

不同供铵水平对番茄根系生长的影响^①

邹娜^{1,2}, 强晓敏³, 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;

3 西北农林科技大学资源环境学院, 陕西杨凌 712100)

摘要: 植物根系对各种养分供应高度敏感。本文以番茄为研究材料, 采用整株和根部琼脂培养方法, 研究不同浓度 NH_4^+ 对根系生长的影响。结果表明: 当整体供 NH_4^+ 浓度大于 0.5 mmol/L, 主根长、侧根数和株高均随着 NH_4^+ 的增加而变小, 10 mmol/L NH_4^+ 几乎完全抑制了侧根形成。整体供 NH_4^+ 对番茄生长的抑制效应大于相等浓度的 NH_4^+ 仅供应于根部。而低浓度的 NH_4^+ (10 ~ 100 $\mu\text{mol/L}$) 供应于根部, 在基本不影响主根长度的情况下, 能显著增加侧根数量。依据所使用的 NH_4^+ 浓度及不同的供 NH_4^+ 方式, NH_4^+ 对番茄生长特别是侧根形成具有显著的抑制作用或促进效应。

关键词: 铵; 番茄; 根系; 侧根

中图分类号: Q945.7

植物能否有效获得土壤养分, 在很大程度上取决于其根系形态和构型, 另一方面, 植物根系构型具有一定的可塑性并且是高度动态的, 土壤养分有效性及分布对植物根系也具有一定的调控作用。例如, 生长介质中氮、磷、硫和铁等养分, 通过调节植物细胞分裂和分化过程, 影响根毛形成、主根生长和侧根发育, 从而导致根构型变化^[1-3]。

矿质养分中以氮、磷供应对作物根系的生长、形态以及根系在介质中分布的影响最为明显^[3]。目前关于氮养分调控植物根构型的研究多集中在 NO_3^- 上, 如局部供应 NO_3^- 能够诱导植物侧根生长的现象, 在拟南芥、水稻、小麦、大麦和玉米等植物中都有报道, 并且从生理学和分子生物学等方面进行了广泛深入的研究^[2, 4-8], 而对作为主要无机氮源 (NO_3^- 、 NH_4^+) 之一的 NH_4^+ 的研究较少^[9-10]。 NH_4^+ 是一种典型的对植物生长呈现自相矛盾的养分离子: 一方面是植物生长必需的养分离子及重要的中间代谢产物, 另一方面高浓度时对植物毒害作用又非常明显^[11]。近年来, 关于高 NH_4^+ 对植物生长特别是主根伸长和侧根形成的抑制, 引起了众多科研工作者广泛的关注^[12], 并在模式植物拟南芥上开展了大量研究^[13-21], 其机制可能与高 NH_4^+ 诱导的阳离子动态平衡^[14]、跨质膜无效 NH_4^+ 循环和蛋白质糖基化水平^[15-17]以及叶部高 NH_4^+ 抑制根尖生长素向顶运输等有关^[20-21]。与高 NH_4^+ 的毒害效应相

比, 低 NH_4^+ 对植物生长促进效应的研究相对缺乏, 现有的研究表明 *AtAMT1;3* 在 NH_4^+ 促进拟南芥侧根形成中起重要作用^[22]。在一定浓度 NO_3^- 和 K^+ 存在的条件下, 低浓度 NH_4^+ 促进植物生长和增加生物量的现象在主要作物如小麦、水稻和番茄中也有报道^[23-25]。低浓度 NH_4^+ 的促进效应一般认为是在蛋白质合成中 NH_4^+-N 与 NO_3^--N 相比, 需要更少的能量和增加植物的光合作用能力、以及适量的 NH_4^+ 能激活水稻谷氨酰胺合成酶 (GS) 和磷酸羧化酶 (PEPC) 活性^[24, 26], NH_4^+ 对 NO_3^- 培养植物的促进效应可以被外源添加细胞分裂素 BAP 所模拟, 因此也被认为是与改变了植物体内的激素平衡有关^[27]。

