

非选择性阳离子通道对水稻幼苗镉吸收转运特性的影响

张参俊^{1,2}, 尹洁^{1,2}, 张长波², 王景安^{1*}, 刘仲齐^{1,2*}

(1.天津市动植物抗性重点实验室 天津师范大学生命科学学院, 天津 300387; 2.农业部环境保护科研监测所生态毒理与环境修复研究中心, 天津 300191)

摘要:以高积累和低积累 Cd 的两种水稻幼苗为材料, 对非选择性阳离子通道(NSCCs)在 Cd 吸收转运过程中的作用进行了研究。结果表明, 水稻根系和地上部对 Cd 的吸收均存在高、低亲和两种转运系统, 高积累品种幼苗的 Cd 吸收转运效率明显高于低积累品种; NSCCs 在水稻 Cd 吸收转运过程中发挥了重要作用, 对地上部 Cd 积累量的贡献率大于根系。在 Cd 浓度为 $0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的处理下, NSCCs 对低积累水稻幼苗地上部 Cd 积累量的贡献率高达 93.5%, 显著高于对高积累品种的贡献率。环境中的 Cd 浓度越高, NSCCs 的贡献率越低。NSCCs 可能是水稻高亲和转运系统的重要组成部分, 能将低浓度的 Cd 有效转运到地上部。

关键词:水稻; 非选择性阳离子通道; Cd 含量; 贡献率

中图分类号: S511 文献标志码: A 文章编号: 1672-2043(2015)06-1028-06 doi:10.11654/jaes.2015.06.002

Effects of Nonselective Cation Channels on Accumulation and Transfer of Cd in Rice Seedlings

ZHANG Shen-jun^{1,2}, YIN Jie^{1,2}, ZHANG Chang-bo², WANG Jing-an^{1*}, LIU Zhong-qi^{1,2*}

(1.Tianjin Key Laboratory of Animal and Plant Resistance, College of Life Science, Tianjin Normal University, Tianjin 300387, China; 2.Centre for Research in Ecotoxicology and Environmental Remediation, Agro-Environmental Protection Institute, Ministry of Agriculture, Tianjin 300191, China)

Abstract: Research has shown that nonselective cation channels(NSCCs) play important roles in the accumulation and transfer of heavy metals in plants. Here seedlings from high and low cadmium(Cd)-accumulating rice varieties were used to study the effects of NSCCs on Cd absorption and accumulation. Experimental results indicated that two types of mechanisms, i.e. low-affinity transport system and high-affinity transport system, were responsible for the Cd uptake in rice root and shoot. The efficiency of Cd absorption and transport in seedlings from the high Cd-accumulating variety was apparently higher than that from low Cd-accumulating one. NSCCs played an important role in Cd absorption and transport in rice seedlings. The contribution rate of NSCCs to Cd accumulation in the rice shoots was greater than that in the roots. This rate was 93.5% for low Cd-accumulating variety at the Cd concentration of $0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$, which was significantly greater than that of high Cd-accumulating variety. However, NSCCs contributed less to Cd accumulation under higher Cd concentrations. Therefore, NSCCs might be a part of the high-affinity transport system in rice, transporting Cd to the shoots effectively under low Cd concentrations.

Keywords: rice; nonselective cation channels; cadmium accumulation; contribution rate

镉(Cd)是一种广泛存在于环境中的重金属元素, 具有很强的生物毒性^[1]。土壤中的 Cd 一方面源于

矿质风化、铁锰共沉、大气干湿沉降等自然条件, 另一方面也与化肥、农药和土壤改良剂的施用及污水灌溉等人为因素密切相关^[2]。Cd 在土壤中的活性较强, 容易通过水稻根系的吸收和转运进入籽粒中, 随后进入食物链对人们的健康造成威胁^[3]。

