

不同浓度 NH_4^+ 和 K^+ 处理对拟南芥突变体 amos2 侧根发育的影响

冯晓宇^{1,2}, 李光杰^{1,2}, 董刚强^{1,2}, 施卫明^{1,*}

¹土壤与农业可持续发展国家重点实验室, 中国科学院南京土壤研究所, 南京210008; ²中国科学院大学, 北京100049

摘要: K^+ 在缓解植物 NH_4^+ 毒害过程中扮演着重要的角色。本研究培养基中添加不同浓度(0.6、1.2和5.0 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)的 K^+ 时, 高 NH_4^+ (30或40 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)对拟南芥野生型Col-0和 NH_4^+ 超敏感突变体 amos2 侧根生长的影响。结果表明, 在较低外源 K^+ 浓度(0.6和1.2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)下, 30 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NH_4^+ 使 amos2 的侧根数量减少85%~90%, 超过对Col-0的2倍; 外源 K^+ 浓度提高到5.0 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时更显著缓解高 NH_4^+ 对 amos2 侧根数量的抑制作用。高 NH_4^+ 对Col-0和 amos2 新生根区侧根数量的抑制比对成熟根区的大。时间动态的结果表明: 在低 K^+ 条件下, 高 NH_4^+ 处理的初始阶段, amos2 侧根的发育已开始受到比Col-0更显著的抑制, 且 amos2 侧根的出现受到更明显的延时; 将外源 K^+ 浓度提高到5.0 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 能缓解这种延时效应。可见, 在低 K^+ 条件下, AMOS2位点可能在拟南芥抵抗高 NH_4^+ 对侧根的抑制过程中发挥作用, 降低 NH_4^+/K^+ 比可能是提高拟南芥高 NH_4^+ 抗性的手段。

关键词: 拟南芥; amos2 突变体; NH_4^+ 毒害; 外源 K^+ ; 侧根

The Effects of Different Concentrations of NH_4^+ and K^+ Treatments on Lateral Root Development of *Arabidopsis amos2* Mutant

FENG Xiao-Yu^{1,2}, LI Guang-Jie^{1,2}, DONG Gang-Qiang^{1,2}, SHI Wei-Ming^{1,*}

¹State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: K^+ plays an important role in the process of protecting plant species from NH_4^+ toxicity. In this article, lateral root (LR) development of *Arabidopsis* wild type (Col-0) and amos2 mutant (which is overly sensitive to NH_4^+ supply) was analyzed under excessive NH_4^+ (30 or 40 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$) with different concentrations of K^+ (0.6, 1.2 and 5.0 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$) added in agar medium. The results showed that high NH_4^+ could inhibit the relative number of LRs of amos2 by 85%–90% on the low external K^+ (0.6 or 1.2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$), it was twice higher than that of Col-0. However, the LR development of *Arabidopsis* under NH_4^+ stress could be recovered by higher external K^+ (5.0 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$), especially to amos2 . Furthermore, high NH_4^+ had more significant inhibition on the LR development of distal portion than that of proximal portion. The LRs of amos2 had been more significantly inhibited by high NH_4^+ at the initial phase of treatment than that of Col-0, and there was also an obvious time delay on the LR development of amos2 under high NH_4^+ and low external K^+ . Higher external K^+ (5.0 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$) could relieve the time delay of LR development under NH_4^+ stress. All the results indicate that the AMOS2 locus plays an important role in the resistance to high NH_4^+ , particularly at low external K^+ , and the decrease in NH_4^+/K^+ ratio is a vital cause for plants to resist NH_4^+ toxicity.

Key words: *Arabidopsis thaliana*; amos2 mutant; NH_4^+ toxicity; external K^+ ; lateral root

NH_4^+ 是重要的无机氮源之一, 适量的 NH_4^+ 能有效促进植物的生长发育(Kronzucker等1999; Siddiqi等2002), 但 NH_4^+ 过量则会引发植物 NH_4^+ 毒害(Britto和Kronzucker 2002), 影响生物多样性(Clark和Tilman 2008)。现代农业生产中, 氮肥投入过量及施肥方式不合理等因素导致农田土壤溶液中 NH_4^+ 大量累积, 使 NH_4^+ 浓度达到2~20 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$, 有些地区甚至更高(Britto和Kronzucker 2002; Glass等2002)。土壤中的高 NH_4^+ 不仅影响作物的生长发育, 还会明显降低作物的产量和品质, 给粮食生产