在农业生态系统中, NH_4^+ 和 NO_3^- 一般是共同存在的, 它们的相对比例在某一特定时期或特定的土壤类型中是相对稳定的, 但是其相对浓度随不同季节及人为因素的干扰变化很大。例如, 过量的施用肥料尤其是尿素等 NH_4^+ 释放式氮肥, 使用硝化抑制剂及配套采用穴施、条施等局部施肥措施。在这些条件下, NH_4^+ 在局部土壤中就会大量积累, 经常能达到 2 ~ 20 mmol/L^[12]。一般外源 NH_4^+ 超过 0.1 ~ 0.5 mmol/L, 有些植物就可能表现出 NH_4^+ 中毒现象, 但不同物种间 NH_4^+ 敏感程度差异较大, 对 NH_4^+ 相对耐性的有水稻等, 而对 NH_4^+ 相对敏感的有番茄和大麦等^[12]。本文以 NH_4^+ 相对敏感的番茄为试验材料, 研究不同浓度 NH_4^+

①基金项目: 国家科技支撑计划课题项目 (2012BAD15B03) 和国家 973 课题项目 (2007CB109303) 资助。

* 通讯作者 (wmshi@issas.ac.cn)

作者简介: 邹娜 (1982—), 女, 河南南阳人, 博士研究生, 主要从事植物营养遗传与分子生理方面的研究。E-mail: nzou@issas.ac.cn

对根系生长的影响以及最适宜使用的 NH_4^+ 浓度范围, 为合理施用铵态氮肥和提高养分效率提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为中蔬四号番茄 (*Solanum lycopersicum* L.), 种子购自南京市金祥种业有限公司。

1.2 试验方法

1.2.1 种子消毒及播种 番茄种子在自来水下浸泡冲洗 30 min, 转入超净工作台, 用 75% 酒精浸泡 30 s; 再用 2% (W/V) 的 NaClO 溶液剧烈振荡灭菌 15~20 min, 用无菌水冲洗干净^[28]。然后使种子胚根朝下成排播种在萌发培养基上, 培养板直立放置于培养室, 使根沿培养基表面竖直向下生长。

1.2.2 生长条件 培养室的培养条件为: 温度 (23 ± 1) °C, 光周期 16 h/8 h, 光照强度 $100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。萌发培养基修改自 Li 等^[16], 其成分包括: $40 \mu\text{mol}/\text{L}$ KH_2PO_4 , $100 \mu\text{mol}/\text{L}$ NaNO_3 , $40 \mu\text{mol}/\text{L}$ MgSO_4 , $20 \mu\text{mol}/\text{L}$ CaCl_2 , $2 \mu\text{mol}/\text{L}$ Fe-EDTA , $1 \mu\text{mol}/\text{L}$ H_3BO_3 , $0.24 \mu\text{mol}/\text{L}$ MnSO_4 , $0.02 \mu\text{mol}/\text{L}$ ZnCl_2 , $0.02 \mu\text{mol}/\text{L}$ CuSO_4 , $0.004 \mu\text{mol}/\text{L}$ Na_2MoO_4 , $0.5 \text{ g}/\text{L}$ MES (2-吗啉已磺酸), 1% (w/v) 蔗糖, 0.7% (w/v) 琼脂, 用 $1 \text{ mmol}/\text{L}$ NaOH 调至 pH 5.7。培养基 121°C 灭菌 20 min。在超净工作台上将其倒入平板中, 待培养基凝固后播种。培养装置为特制的长×宽×高为 $20 \text{ cm} \times 10 \text{ cm} \times 1 \text{ cm}$ 的聚乙烯塑料培养皿, 外加一个单独的顶盖。培养装置使用前的灭菌处理: 先用 25% NaClO 浸泡过夜, 再用无菌蒸馏水浸泡冲洗 4~5 遍, 放入超净工作台, 紫外灯照射 2 h, 吹干待用。

1.2.3 NH_4^+ 处理 将萌发生长 4 天、大小基本一致的苗 (根长约 3 cm) 移到含有不同浓度 NH_4^+ 的培养基上, 如图 1A。 NH_4^+ 处理培养基为正常培养基以 $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 形式添加相应浓度的 NH_4^+ 。根部 NH_4^+ 处理: 借助玻璃条, 将培养板的顶部空出 (不倒培养基), 移苗时将番茄根茎结合处置于培养基边缘, 整个根放置于培养基上, 地上部不接触培养基, 如图 1B, 根尖基本在同一条直线上, 培养板密封后竖直放置于培养室。