水稻根系通过质外体途径和共质体途径吸收并将其转移至根系中柱中。质外体途径主要由细胞壁和细胞间隙构成的自由空间组成, 不需要消耗能量, 属

收稿日期: 2015-03-24

基金项目: 2015 年中国农科院科技创新工程项目(2015-cxgc-lzq); 公益性行业(农业)科研专项(201403015)

作者简介: 张参俊(1988—), 女, 天津人, 硕士研究生, 主要从事植物营养学研究。E-mail: vickeyzhangshenjun@163.com

* 通信作者: 王景安 E-mail: jingawang899@126.com;
刘仲齐 E-mail: liuzhongqi508@163.com

于被动吸收;共质体途径是通过细胞内原生质流动和胞间连丝进行,属于主动吸收,需要消耗代谢能量。Cd 离子主要利用载体蛋白并借助代谢能量转运到根系细胞内,之后利用胞间连丝转移至根系维管柱向地上部分转运^[4]。水稻 Cd 高积累品种根茎各部位的 Cd²⁺流速都明显大于低积累品种,是导致其根系和地上部 Cd 积累量显著高于低积累品种的主要原因^[5]。水稻籽粒 Cd 含量的差异很大程度上受到根部吸收和向地上部转运的制约^[6-7]。

水稻 Cd 吸收转运机制的研究结果表明,Cd 是水稻生长发育的非必需元素,能通过许多金属离子兼用通道,如重金属 ATP 酶(Heavy metal transporting ATPase,简称 HMA)、阳离子交换器[Cation(Ca²⁺)/H⁺ exchanger, CAXs]、锌铁转运蛋白(ZIP)、Mg²⁺通道、Ca²⁺和 K⁺通道等进入水稻体内^[5,8-9],说明许多水稻品种对 Cd 的吸收和转运缺乏选择性和专化性。非选择性阳离子通道(NSCCs)普遍存在于植物原生质、液泡膜和其他内膜系统中^[10],是以阳离子的低分辨力为特征的一类离子通道,这些离子通道的本质特征是它们缺乏离子选择性,能同时允许一价和二价阳离子通过。越来越多的实验结果证明,NSCCs 在植物体的营养吸收、细胞内外阳离子分布等方面发挥着重要作用^[10],它既可以转运 Ca²⁺、Mg²⁺、K⁺、NH₄⁺、Zn²⁺、Mn²⁺等植物必需的营养元素^[11-12],同时也是一些重金属阳离子 Cs⁺、Pb²⁺、Hg⁺和 Cd²⁺等进入细胞的途径^[13-16],因而成为植物营养与环境方面的研究热点。研究表明,镧(La)能够抑制多种植物细胞质膜上的非选择性阳离子通道,例如,菜豆(*Phaseolus vulgaris*)种皮细胞和种子薄壁细胞上负责二价阳离子转运的外向整流阳离子通道^[17]、拟南芥根细胞上的电压依赖型阳离子通道和谷氨酸激活型阳离子通道^[18-19]都能被微摩尔浓度的 La³⁺所抑制。由于 NSCCs 是多种通道蛋白的集合体,对阳离子的选择性很低,很难确定单个 NSCC 通道与单个离子吸收之间的定量关系。但是,将 NSCCs 看作一个整体,利用对各种 NSCCs 具有抑制作用的专性抑制剂来调控 NSCCs 的活性,可以间接获得 NSCCs 对 Cd 转运的贡献率。因此,本研究采用镧抑制水稻体内 NSCCs 活性的方法,对 NSCCs 在水稻吸收 Cd 的过程中所起的作用及其不同品种间的差异进行了比较。

1 材料与方法

1.1 材料

材料为湖南广泛种植早熟籼稻品种:T 优 705 和

湘早籼 24。其中 T 优 705 为高积累 Cd 品种,湘早籼 24 为低积累 Cd 品种^[6]。

1.2 培养与处理方法

挑取健康饱满的水稻种子,用 5%次氯酸钠浸泡 15 min,蒸馏水冲洗 3 次后置于培养皿中,于 30 ℃的恒温黑暗培养箱中进行催芽,催芽 1 d 后将已萌发的种子转移至盛有 Hoagland 营养液的培养箱中,在人工气候室中培养至 3 叶期(昼:温度 27.0 ℃、湿度 40% RH、光照 100%、16 h;夜:温度 20.0 ℃、湿度 65% RH、光照 0%、8 h)。