带来风险。目前, 植物 NH_4^+ 毒害已成为一个全球性的经济生态问题, 受到国内外学者的广泛关注。

根系是植物吸收养分和水分的主要器官, 也最容易受 NH_4^+ 等环境因子的影响(Britto和Kronzucker 2002; Li等2010; Li等2011a, b; Li等2013)。

收稿 2013-01-21 修定 2013-04-07

资助 国家自然科学基金青年科学基金项目(31200189)和中国科学院南京土壤研究所知识创新工程领域前沿项目(ISSASIP1103)。

* 通讯作者(E-mail: wmshi@issas.ac.cn; Tel: 025-86881566)。

高 NH_4^+ 会抑制根系的生长发育,但维持较低的外源 NH_4^+/K^+ 比可以明显恢复根系的生长,缓解 NH_4^+ 对主根伸长的抑制(ten Hoopen等2010; Zou等2012)。Balkos等(2010)也报道, NH_4^+ 胁迫下降低外源 NH_4^+/K^+ (浓度比)比会显著增加水稻根系的生物量。但外源 NH_4^+/K^+ 比是通过什么途径来实现对根系发育的调控,有哪些影响因素,这方面的研究工作尚未系统开展。在以往的研究中,高 NH_4^+ 条件下 K^+ 对根系发育的影响都是用根系生物量或主根伸长来表征的,而高 NH_4^+ 条件下不同 NH_4^+/K^+ 配比影响侧根发育的报道较少,值得进一步研究。

我们实验室曾报道了一株拟南芥 NH_4^+ 超敏感突变体 $amos2$,在高 NH_4^+ 条件下其可见侧根数被严重抑制(Li等2012)。进一步研究发现,AMOS2是一个新的遗传位点,而且AMOS2可能在植物 NH_4^+/K^+ 平衡过程中有重要的作用(Li等2012)。这一发现为研究 NH_4^+ 和 K^+ 的互作关系提供了很好的新材料。不同 NH_4^+/K^+ 对比对侧根发育的作用特征以及AMOS2基因在高 NH_4^+ 、低 K^+ 环境影响侧根发育过程中的功能,目前尚不清楚。鉴此,本文以野生型Col-0和突变体 $amos2$ 为材料,研究了外源添加不同浓度 K^+ 条件下,高 NH_4^+ 对拟南芥Col-0和 $amos2$ 侧根的影响及其动态变化的差异,以期探讨 NH_4^+/K^+ 对比对侧根发育影响的特征和AMOS2基因在此过程中的作用。

材料与方法

1 植物材料和实验设置

植物材料为野生型拟南芥(*Arabidopsis thaliana* L.) Columbia-0生态型(Col-0)以及本实验室以Col-0为背景筛选获得的 NH_4^+ 超敏感突变体 $amos2$ (Li等2012)。种子表面先消毒灭菌(董刚强等2012),并用0.1%的琼脂糖悬浮,置于4℃避光保存2~3 d。播种于正常萌发培养基(13 cm×13 cm)上,成分参考Li等(2010)并作修改,包括:2 mmol·L⁻¹ NaH₂PO₄、5 mmol·L⁻¹ NaNO₃、0.6 mmol·L⁻¹ K₂SO₄、2 mmol·L⁻¹ MgSO₄、1 mmol·L⁻¹ CaCl₂、0.1 mmol·L⁻¹ Fe-EDTA、50 μmol·L⁻¹ H₃BO₃、12 μmol·L⁻¹ MnSO₄、1 μmol·L⁻¹ ZnCl₂、1 μmol·L⁻¹ CuSO₄、0.2 μmol·L⁻¹ Na₂MoO₄、0.5 g·L⁻¹ MES、1% (W/V)蔗糖、0.8% (W/V)琼脂粉(用1 mol·L⁻¹

NaOH调至pH 5.7)。培养板用Parafilm膜封口后垂直置于光照培养室中,使根沿培养基表面垂直向下生长。培养室光周期为16 h/8 h,温度(23±1)℃,光照强度为100 μmol·m⁻²·s⁻¹。