1.3 数据测量及分析

NH_4^+ 处理 5 天, Cannon G7 相机拍照, 使用 Image J 图像处理软件 (<http://rsbweb.nih.gov/ij/download.html>) 测量根长和株高。主根长为主根长度, 株高为根茎结合处到茎顶端分生组织长度, 侧根数为肉眼可见侧根数量 (侧根长 $> 0.2 \text{ mm}$), 单位根长侧根数为单根总侧

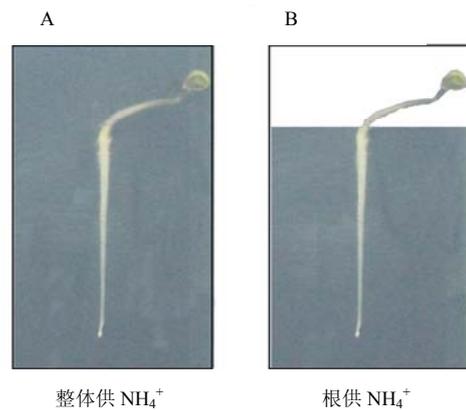


图 1 番茄整体供 NH_4^+ 和根供 NH_4^+ 试验示意图

Fig. 1 Experimental design for whole-plant and root supplied NH_4^+ treatments

根数/主根长。每处理至少 3 次重复。数据的统计分析采用 SPSS13.0, 图表使用 Excel2003 生成。

2 结果与分析

2.1 整体供 NH_4^+ 方式下不同浓度 NH_4^+ 对番茄幼苗生长的影响

图 2A 结果显示, 当番茄生长在含 $10 \text{ mmol}/\text{L}$ NH_4^+ 培养基上, 与对照相比, 不仅植株生长特别是其主根长度明显受到抑制, 而且完全抑制了侧根的形成。不同供 NH_4^+ 浓度条件下, 番茄主根长、株高、侧根数和单位根长侧根数基本都随着 NH_4^+ 浓度的增加而减小。当外源 NH_4^+ 浓度为 $1 \text{ mmol}/\text{L}$, NH_4^+ 处理 5 天, 其主根长、株高、侧根数和单位根长侧根数分别下降到 91.1%、70.0%、64.9% 和 70.6%。当整体 NH_4^+ 浓度达到 $5 \text{ mmol}/\text{L}$ 时, 番茄主根长、株高、侧根数和单位根长侧根数均显著受抑制 (图 2B 和 2C)。

2.2 根部供 NH_4^+ 方式下不同浓度 NH_4^+ 对番茄幼苗生长的影响

在农业生产中, 植物所需氮肥主要来自根部土壤, 而在我们试验条件中, 整体供 $1 \text{ mmol}/\text{L}$ NH_4^+ 就抑制番茄生长, 特别是对株高和侧根数的影响。为了区分地上部供 NH_4^+ 和根部供 NH_4^+ 对植物生长的抑制作用, 我们模拟植物自然生长状态, 仅对根部供 NH_4^+ , 研究番茄生长随 NH_4^+ 浓度变化的动态特征。图 3 结果显示, 番茄主根长、侧根数和单位根长侧根数在 NH_4^+ 浓度为 $0.1 \text{ mmol}/\text{L}$ 时, 都有一个峰值, NH_4^+ 处理 5 天分别为对照的 108.8%、142.5% 和 131.5%。此后随着 NH_4^+ 浓度的增加, 各项指标均逐渐受抑制。根部供 $1 \text{ mmol}/\text{L}$ NH_4^+ 处理 5 天, 其主根长、侧根数、单位根长侧根数