参照 Véry 等的方法^[18],对不同浓度 LaCl₃ 的抑制效果进行比较,发现 2.69×10⁻⁴ mg·L⁻¹ LaCl₃ 能显著抑制水稻幼苗对 Cd 的吸收和转运。因此,配置 2 组溶液进行胁迫处理,一组为含 2.69×10⁻⁴ mg·L⁻¹ LaCl₃ 的 7 个 Cd 浓度处理,其中 Cd(CdCl₂·2.5H₂O)浓度分别为 0、0.1、0.3、0.4、0.5、0.7、1.0 mg·L⁻¹;另一组为不加 LaCl₃ 的这 7 个 Cd 浓度处理。选择长势相近的 3 叶期水稻幼苗,分别移入盛有 8 L 上述处理液的水培箱中,置于人工气候室内胁迫 3 d 后收获水稻幼苗。每个处理 21 株,3 次重复。

1.3 Cd 含量测定方法

用电子天平分别称量水稻幼苗地上和根系的鲜重,用 0.09 mg·L⁻¹ 的 CaCl₂ 浸泡 10 min,蒸馏水冲洗 3 次,再用去离子水冲洗 3 次,于 105 ℃烘箱中杀青 20 min 后,70 ℃烘干至恒重,再称量地上和根系的干重,剪碎,用于 Cd 含量测定。

准确称取烘干的材料于消煮管内,加 HNO₃ 7 mL,浸泡过夜,采用消解仪 ED54 消煮,消煮温度控制在 110 ℃,1.5 h 后取出,自然冷却,加入 H₂O₂ 1 mL,于 150 ℃消煮 2.5 h 后自然冷却,最后 170 ℃赶酸至体积为 1 mL 左右,消煮完成后去离子水定容到 25 mL,用原子吸收光谱仪(AAS ZEE nit 700)测定样品 Cd 含量。

1.4 数据统计及分析

$$\text{贡献率} = 1 - \frac{\text{添加抑制剂时的 Cd 含量}}{\text{未加抑制剂时的 Cd 含量}} \times 100\%$$

采用 SPSS 17.0 软件进行数据处理及差异性显著分析,并用 Origin Pro 8.6 软件作图。

2 结果与分析

2.1 不同基因型水稻幼苗 Cd 吸收量的差异

水稻幼苗根系的 Cd 积累量随着环境中 Cd 浓度的升高而持续增加,高积累品种 T 优 705 根系中的 Cd 含量显著高于低积累品种湘早籼 24(图 1A)。Cd

浓度低于 $0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,两种水稻根系中 Cd 含量无差异;Cd 浓度高于 $0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,根系中的 Cd 累积速率下降,但两种水稻根系中 Cd 含量差异越来越大,T 优 705 的 Cd 含量均明显高于湘早籼 24;当 Cd 浓度超过 $0.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,根系中的 Cd 累积速率再次跃升,随后又进入缓慢增长期。 $0.3 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ Cd 浓度下,T 优 705 根系中 Cd 含量是湘早籼 24 的 1.36 倍, $1.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ Cd 浓度下 T 优 705 根系中 Cd 含量是湘早籼 24 的 1.51 倍。水稻幼苗根系的 Cd 积累量表现出双等温线特征。