处理培养基中, K^+ 浓度分别配置成0.6、1.2和5.0 mmol·L⁻¹(用0.25 mol·L⁻¹ K₂SO₄配制), NH_4^+ 处理培养基是在上述对照培养基中添加15或20 mmol·L⁻¹ (NH₄)₂SO₄。种子萌发5 d后(根长大约2 cm),选取长势较一致的苗移到处理培养基上,处理7 d后统计结果。各处理试验设置3~4次重复。

2 侧根数目的统计

侧根数目:借助测量标尺,肉眼观察计数成熟侧根的数量(侧根长度大于0.5 mm)(Zhang等1999; Li等2011b)。有侧根个体比例(%):出现侧根的个体数占所有统计个体的比例,未出现侧根的个体按零计算。为避免材料之间基础背景差异的影响,所有实验结果都采用相对值进行比较,侧根相对数量为每棵苗侧根绝对数量与不加 NH_4^+ (对照)条件下侧根数量平均值的百分比。

3 数据处理

应用Excel 2003进行数据处理,数据的统计分析采用SPSS 16.0,以 $P<0.05$ 为差异显著。图表使用SigmaPlot 10.0生成并由Photoshop排版。

实验结果

1 不同浓度 K^+ 对高 NH_4^+ 下Col-0和 $amos2$ 侧根数量的影响

图1表明,培养基中不添加 NH_4^+ 条件下,外源提供不同浓度(0.6、1.2、5.0 mmol·L⁻¹) K^+ 对拟南芥侧根数量没有显著影响。高浓度(30 mmol·L⁻¹) NH_4^+ 明显抑制拟南芥Col-0和 $amos2$ 的侧根数量,在较低外源 K^+ 浓度(0.6和1.2 mmol·L⁻¹)下,使 $amos2$ 侧根数量减少85%~90%,Col-0减少约40%,此时Col-0的相对侧根数量是 $amos2$ 的4~6倍;较高外源 K^+ 浓度(5.0 mmol·L⁻¹)可更明显增加 $amos2$ 的侧根数量,其侧根数量是 K^+ 浓度为0.6和1.2 mmol·L⁻¹时的4~6倍,而野生型仅增加了10%~15%。这些结果说明,在较低外源 K^+ 水平下,高 NH_4^+ 对 $amos2$ 侧根的抑制作用更突出,提高外源 K^+ 浓度可部分缓解高 NH_4^+ 对侧根数量的抑制,而且对 $amos2$ 的缓解效果更显著。

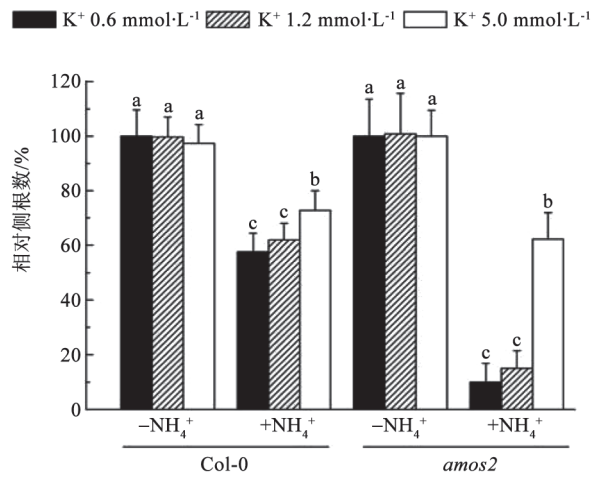


图1 高NH₄⁺ (30 mmol·L⁻¹)条件下不同浓度K⁺对Col-0和 $amos2$ 相对侧根数的影响

Fig.1 Effects of different concentrations of K⁺ on the relative number of LR_s of Col-0 and $amos2$ under high NH₄⁺ (30 mmol·L⁻¹)