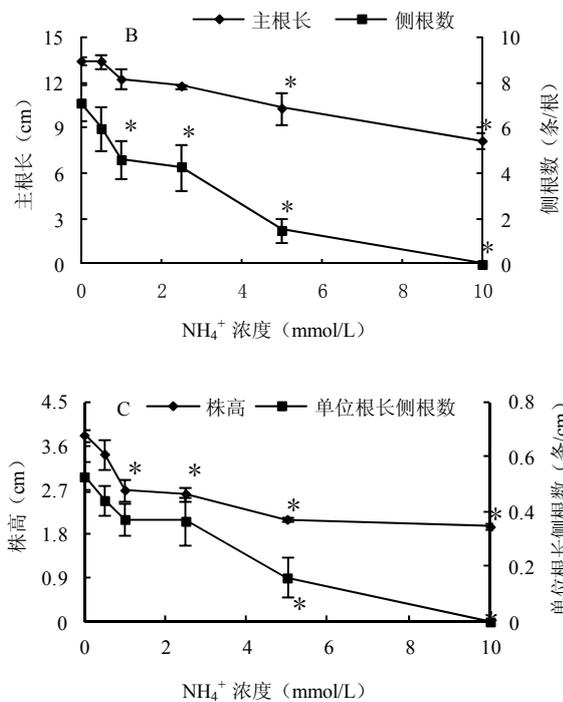


图 2 整株供 NH₄⁺ 方式不同浓度 NH₄⁺ 对番茄生长的影响 (标尺为 2 cm)

Fig. 2 Effects of whole-plant supplied concentrations of NH₄⁺ on tomato growth

和株高分别为对照的 101.2%、100%、97.7% 和 86.4%。根部供 10 mmol/L NH₄⁺，生长 5 天仍没有肉眼可见侧根。比较整体供 NH₄⁺ 和根部供 NH₄⁺ 对番茄生长的影响 (图 4)，可以看出，NH₄⁺ 对根系生长的抑制作用除了与 NH₄⁺ 浓度过高有关以外，还与地上部供 NH₄⁺ 对植株生长的抑制作用有联系。

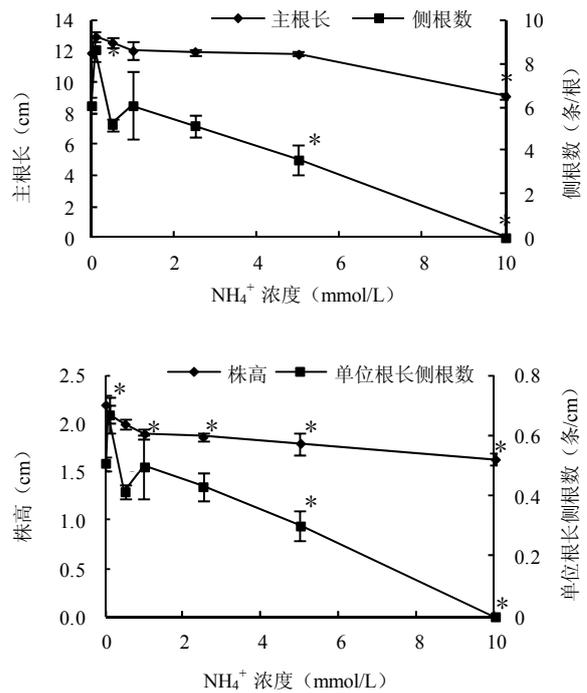


图 3 根部供 NH₄⁺ 对番茄生长的影响
Fig. 3 Effects of root-supplied levels of NH₄⁺ on tomato growth