水稻地上部的 Cd 含量显著低于根系,同样表现出双等温线的积累特征(图 1B)。Cd 浓度低于 $0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,两种水稻地上部 Cd 含量无差异;在 Cd 浓度为 $0.1 \sim 0.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的环境中,湘早籼 24 地上部的 Cd 含量呈饱和状态,而 T 优 705 表现为稳定增加的趋势,两种水稻地上部中 Cd 含量差异越来越大,T 优 705 的 Cd 含量均明显高于湘早籼 24;当环境中的 Cd 浓度超过 $0.5 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时,T 优 705 和湘早籼 24 地上部的 Cd 积累量再次跃升。当溶液中的 Cd 为 $0.3 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,T 优 705 地上部 Cd 含量比湘早籼 24 地上部高 9.22 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,当溶液中的 Cd 为 $1.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,T 优 705 地上部的 Cd 含量比湘早籼 24 地上部高出 14.60 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,说明高积累品种对 Cd 的吸收转运效率高于低积累品种。

2.2 NSCCs 对水稻幼苗 Cd 吸收特性的影响

NSCCs 具有转运多种阳离子的功能。培养液中加入 $2.69 \times 10^{-4} \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 LaCl_3 以后,两种水稻根系中的 Cd 含量明显下降(图 2A),说明 LaCl_3 有效抑制了水稻幼苗根系吸收积累 Cd 的能力。当 Cd 浓度低于 $0.4 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,两种水稻根系中的 Cd 含量不断增加;Cd 浓度在 $0.4 \sim 0.7 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,根系中的 Cd 积累量增长缓慢;当 Cd 浓度超过 $0.7 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,T 优 705 和湘早籼 24 根系中的 Cd 积累量再次迅速增加。在 Cd 浓度相同的环境中,T 优 705 根系中的 Cd 含量仍明显高于湘早籼 24,表明两种水稻对 NSCCs 抑制剂的敏感性有显著差异。

LaCl_3 对水稻幼苗地上部 Cd 积累量的抑制效果非常明显,不仅 Cd 积累量的双等温线特征消失,而

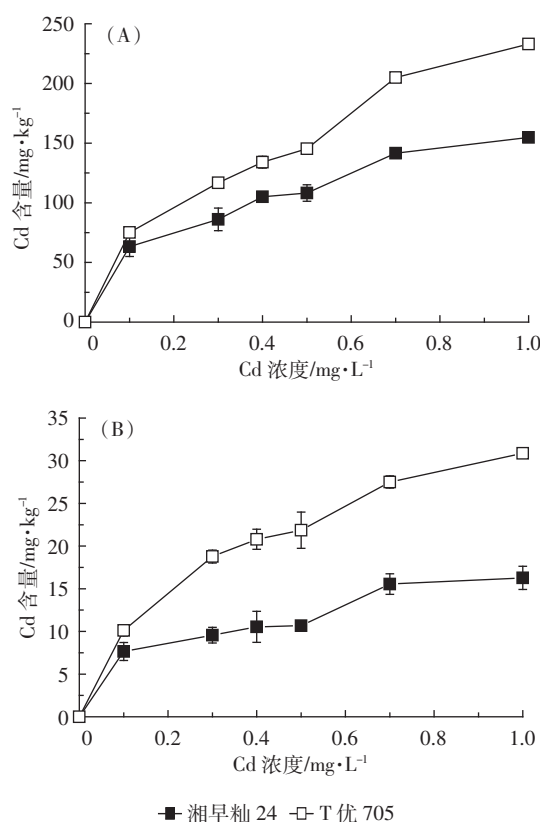


图 1 不同 Cd 浓度处理下根系(A)和地上部(B)Cd 含量
Figure 1 Content of Cd in rice roots(A) and shoots(B) at different Cd concentrations