误差线为SE, 不同小写字母表示生态型内不加NH₄⁺与加NH₄⁺处理之间差异显著($P < 0.05$); 下同。

2 不同浓度K⁺对高NH₄⁺下Col-0和 $amos2$ 不同区段侧根数量的影响

为研究高NH₄⁺对不同根区段侧根发育的影响, 将拟南芥主根分为两部分: 移苗前长出的根区称为成熟根区(proximal portion), 移苗后新长出的根区称为新生根区(distal portion)(Li等2013)。图2表明, 外源提供0.6~5.0 mmol·L⁻¹的K⁺时, 高NH₄⁺对Col-0成熟根区侧根数的影响较小且无差异, 但对Col-0新生根区的影响较大, 尤其在K⁺ 0.6 mmol·L⁻¹时, 相对侧根数减少了64%。与Col-0相比, 在较低外源K⁺浓度(0.6和1.2 mmol·L⁻¹)下, 高NH₄⁺对 $amos2$ 成熟根区和新生根区的侧根数量均有显著的抑制作用, 其侧根数减少80%以上, 而且新生根区所受影响明显大于成熟根区; 较高K⁺浓度(5.0 mmol·L⁻¹)下, $amos2$ 成熟根区和新生根区的侧根数均得到明显恢复, 相对侧根数分别达到各自无NH₄⁺对照时的80%和50%。可见, 新生根区的侧根数受高NH₄⁺的抑制作用大于成熟根区, 提高外源K⁺浓度对 $amos2$ 成熟根区侧根数的恢复程度更大。

3 不同浓度K⁺对高NH₄⁺下Col-0和 $amos2$ 侧根数量影响的时间动态变化

培养基中不加NH₄⁺时, 不同浓度K⁺处理对拟南芥侧根数量没有明显影响, 而且随着处理时间

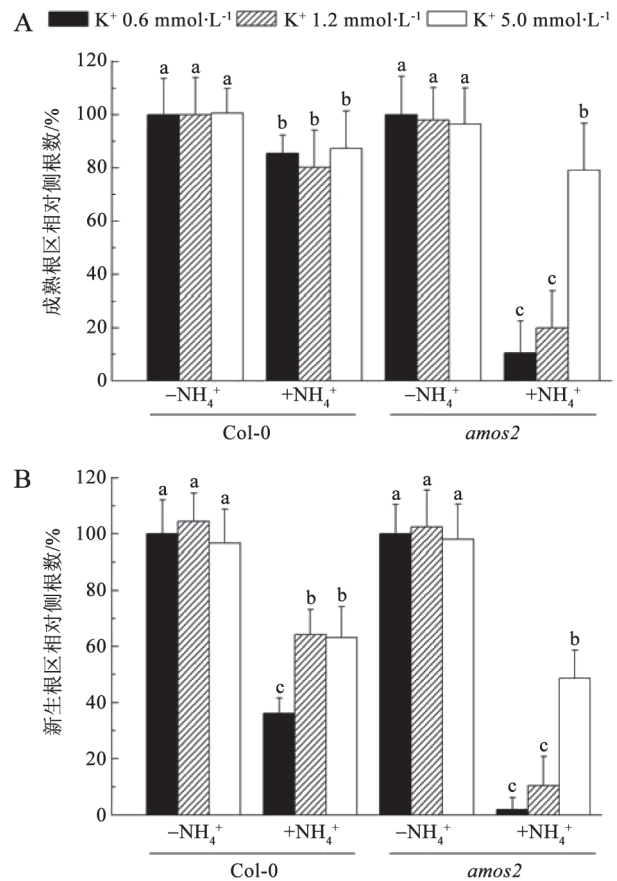


图2 高NH₄⁺ (30 mmol·L⁻¹)条件下不同浓度K⁺对Col-0和 $amos2$ 成熟根区和新生根区相对侧根数的影响

Fig.2 Effects of different concentrations of K⁺ on the relative number of LR_s in the proximal and distal portions of Col-0 and $amos2$ under high NH₄⁺ (30 mmol·L⁻¹)

的延长也无新变化出现(图3-A)。 $amos2$ 侧根的发育受高NH₄⁺的抑制在处理的初始阶段比Col-0更显著。在相同的高浓度(30或40 mmol·L⁻¹) NH₄⁺下, 用不同的外源低浓度(0.6或1.2 mmol·L⁻¹) K⁺处理, Col-0相对侧根数在不同处理时间无差异; 统计分析显示, 相同条件下 $amos2$ 也表现出同样的变化趋势, 但 $amos2$ 的相对侧根数随时间延长每天的增加量较小且远低于Col-0; 高浓度(5.0 mmol·L⁻¹)外源K⁺可部分缓解高NH₄⁺ (30和40 mmol·L⁻¹)对Col-0和 $amos2$ 侧根发育的抑制, 但Col-0和 $amos2$ 的变化趋势却表现出显著差异(图3-B和C)。与较低外源K⁺浓度(0.6或1.2 mmol·L⁻¹)相比, 在5.0 mmol·L⁻¹的K⁺下高NH₄⁺ (30 mmol·L⁻¹)处理2和3 d时 $amos2$ 的相对侧根数仅为1%和6%, 从处理的第4天起 $amos2$ 的侧根数量迅速增多, 而Col-0前4 d侧根数量随时间的