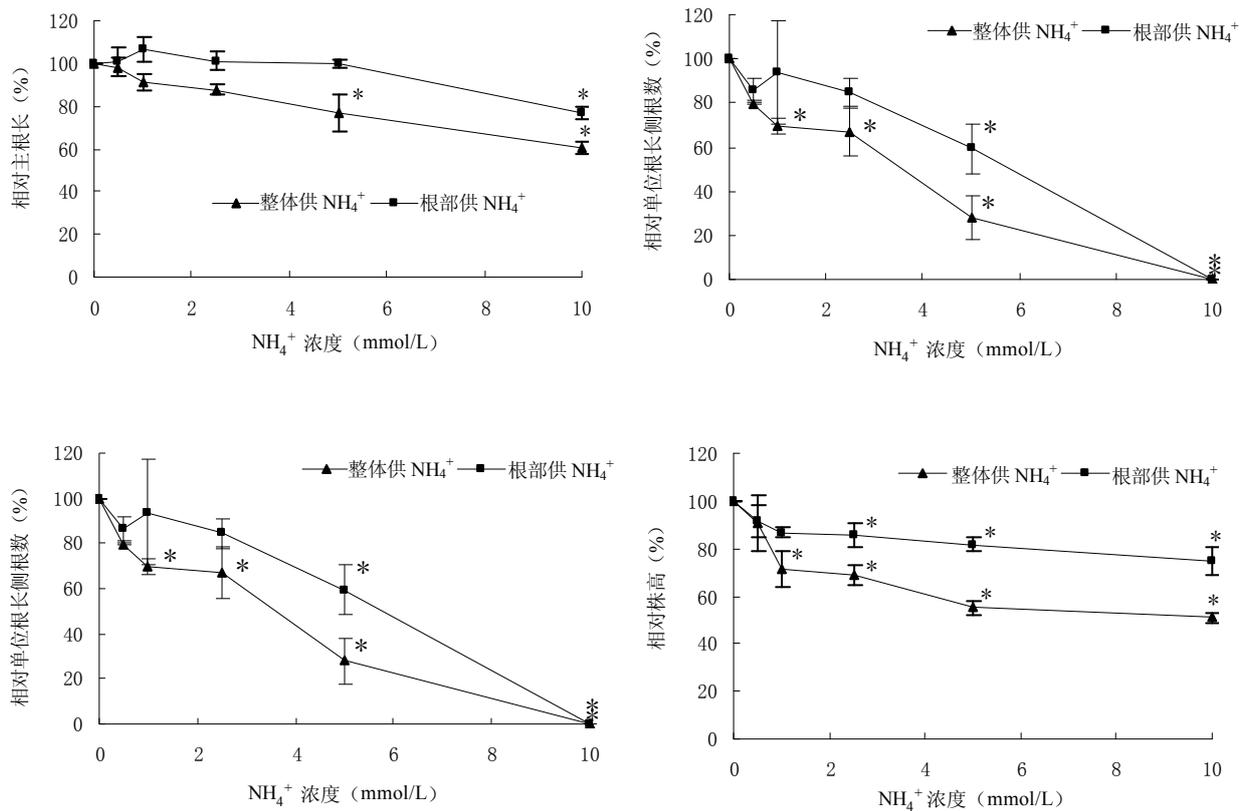
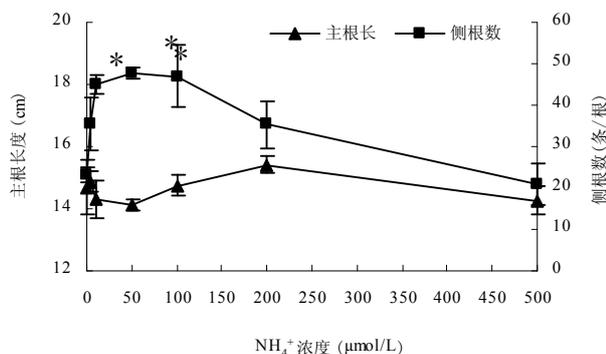
2.3 根部供应低浓度 NH₄⁺ 对番茄侧根的促进作用

前面的结果说明，当根部供应低浓度 NH₄⁺ 时，对番茄生长有一定的促进作用。为了进一步明确 NH₄⁺ 对番茄根系生长的最佳浓度，以主根长和侧根数为指标，研究了番茄根部供应不同浓度低 NH₄⁺ (0、5、10、50、100、200、500 μmol/L) 对根系生长的影响。如图 5 所示，当 NH₄⁺ 浓度在 0~500 μmol/L 范围内变化，对主根长度影响不大，而侧根数则随着 NH₄⁺ 浓度的增加呈现先增加后减少的趋势，根部供 10~100 μmol/L NH₄⁺ 有利于增加番茄侧根数量。综合 NH₄⁺ 对侧根数及主根长的影响，结果表明 10~100 μmol/L NH₄⁺ 供应于根部较有利于番茄生长，其中最佳 NH₄⁺ 浓度为 100 μmol/L。

3 讨论

3.1 高 NH₄⁺ 抑制根系生长和侧根形成

植物根系构型受遗传性与土壤环境因子的共同影响，具有很高的可塑性^[29]。图 2 和图 3 结果表明，当 NH₄⁺ 浓度大于 1 mmol/L，随着 NH₄⁺ 浓度的进一步增加，番茄主根长、侧根数、侧根密度和株高都显著受到抑制。比较整株供 NH₄⁺ 和仅对番茄根部供 NH₄⁺，发现整体供 NH₄⁺ 对植株生长的抑制强度要大于同等浓度的 NH₄⁺ 仅供应于根部 (图 4)，说明 NH₄⁺ 对番茄生长的影响是地上部 NH₄⁺ 和根部 NH₄⁺ 的综合效应。