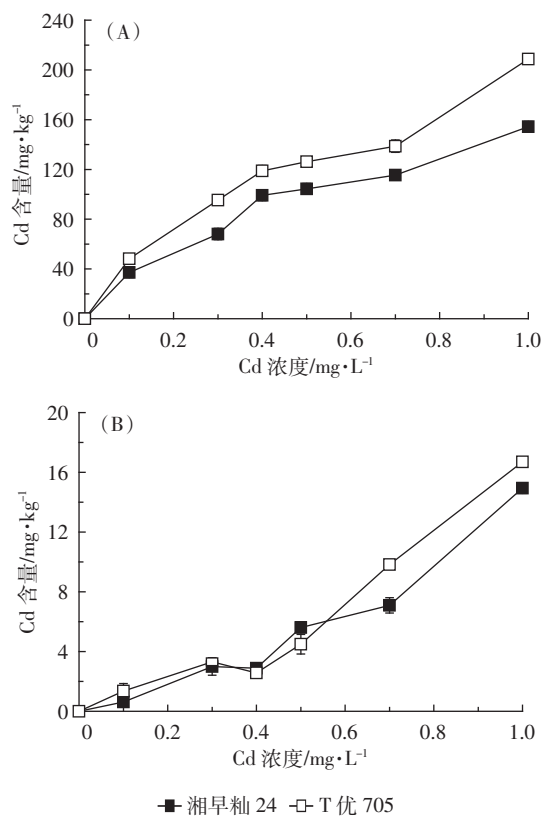


图 2 LaCl_3 对不同 Cd 浓度处理下水稻根系(A)和地上部(B) Cd 积累量的影响

Figure 2 Influence of LaCl_3 on Cd accumulation in rice roots(A) and shoots(B) at different Cd concentrations

且品种间差异性明显缩小,特别是在 Cd 浓度低于 $0.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,T 优 705 和湘早籼 24 地上部的 Cd 积累量几乎无差异(图 2B),说明 LaCl_3 有效抑制了根系中 Cd 向地上部的转运。

2.3 NSCCs 对水稻幼苗 Cd 吸收转运量的贡献率

培养液中加入 NSCCs 抑制剂后,水稻根系与地上部的 Cd 积累量大幅度下降。随着环境中 Cd 浓度的升高,NSCCs 对水稻根系 Cd 吸收积累量的贡献率呈明显的下降趋势(图 3A),说明环境中 Cd 浓度越高,NSCCs 的贡献率越低。NSCCs 对 T 优 705 根系中 Cd 积累的贡献率明显低于湘早籼 24,当 Cd 处理浓度从 $0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 增加到 $1.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,NSCCs 对湘早籼 24 根系中的 Cd 积累贡献率从 53.5% 下降到 26.2%,对 T 优 705 的贡献率从 38.8% 下降到 8.9%,说明 T 优 705 根系中其他离子通道的 Cd 转运效率比 NSCCs 更高。

NSCCs 对水稻幼苗地上部 Cd 积累量的贡献率非常高,且在高积累和低积累品种间无显著差异(图 3B)。当 Cd 处理浓度从 $0.1 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 增加到 $1.0 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$

时,NSCCs 对湘早籼 24 地上部的 Cd 积累贡献率从 93.5% 下降到 36.8%,对 T 优 705 的贡献率从 83.7% 下降到 32.1%,说明 NSCCs 对水稻幼苗地上部 Cd 积累量的贡献率高于根系,在较低 Cd 浓度处理下,水稻根系中吸收积累的 Cd 主要通过 NSCCs 转运到地上部。

3 讨论

3.1 水稻对 Cd 吸收的双等温线特征

Epstein 等首先发现了大麦根系 K^+ 吸收过程中的双等温线特征,大麦根系中的高亲和系统对低浓度 K^+ 的吸收表现出饱和动力学特征,而低亲和系统对高浓度 K^+ 的吸收表现为另一条饱和曲线^[20]。之后的一系列相关研究分别为这两种机制提供了证据,并发现高亲和吸收系统中转运蛋白起了较为重要的作用,而在低亲和系统中通道运输有重要的作用^[16]。本研究发现,水稻幼苗根系和地上部的 Cd 积累量也表现出双等温线特征,在 Cd 浓度为 $0 \sim 0.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 及 $0.5 \sim 1.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的两个范围内形成了两条独立的 Cd 吸收饱和曲线。这说明水稻对 Cd 的吸收也存在两种途径,即载体蛋白组成的高亲和转运系统(载体运输)和由通道蛋白组成的低亲和转运系统(通道运输),前者主要在低 Cd 浓度下起作用,后者主要在高 Cd 浓度下起作用。