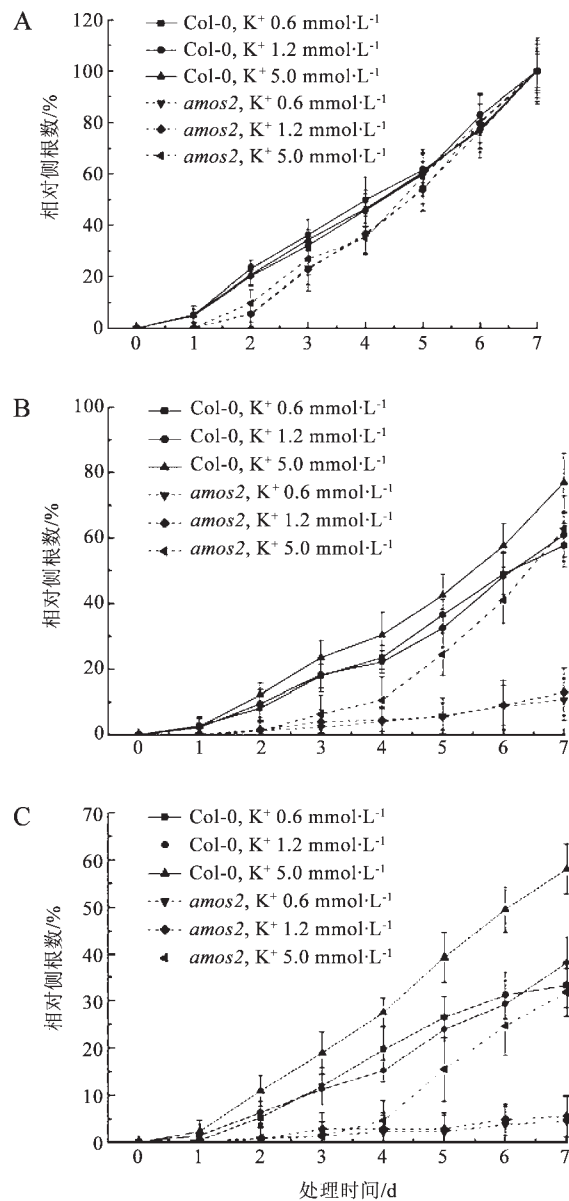


图3 不同浓度 NH_4^+ 和 K^+ 处理下Col-0和 amos2 相对侧根数量的变化

Fig.3 Changes in the relative number of LRs of Col-0 and amos2 under different concentrations of NH_4^+ and K^+ treatments

A: 外源不添加 NH_4^+ ; B: 外源添加 $30 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{NH}_4^+$; C: 外源添加 $40 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{NH}_4^+$.

增加远高于 amos2 。因此,高 NH_4^+ 对Col-0和 amos2 侧根数量动态变化趋势的影响存在较大差异,且与外源 K^+ 浓度有关。

4 高 NH_4^+ 对 amos2 侧根发育的延迟作用

高 NH_4^+ 不但影响拟南芥的侧根数量,而且明

显延迟 amos2 侧根的出现。如表1所示,与不添加 NH_4^+ 的对照相比,高 NH_4^+ 处理1 d使Col-0有侧根的个体比例明显减少,但该比例会随外源供 K^+ 水平的提高而增加。处理2 d时,经不同处理的Col-0都有可见的侧根,而 amos2 在不添加 NH_4^+ 的培养基中处理3 d,有侧根的个体比例才达到100%,说明AMOS2位点的突变对正常条件下侧根发育有一定的延迟影响。高 NH_4^+ 处理更显著减少了 amos2 中有侧根的个体比例,且在 0.6 或 $1.2 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 K^+ 处理时尤为明显,即使处理时间增加到7 d, amos2 有侧根的个体比例也不能达到100%。但这个延时现象会随着外源 NH_4^+ 浓度的降低和 K^+ 浓度的升高而得到改善,外源 K^+ 浓度提高到 $5.0 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$,在 $30 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{NH}_4^+$ 处理下,第5天后就可以观察到100%的个体主根出现侧根,即使外源 NH_4^+ 浓度为 $40 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$,第5天时该比例也能达到94%。由此说明,提高外源 K^+ 浓度不但能增加 amos2 的侧根数量,而且能更有效缓解高 NH_4^+ 对其侧根发育的延迟作用。