图 4 整体供 NH_4^+ 和根部供 NH_4^+ 对番茄生长的影响Fig. 4 Effect comparison of whole-plant and root supplied levels of NH_4^+ on tomato growth图 5 根部供应低 NH_4^+ 对根系生长的促进作用Fig. 5 Promoting effects of root-supplied low levels of NH_4^+ on growth of tomato root

事实上, 自然条件下, 很多植物的 NH_4^+ 毒害就是通过大气 NH_4^+ 沉降到植物地上部造成的, 如甜菜^[30]。此外, 地上部供高 NH_4^+ 对拟南芥侧根形成的抑制已被证明与 AUX1 介导的根尖生长素向顶运输有关^[20-21]。

仅对番茄根部供 NH_4^+ , 10 mmol/L NH_4^+ 也显著抑制番茄生长的各项参数如根长、株高和侧根数(图 2)。

关于高 NH_4^+ 抑制植物根系生长的作用机制已有了广泛的研究, 包括高浓度 NH_4^+ 诱导的阳离子如 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 等的吸收失衡, 根尖 NH_4^+ 离子外排产生的无效 NH_4^+ 循环, 以及高 NH_4^+ 抑制植物体内蛋白质糖基化等^[12, 14-17]。采用类似的装置, 根部高 NH_4^+ 抑制根系生长的现象也见于拟南芥, 进一步研究发现拟南芥根系接触高 NH_4^+ 导致根尖细胞伸长受抑而影响主根伸长, 这一过程与 GMPase 参与的根尖伸长区 NH_4^+ 外排有关^[16]。

3.2 根部供应低浓度 NH_4^+ 能促进侧根的生长

尽管番茄作为 NH_4^+ 敏感植物极易发生 NH_4^+ 毒害, 图 5 结果表明, 适量的低浓度 NH_4^+ (10 ~ 100 $\mu\text{mol/L}$) 供应于根部能显著促进其侧根的生长。这与 NH_4^+ 对大麦 (*Hordeum vulgare* cv. Proctor) 和雪松 (*Cedrus atlantica*) 幼苗根系构型的调控作用相一致, 局部使用 NH_4^+ 促进所供应部位根系侧根的形成及生长^[9-10]。同 NH_4^+ 效应类似, 根系生长在局部 NO_3^- 、 P 和 Zn 营养充足的土块, 也有更多的侧根生长^[31]。植物根系构型对外界环境条件的响应, 可以被植物生长调

节物质如生长素、细胞分裂素和乙烯所改变, 暗示着外界营养条件可能通过改变激素合成、运输或敏感性来调控植物根系构型^[1]。有研究表明侧根形成与生长素信号有关, 生长素的运输促进侧根形成^[32-33]。 NO_3^- 一般通过对激素信号、激素运输或激素合成的调控, 进而改变植物的发展过程, 特别是影响根系构型, 如生长素受体 TIR3 和一些生长素载体蛋白的转录水平受氮调控^[34]。 NO_3^- 运输载体 NRT1.1 也被证实是生长素运输载体, 通过调控生长素在侧根尖积累而影响侧根发生, 同时, NRT1.1 的转录水平及生长素运输活性受 NO_3^- 控制^[35]。此外, 局部 NO_3^- 通过促进根尖细胞分裂而促进侧根生长, AXR4 被认为参与了该过程^[36]。在拟南芥中, 磷的有效性对侧根发生的影响也是通过调控植物对生长素响应的敏感性, 并且生长素受体 TIR1 和生长素响应元件 ARF19 参与其中^[37]。最新的研究结果表明, NH_4^+ 和 NO_3^- 协同作用促进拟南芥侧根生长, 在 NH_4^+ 促进侧根分支过程中需要 AMT1;3 发挥功能^[22]。添加 NH_4^+ 对纯 NO_3^- 培养条件下植物的促进效应可以被外源添加细胞分裂素 BAP 所模拟, 因此被认为是与改变了植物体内的激素平衡有关^[27]。而 Lu 等^[38]研究发现番茄木质分泌物中总细胞分裂素含量随着 $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$ 的提高而减少。植物的发展是由无数生长素信号精细控制, 因此越来越多的证据支持养分和生长素协调作用调控根系发展不足为奇^[34]。低浓度 NH_4^+ 促进番茄侧根形成的机制及其与内源激素间的关系值得进一步研究。