高积累品种和低积累品种的双等温线特征有明显的差异。高积累品种根系和地上部的 Cd 积累量随着环境中 Cd 浓度的增加而持续增长,但低积累品种根系和地上部的积累量很容易进入缓慢增长期(图 1),说明高积累品种幼苗的 Cd 吸收转运效率明显高于低积累品种。水稻体内钾积累与转运能力的基因型差异非常显著,与钾低效基因型相比,钾高效基因型苗期钾素积累量较大,吸收曲线特征也有明显差异^[21]。这种转运能力的差异与它们所拥有的 NSCCs 通道类型可能有密切的关系。NSCCs 对 T 优 705 根系中 Cd 积累的贡献率明显低于湘早籼 24(图 3),说明高积累品种 T 优 705 中拥有丰富的离子通道类型,NSCCs 只是其中的一部分,而低积累品种湘早籼 24 主要依靠 NSCCs 进行 Cd 的吸收和转运。由此可见,Cd 积累特征在基因型间的差异取决于离子通道类型。

3.2 NSCCs 对水稻幼苗 Cd 吸收累积特性的影响

环境中的 Cd 通过质外体和共质体途径进入根系组织后,受内皮层凯氏带和木栓层的阻碍,最后都要经过共质体系统的识别和转运,才能进入根系中柱

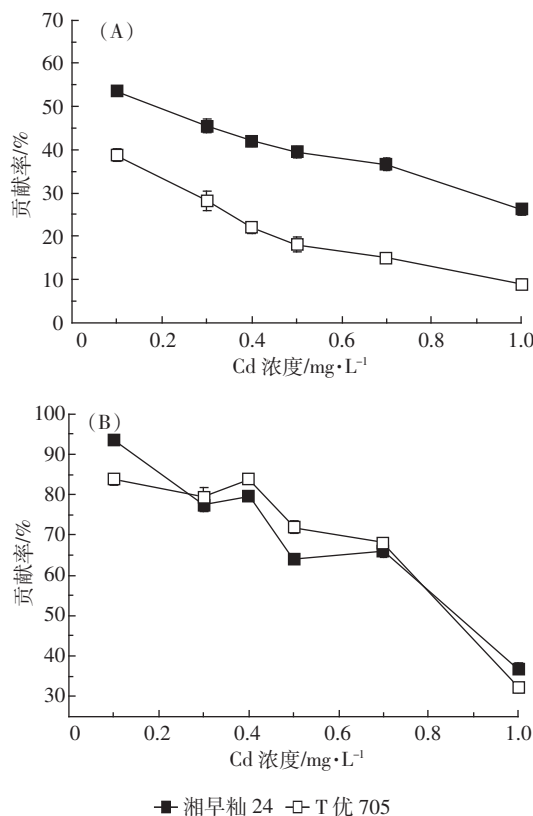


图 3 NSCCs 对水稻根系(A)和地上部(B)Cd 积累量的贡献率
Figure 3 Contribution rates of NSCCs-mediated Cd uptake to Cd accumulation in rice roots(A) and shoots(B) at different Cd concentrations

的木质部^[22],然后继续向地上部转运。本研究结果表明,非选择性阳离子通道(NSCCs)对水稻幼苗的Cd吸收转运过程有显著的影响,对地上部Cd积累量的贡献率显著高于地下部,对低积累品种根系Cd积累量的贡献率明显高于高积累品种(图3)。当环境中的Cd浓度低于 $0.1\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,根系中38.8%~53.5%的Cd是通过NSCCs进入的,随着环境中Cd浓度的不断升高,NSCCs对根系Cd积累量的贡献率越来越小。这可能是因为高浓度的Cd提高了其竞争 Ca^{2+} 和 K^{+} 等其他离子通道的能力^[8],锌铁转运蛋白OsIRT1^[23]、自然抗性巨嗜细胞蛋白(Nramps)^[24-25]、重金属ATP酶(HMA)^[26-27]等转运蛋白发挥了更重要作用,从而使NSCCs的贡献率下降。