讨论

高 NH_4^+ 可抑制根系的生长,减少可见侧根的数量(李保海和施卫明2007;李青等2011;Qin等2008,2011;Li等2011b;Lima等2010)。本文中高浓度的 NH_4^+ 显著抑制拟南芥侧根的生长,与前人的报道一致。图1结果显示, amos2 的相对侧根数在高 NH_4^+ 、低 K^+ 环境仅为10%~15%,远远低于相同条件下Col-0的值。高 NH_4^+ 、低 K^+ 下,Col-0成熟根区的相对侧根数减少13%,但AMOS2位点突变后,成熟根区的侧根数减少75%(图2),说明高 NH_4^+ 、低 K^+ 条件下AMOS2位点对拟南芥成熟根区侧根的生长有重要的调控作用。对侧根发育的时间动态分析发现:在高 NH_4^+ 条件下, amos2 侧根发育在处理的初始阶段就比Col-0受到更显著的抑制,而且与Col-0相比,高 NH_4^+ 、低 K^+ 环境对 amos2 侧根的生长有明显的延迟作用(表1)。因此,AMOS2位点可能参与了拟南芥侧根发育对高 NH_4^+ 、低 K^+ 环境的响应过程。

Li等(2011a, b)认为,高 NH_4^+ 对侧根的抑制是通过抑制AUX1的功能来减少地上部生长素向根部运输而实现的;乙烯也会明显减少侧根的数量(主要抑制新生根区的侧根发育)(Ivanchenko等

表1 不同浓度NH₄⁺和K⁺处理下Col-0和 $amos2$ 有侧根个体的比例Table 1 The proportion of individuals that own LR_s under different concentrations of NH₄⁺ and K⁺ treatments

处理浓度/mmol·L ⁻¹	Col-0		$amos2$						
	1 d	2 d	1 d	2 d	3 d	4 d	5 d	6 d	7 d
K ⁺ 0.6	80	100	0	75	100	100	100	100	100
K ⁺ 1.2	85	100	0	71	100	100	100	100	100
K ⁺ 5.0	80	100	0	88	100	100	100	100	100
K ⁺ 0.6+NH ₄ ⁺ 30	50	100	0	18	29	47	59	76	82
K ⁺ 1.2+NH ₄ ⁺ 30	48	100	0	21	57	64	71	79	93
K ⁺ 5.0+NH ₄ ⁺ 30	53	100	0	18	59	76	100	100	100
K ⁺ 0.6+NH ₄ ⁺ 40	11	100	0	9	18	27	27	50	50
K ⁺ 1.2+NH ₄ ⁺ 40	33	100	0	11	20	40	40	70	70
K ⁺ 5.0+NH ₄ ⁺ 40	47	100	0	12	18	59	94	100	100

2008; Lewis等2011)。Krouk等(2011)研究表明, 养分和植物激素共同协调调控植物的根系生长。高NH₄⁺条件下AMOS2位点对侧根的调控是否通过生长素或乙烯途径, 还有待进一步研究。另外, 侧根的发育包括原基的启动、伸长等过程, Li等(2011b)研究发现, 地上部高NH₄⁺可以抑制侧根原基的冒出, 主要发生在新生根区(Li等2013), AMOS2突变后高NH₄⁺是否也影响到侧根发育的其他过程, 这些都值得深入探讨。

