫对玉米幼苗生长及生理生化影响. 华中农业大学学报, 18: 1~6
- 杨春刚, 朱智伟, 章秀福, 牟仁祥, 陈铭学, 王丹英, 廖西元, 陈温福, 周淑清(2005). 重金属镉对水稻生长影响和矿质元素代谢的关系. 中国农学通报, 21: 176~192
- 尹晓明, 范晓荣, 贾莉君, 沈其荣(2005). 不同水稻品种根尖吸收 NO_3^- 过程中表皮细胞膜电位变化特征. 土壤学报, 42: 278~285
- 张建军, 胥华伟, 谭锦汶, 陈建东, 王玉琪, 彭新湘(2010). 非生物胁迫下水稻*OsLRR*基因的表达分析. 植物生理学通讯, 46: 448~452
- Aidid SB, Okamoto H (1993). Responses of elongation growth rate, turgor pressure and cell wall extensibility of stem cells of *Impatiens balsamina* to lead, cadmium and zinc. *BioMetals*, 6: 245~249
- Benavides MP, Gallego SM, Tomaro ML (2005). Cadmium toxicity in plants. *Braz J Plant Physiol*, 17: 21~34
- Ciecko Z, Kalembasa S, Wyszowski M, Rolka E (2004). Effect of soil contamination by cadmium on potassium uptake by plants. *Pol J Environ Studies*, 13: 333~337
- Fujimaki S, Suzui N, Ishioka NS, Kawachi N, Ito S, Chino M, Nakamura S (2010). Tracing cadmium from culture to spikelet: non-invasive imaging and quantitative characterization of absorption, transport, and accumulation of cadmium in an intact rice plant. *Plant Physiol*, 152: 1796~1806
- Hsu YT, Kao CH (2004). Cadmium toxicity is reduced by nitric oxide in rice leaves. *Plant Growth Regul*, 42: 227~238
- Ishikawa S, Abe T, Kuramata M, Yamaguchi M, Ando T, Yamamoto T, Yano M (2010). A major quantitative trait locus for increasing cadmium-specific concentration in rice grain is located on the short arm of chromosome 7. *J Exp Bot*, 61: 923~934
- Kashiwagi T, Shindoh K, Hirotsu N, Ishimaru K (2009). Evidence for separate translocation pathways in determining cadmium accumulation in grain and aerial plant parts in rice. *BMC Plant Biol*, 9: 1~10
- Krupa Z (1988). Cadmium-induced changes in the composition and structure of the light-harvesting chlorophyll a/b protein complex II in radish cotyledons. *Physiol Plant*, 73: 518~524
- Liu JG, Liang JS, Li KQ, Zhang ZJ, Yu BY, Lu XL, Yang JC, Zhu QS (2003). Correlations between cadmium and mineral nutrients in absorption and accumulation in various genotypes of rice under cadmium stress. *Chemosphere*, 52: 1467~1473
- Llamas A, Ullrich CI, Sanz A (2000). Cd^{2+} effects on transmembrane electrical potential difference, respiration and membrane permeability of rice (*Oryza sativa* L.) roots. *Plant Soil*, 219: 21~28
- Poschenrieder C, Gunse B, Barcelo (1989). Influence of cadmium on water relations, stomatal resistance, and abscisic acid content in expanding bean leaves. *Plant Physiol*, 90: 1365~1371
- Rout GR, Samantaray S, Das P (2000). Differential cadmium tolerance of mung bean and rice genotypes in hydroponic culture.

- Acta Agric Scand, Sect B, Soil Plant Sci, 49: 234~241
- Sanita di Toppi L, Gabbriellini R (1999). Response to cadmium in higher plants. *Environ Exp Bot*, 41: 105~130
- Siedlecka A, Baszynsky T (1993). Inhibition of electron flow around photosystem I in chloroplasts of cadmium-treated maize plants is due to cadmium-induced iron deficiency. *Physiol Plant*, 87: 199~202
- Siedlecka A, Krupa Z (1999). Cd/Fe interaction in higher plants—its consequences for the photosynthetic apparatus. *Photosynthetica*, 36: 321~331
- Sun J, Chen S, Dai S, Wang R, Li N, Shen X, Zhou X, Lu C, Zheng X, Hu Z et al (2009). NaCl-induced alternations of cellular and tissue ion fluxes in roots of salt-resistant and salt-sensitive poplar species. *Plant Physiol*, 149: 1141~1153
- Tanaka K, Fujimaki S, Fujiwara T, Yoneyama T, Hayashi H (2007). Quantitative estimation of the contribution of the phloem in cadmium transport to grains in rice plants (*Oryza sativa* L.). *Soil Sci Plant Nutr*, 53: 72~77
- Tezuka K, Miyadate H, Katou K, Kodama I, Matsumoto S, Kawamoto T, Masaki S, Satoh H, Yamaguchi M, Sakurai K et al (2010). A single recessive gene controls cadmium translocation in the cadmium hyperaccumulating rice cultivar Cho-Ko-Koku. *Theor Appl Genet*, 120: 1175~1182
- Uraguchi S, Mori S, Kuramata M, Kawasaki A, Arao T, Ishikawa S (2009). Root-to-shoot Cd translocation via the xylem is the major process determining shoot and grain cadmium accumulation in rice. *J Exp Bot*, 60: 2677~2688
- Wang S, Xing TR, Tang ML, Yong W, Li CC, Wang HL, Tang JL, Ruan DY (2008). Effects of Cd²⁺ on transient outward and delayed rectifier potassium currents in acutely isolated rat hippocampal CA1 neurons. *Naunyn-Schmiedeberg's Arch Pharmacol*, 377: 245~253
- Zhao FG, Song CP, He J, Zhu H (2007). Polyamines improve K⁺/Na⁺ homeostasis in barley seedlings by regulating root ion channel activities. *Plant Physiol*, 145: 1061~1072