地上部的Cd积累量一方面取决于根系细胞中可移动的Cd浓度,另一方面取决于根系维管束组织向地上部转运Cd的效率。当根系中的Cd浓度低于 $70\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 时,NSCCs对Cd向水稻茎叶的转运起了主导作用,对地上部Cd积累量的贡献率高达80%以上。随着根系中Cd浓度的不断提高,NSCCs对地上部Cd积累量贡献率呈下降趋势,但高积累品种和低积累品种间没有表现出显著差异。这说明多种离子通道参与了根系Cd向地上部分的转运,而NSCCs可能是水稻高亲和转运系统的重要组成部分,能将低浓度的Cd有效转运到地上部。

植物对Cd吸收转运的机制比较复杂,本研究通过加入非选择性阳离子通道抑制剂可以间接证明NSCCs在Cd转运方面的贡献,作为NSCCs在Cd转移特性方面的一种参考,但与NSCCs有关通道蛋白的基因表达及调控机制尚不清楚,在这方面的深入研究将有助于进一步揭示重金属离子对植物的毒害机理。

4 结论

水稻根系和地上部对Cd的吸收均存在高、低亲和两种转运系统,高Cd浓度下发挥主要作用的低亲和系统是决定水稻Cd积累量的主要因素;高积累品种幼苗的Cd吸收转运效率明显高于低积累品种。

NSCCs在水稻吸收Cd的过程中发挥了重要作用,对根系Cd积累量的贡献率为8.9%~53.5%,对地上部Cd积累量的贡献率为32.1%~93.5%;环境中的Cd浓度越高,NSCCs的贡献率越低;对低积累品种的贡献率高于高积累品种,对地上部积累量的贡献率大于根系。

参考文献:

- [1] Sun Y H, Li Z J, Guo B, et al. Arsenic mitigates cadmium toxicity in rice seedlings [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2008, 64(3): 264-270.
- [2] Murakami M, Ae E, Ishikawa S. Phytoextraction of cadmium by rice (*Oryza sativa* L.), soybean (*Glycine max* (L.) Merr.), and maize (*Zea mays* L.) [J]. *Environmental Pollution*, 2007, 145(1): 96-103.
- [3] Nakadaira H, Nishi S. Effects of low-dose cadmium exposure on biological examinations [J]. *The Science of the Total Environment*, 2003, 308: 49-62.
- [4] Uruguchi S, Fujiwara T. Rice breaks ground for cadmium-free cereals [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2013, 16: 328-334.
- [5] Liu Z Q. Research advance on the mechanism of cadmium transport in rice [J]. *Meteorological and Environmental Research*, 2014, 5(5): 48-52.
- [6] 李鹏, 葛滢, 吴龙华, 等. 两种籽粒镉含量不同水稻的镉吸收转运及其生理效应差异初探 [J]. *中国水稻科学*, 2011, 25(3): 291-296.
LI Peng, GE Ying, WU Long-hua, et al. Uptake and translocation of cadmium and its physiological effects in two rice cultivars differed in grain cadmium concentration [J]. *China Journal of Rice Science*, 2011, 25(3): 291-296.
- [7] 居学海, 张长波, 宋正国, 等. 水稻籽粒发育过程中各器官镉积累量的变化及其与基因型和土壤镉水平的关系 [J]. *植物生理学报*, 2014, 50(5): 634-640.
JU Xue-hai, ZHANG Chang-bo, SONG Zheng-guo, et al. Changes in cadmium accumulation in rice organs during grain development and their relationship with genotype and cadmium levels in soil [J]. *Plant Physiology Journal*, 2014, 50(5): 634-640.
- [8] Kim Y Y, Yang Y Y, Lee Y. Pb and Cd uptake in rice roots [J]. *Physiologia Plantarum*, 2002, 116(3): 368-372.
- [9] Li S, Yu J L, Zhu M L J, et al. Cadmium impairs ion homeostasis by altering K^{+} and Ca^{2+} channel activities in rice root hair cells [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2012, 35(11): 1998-2013.
- [10] 刘胜浩, 刘晨临, 黄晓航, 等. 植物细胞的非选择性阳离子通道 [J]. *植物生理学通讯*, 2006, 42(3): 523-528.
LIU Sheng-hao, LIU Chen-lin, HUANG Xiao-hang, et al. Nonselective cation channels in plant cells [J]. *Plant Physiology Communications*, 2006, 42(3): 523-528.
- [11] White P J. The permeation of ammonium through a voltage-independent K^{+} channel in the plasma membrane of rye roots [J]. *The Journal of Membrane Biology*, 1996, 152(1): 89-99.
- [12] Davenport R J, Tester M. A weakly voltage-dependent, nonselective cation channel mediates toxic sodium influx in wheat [J]. *Plant Physiology*, 2000, 122: 823-834.
- [13] Buschmann P H, Vaidynathan R, Gassmann W, et al. Enhancement of Na^{+} uptake currents, time dependent inward-rectifying K^{+} channel currents, and K^{+} channel transcripts by K^{+} starvation in wheat root cells [J]. *Plant Physiology*, 2000, 122(4): 1387-1397.
- [14] Maathuis F J M, Sanders D. Sodium uptake in *Arabidopsis thaliana* roots is regulated by cyclic nucleotides [J]. *Plant Physiology*, 2001, 127