参考文献:

- [1] López-Bucio J, Cruz-Ramirez A, Herrera-Estrella L. The role of nutrient availability in regulating root architecture. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2003, 6: 280-287
- [2] 赵学强, 施卫明. 水稻根系生长对不同氮形态响应的动态变化. *土壤*, 2007, 39(5): 766-771
- [3] Desnos T. Root branching responses to phosphate and nitrate. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2008, 11: 82-87
- [4] Zhang H, Forde BG. An Arabidopsis MADS box gene that controls nutrient-induced changes in root architecture. *Science*, 1998, 279: 407-409
- [5] 史正军, 樊小林, Klaus D, Sattemacher B. 根系局部供氮对水稻根系形态的影响及其机理. *中国水稻科学*, 2005, 19(2): 147-152
- [6] Walch-Liu P, Forde BG. Nitrate signalling mediated by the NRT1.1 nitrate transporter antagonises L-glutamate-induced changes in root architecture. *Plant J.*, 2008, 54: 820-828
- [7] Liu JX, Han LL, Chen FJ, Bao J, Zhang FS, Mi GH. Microarray analysis reveals early responsive genes possibly involved in localized nitrate stimulation of lateral root development in maize (*Zea mays* L.). *Plant Science*, 2008, 175: 272-282
- [8] Krouk G, Crawford NM, Coruzzi GM, Tsay YF. Nitrate signaling: Adaptation to fluctuating environments. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2010, 13: 265-272
- [9] Drew M. Comparison of the effects of a localized supply of phosphate, nitrate, ammonium and potassium on the growth of the seminal root system, and the shoot, in barley. *New Phytol.*, 1975, 75: 479-490
- [10] Boukcim H, Pag SL, Mousain D. Local NO_3^- or NH_4^+ supply modifies the root system architecture of *Cedrus atlantica* seedlings grown in a split-root device. *J. Plant Physiol.*, 2006, 163: 1293-1304
- [11] Kronzucker HJ, Britto DT, Davenport RJ, Tester M. Ammonium toxicity and the real cost of transport. *Trends Plant Sci.*, 2001, 6: 335-337
- [12] Britto DT, Kronzucker HJ. NH_4^+ toxicity in higher plants: A critical review. *J. Plant Physiol.*, 2002, 159: 567-584
- [13] 李保海, 施卫明. 拟南芥幼苗对高 NH_4^+ 响应的特征及不同生态型间的差异. *土壤学报*, 2007, 44(3): 508-515
- [14] Li G, Dong G, Li B, Li Q, Kronzucker HJ, Shi WM. Isolation and characterization of a novel ammonium overly sensitive mutant, amos 2, in *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 2012, 235: 239-252, DOI 10.1007/s00425-011-1504-y
- [15] Qin C, Qian WQ, Wang WF, Wu Y, Yu CM, Jiang XH, Wang DW, Wu P. GDP-mannose pyrophosphorylase is a genetic determinant of ammonium sensitivity in *Arabidopsis thaliana*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2008, 105: 18308-18313
- [16] Li Q, Li BH, Kronzucker HJ, Shi WM. 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.*, 2010, 33: 1529-1542
- [17] Kempinski C, Haffar R, Barth C. Toward the mechanism of NH_4^+ sensitivity mediated by *Arabidopsis* GDP-mannose pyrophosphorylase. *Plant Cell Environ.*, 2011, 34: 847-858
- [18] Li BH, Shi WM, Su YH. The differing responses of two *Arabidopsis* ecotypes to ammonium are modulated by the photoperiod regime. *Acta Physiol. Plant*, 2010, 33(2): 325-334
- [19] 李青, 李保海, 施卫明. 高铵胁迫对拟南芥幼苗侧根生长的影响及机制探索. *土壤*, 2011, 43(3): 374-381
- [20] Li BH, Li Q, Su YH, Chen H, Xiong LM, Mi GH, Kronzucker HJ, Shi WM. Shoot-supplied ammonium targets the root auxin influx