高NH₄⁺条件下, 随着外源K⁺浓度的提高, Col-0新生根区的侧根有明显的恢复, 成熟根区的侧根数没有变化(图2), 与野生型相比, 提高外源K⁺浓度到5.0 mmol·L⁻¹时, $amos2$ 的成熟根区和新生根区的侧根数量能同时得到恢复, 而且侧根的延时现象也有显著缓解(图3-B和C)。所以, K⁺在缓解高NH₄⁺抑制的拟南芥侧根发育过程中有重要作用, 而AMOS2位点可能参与了K⁺的缓解过程。外源5.0 mmol·L⁻¹ K⁺能同时缓解高NH₄⁺对拟南芥Col-0和 $amos2$ 侧根数量的抑制, 这可能与NH₄⁺/K⁺比的显著下降有关。前人的研究发现, NH₄⁺/K⁺在4~8之间可以有效缓解NH₄⁺敏感植物的NH₄⁺毒害症状(Cao和Tibbitts 1998; Gerendás等1995; Kronzucker等2003; Roosta和Schjoerring 2007, 2008; Szczerba等2008); 而NH₄⁺/K⁺超过8时, NH₄⁺敏感植物就会产生明显的毒害现象。

综上所述, 低K⁺条件下, 高NH₄⁺对 $amos2$ 成熟根区和新生根区侧根发育的抑制比Col-0更显著, 而且AMOS2突变导致的侧根发育的抑制现象在高

NH₄⁺处理的初期阶段就会显现, $amos2$ 侧根的发育对高NH₄⁺的敏感可能与高NH₄⁺条件下其侧根的延时发育有关。外源高浓度K⁺能更显著缓解高NH₄⁺对 $amos2$ 侧根数量的抑制及对 $amos2$ 侧根发育的延时。因此, AMOS2位点可能参与了拟南芥侧根发育对高NH₄⁺、低K⁺环境的响应过程。目前关于高NH₄⁺、低K⁺环境对侧根发育毒害机制的报道较少, 需要进一步研究, 而 $amos2$ 侧根发育对高NH₄⁺、低K⁺的敏感特征为深入研究侧根发育对高NH₄⁺、低K⁺环境响应的机制提供了很好的切入点。

参考文献

- 董刚强, 冯晓宇, 李光杰, 李保海, 李青, 施卫明(2012). 拟南芥铵超敏感突变体 $amosd$ 和 $vtc1$ 对外源铵的响应. 生态学杂志, 31 (6): 1327~1333
- 李保海, 施卫明(2007). 拟南芥幼苗对高NH₄⁺响应的特征及不同生态型间的差异. 土壤学报, 44 (3): 508~515
- 李青, 李保海, 施卫明(2011). 高铵胁迫对拟南芥幼苗侧根生长的影响及机制探索. 土壤, 43 (3): 374~381
- Balkos KD, Britto DT, Kronzucker HJ (2010). Optimization of ammonium acquisition and metabolism by potassium in rice (*Oryza sativa* L. cv. IR-72). Plant Cell Environ, 33: 23~34
- Britto DT, Kronzucker HJ (2002). NH₄⁺ toxicity in higher plants: a critical review. J Plant Physiol, 159: 567~584
- Cao WX, Tibbitts TW (1998). Response of potatoes to nitrogen concentrations differ with nitrogen forms. J Plant Nutr, 21 (4): 615~623
- Clark CM, Tilman D (2008). Loss of plant species after chronic low-level nitrogen deposition to prairie grasslands. Nature, 451: 712~715
- Gerendás J, Ratcliffe RG, Sattelmacher B (1995). The influence of nitrogen and potassium supply on the ammonium content of maize (*Zea mays* L.) leaves including a comparison of measurements