- (4):1617–1625.
- [15] Murthy M, Tester M. Cation currents in protoplasts from the roots of a Na⁺ hyperaccumulating mutant of *Capsicum annuum*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57(5):1171–1180.
- [16] 王玉倩, 汪晓丽, 单玉华, 等. 环境因素对小麦根系非选择性阳离子通道(NSCCs)转运钾的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2010, 16(4):913–917.
- WANG Yu-qian, WANG Xiao-li, SHAN Yu-hua, et al. Effects of environmental factors on nonselective cation channels-mediated potassium uptake of wheat roots[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2010, 16(4):913–917.
- [17] Zhang W H, Skerrett M, Walker N A, et al. Nonselective currents and channels in plasma membranes of protoplasts from coats of developing seeds of bean[J]. *Plant Physiology*, 2002, 128(2):388–399.
- [18] Véry A A, Davis J M. Hyperpolarization-activated calcium channels at the tip of *Arabidopsis* root hairs[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2000, 97(17):9801–9806.
- [19] Demidchik V, Davenport R J, Tester M. Nonselective cation channels in plants[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2002, 53:67–107.
- [20] Epstein E, Rains D W, Elzam O E. Resolution of dual mechanisms of potassium absorption by barley roots[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1963, 49(5):684–692.
- [21] 刘建祥, 杨肖娥, 吴良欢, 等. 不同水稻基因型地上部钾素累积和转运规律的研究[J]. *中国水稻科学*, 2002, 16(2):189–192.
- LIU Jian-xiang, YANG Xiao-e, WU Liang-huan, et al. Potassium accumulation and translocation in shoots of different rice genotypes[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2002, 16(2):189–192.
- [22] Tester M, Leigh R A. Partitioning of nutrient transport processes in roots[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52:445–458.
- [23] 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(4):464–469.
- [24] Sasaki A, Yamaji N, Yokosho K, et al. Nramp5 is a major transporter responsible for manganese and cadmium uptake in rice[J]. *The Plant Cell*, 2012, 24(5):2155–2167.
- [25] 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.
- [26] Clemens S. Molecular mechanisms of plant metal tolerance and homeostasis[J]. *Planta*, 2001, 212(4):475–486.
- [27] Williams L E, Mills R F. P1B-ATPase—an ancient family of transition metal pumps with diverse functions in plants[J]. *Trends Plant Science*, 2005, 10(10):491–502.