- made *in vivo* and *in vitro*. *Plant Soil*, 173: 11~20
- Glass ADM, Britto DT, Kaiser BN, Kinghorn JR, Kronzucker HJ, Kumar A, Okamoto M, Rawat S, Siddiqi MY, Unkles SE et al (2002). The regulation of nitrate and ammonium transport systems in plants. *J Exp Bot*, 53 (370): 855~864
- Ivanchenko MG, Muday GK, Dubrovsky JG (2008). Ethylene-auxin interactions regulate lateral root initiation and emergence in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 55: 335~347
- Kronzucker HJ, Siddiqi MY, Glass ADM, Kirk GJD (1999). Nitrate-ammonium synergism in rice. A subcellular flux analysis. *Plant Physiol*, 119: 1041~1045
- Kronzucker HJ, Szczerba MW, Britto DT (2003). Cytosolic potassium homeostasis revisited: ^{42}K -tracer analysis in *Hordeum vulgare* L. reveals set-point variations in $[\text{K}^+]$. *Planta*, 217: 540~546
- Krouk G, Ruffel S, Gutiérrez RA, Gojon A, Crawford NM, Coruzzi GM, Lacombe B (2011). A framework integrating plant growth with hormones and nutrients. *Trends Plant Sci*, 16 (4): 178~182
- Lewis DR, Negi S, Sukumar P, Muday GK (2011). Ethylene inhibits lateral root development, increase IAA transport and expression of PIN3 and PIN7 auxin efflux carriers. *Development*, 138: 3485~3495
- Li BH, Li Q, Kronzucker HJ, Shi WM (2011a). Roles of abscisic acid and auxin in shoot-supplied ammonium inhibition of root system development. *Plant Signal Behav*, 6 (10): 1451~1453
- Li BH, Li Q, Su YH, Chen H, Xiong LM, Mi GH, Kronzucker HJ, Shi WM (2011b). Shoot-supplied ammonium targets the root auxin influx carrier AUX1 and inhibits lateral root emergence in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environ*, 34: 933~946
- Li GJ, Dong GQ, Li BH, Li Q, Kronzucker HJ, Shi WM (2012). Isolation and characterization of a novel ammonium overly sensitive mutant, *amos2*, in *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 235: 239~252
- Li GJ, Li BH, Dong GQ, Feng XY, Kronzucker HJ, Shi WM (2013). Ammonium-induced shoot ethylene production is associated with the inhibition of lateral root formation in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 64 (5): 1413~1425
- Li Q, Li BH, Kronzucker HJ, Shi WM (2010). Root growth inhibition by NH_4^+ in *Arabidopsis* is mediated by the root tip and is linked to NH_4^+ efflux and GMPase activity. *Plant Cell Environ*, 33 (9): 1529~1542
- Lima JE, Kojima S, Takahashi H, von Wirén N (2010). Ammonium triggers lateral root branching in *Arabidopsis* in an AMMONIUM TRANSPORTER1;3-dependent manner. *Plant Cell*, 22: 3621~3633
- Qin C, Qian WQ, Wang WF, Wu Y, Yu CM, Jiang XH, Wang DW, Wu P (2008). GDP-mannose pyrophosphorylase is a genetic determinant of ammonium sensitivity in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 105 (47): 18308~18313
- Qin C, Yi KK, Wu P (2011). Ammonium affects cell viability to inhibit root growth in *Arabidopsis*. *J Zhejiang Univ-Sci B*, 12 (6): 477~484
- Roosta HR, Schjoerring JK (2007). Effects of ammonium toxicity on nitrogen metabolism and elemental profile of cucumber plants. *J Plant Nutr Soil Sci*, 30: 1933~1951
- Roosta HR, Schjoerring JK (2008). Effects of nitrate and potassium on ammonium toxicity in cucumber plants. *J Plant Nutr*, 31: 1270~1283
- Siddiqi MY, Malhotra B, Min XJ, Glass ADM (2002). Effects of ammonium and inorganic carbon enrichment on growth and yield of a hydroponic tomato crop. *J Plant Nutr*, 165: 191~197
- Szczerba MW, Britto DT, Balkos KD, Kronzucker HJ (2008). Alleviation of rapid, futile ammonium cycling at the plasma membrane by potassium reveals K^+ -sensitive and -insensitive components of NH_4^+ transport. *J Exp Bot*, 59 (2): 303~313
- ten Hoopen F, Cuin TA, Pedas P, Hegelund JN, Shabala S, Schjoerring JK, Jahn TP (2010). Competition between uptake of ammonium and potassium in barley and *Arabidopsis* roots: molecular mechanisms and physiological consequences. *J Exp Bot*, 61 (9): 2303~2315
- Zhang HM, Jennings A, Barlow PW, Forde BG (1999). Dual pathways for regulation of root branching by nitrate. *Proc Natl Acad Sci USA*, 96: 6529~6534
- Zou N, Li BH, Dong GQ, Kronzucker HJ, Shi WM (2012). Ammonium-induced loss of root gravitropism is related to auxin distribution and TRH1 function, and is uncoupled from the inhibition of root elongation in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 63 (10): 3777~3788