- carrier AUX1 and inhibits lateral root emergence in Arabidopsis. *Plant Cell Environ.*, 2011, 34: 933–946
- [21] Li BH, Li Q, Kronzucker HJ, Shi WM. Roles of abscisic acid and auxin in shoot-supplied ammonium inhibition of root system development. *Plant Signal. Behav.*, 2011, 6(10): 1451–1453
- [22] Lima JE, Kojima S, Takahashi H, von Wieren N. Ammonium triggers lateral root branching in Arabidopsis in an ammonium transporter1; 3-dependent manner. *Plant Cell*, 2010, 22: 3621–3633
- [23] Kronzucker HJ, Siddiqi MY, Glass ADM, Kirk GJD. Nitrate-ammonium synergism in rice. A subcellular flux analysis. *Plant Physiol.*, 1999, 119: 1041–1046
- [24] Cox W, Reisenauer H. Growth and ion uptake by wheat supplied nitrogen as nitrate, or ammonium, or both. *Plant Soil*, 1973, 38: 363–380
- [25] Siddiqi MY, Malhotra B, Min X, Glass ADM. Effects of ammonium and inorganic carbon enrichment on growth and yield of a hydroponic tomato crop. *J. Plant Nutr. Soil SC.*, 2002, 165: 191–197
- [26] Balkos K, Britto D, Kronzucker H. Optimization of ammonium acquisition and metabolism by potassium in rice (*Oryza sativa* L. cv. IR-72). *Plant Cell Environ.*, 2010, 33: 23–34
- [27] Smiciklas K, Below F. Role of cytokinin in enhanced productivity of maize supplied with NH_4^+ and NO_3^- . *Plant Soil*, 1992, 142: 307–313
- [28] 高南, 吴香玉, 施卫明. 中蔬四号番茄高效再生体系的建立. *土壤*, 2008, 40(6): 1002–1007
- [29] Malamy J. Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture. *Plant Cell Environ.*, 2005, 28: 67–77
- [30] Krupa S. Effects of atmospheric ammonia (NH_3) on terrestrial vegetation: A review. *Environ. Pollut.*, 2003, 124: 179–221
- [31] Walch-Liu P, Ivanov II, Filleur S, Gan Y, Remans T, Forde BG. Nitrogen regulation of root branching. *Ann. Bot-London*, 2006, 97: 875–881
- [32] Fukaki H, Tasaka M. Hormone interactions during lateral root formation. *Plant Mol. Biol.*, 2009, 69: 437–449
- [33] Casimiro I, Marchant A, Bhalerao RP, Beeckman T, Dhooge S, Swarup R, Graham N, Inzé D, Sandberg G, Casero PJ, Bennett M. Auxin transport promotes Arabidopsis lateral root initiation. *Plant Cell*, 2001, 13: 843–852
- [34] Krouk G, Ruffel S, Gutiérrez RA, Gojon A, Crawford NM, Coruzzi GM, Lacombe B. A framework integrating plant growth with hormones and nutrients. *Trends Plant Sci.*, 2011, 16: 178–182
- [35] Krouk G, Lacombe B, Bielach A, Perrine-Walker F, Malinska K, Mounier E, Hoyerova K, Tillard P, Leon S, Ljung K, Zazimalova E, Benkova E, Nacry P, Gojon A. Nitrate-regulated auxin transport by NRT1.1 defines a mechanism for nutrient sensing in plants. *Dev. Cell*, 2010, 18: 927–937
- [36] Zhang HM, Jennings A, Barlow PW, Forde BG. Dual pathways for regulation of root branching by nitrate. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1999, 96: 6529–6534
- [37] Pérez-Torres CA, López-Bucio J, Cruz-Ramírez A, Ibarra-Laclette E, Dharmasiri S, Estelle M, Herrera-Estrella L. Phosphate availability alters lateral root development in Arabidopsis by modulating auxin sensitivity via a mechanism involving the TIR1 auxin receptor. *Plant Cell*, 2008, 20: 3258–3272
- [38] Lu YL, Xu YC, Shen QR, Dong CX. Effects of different nitrogen forms on the growth and cytokinin content in xylem sap of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) seedlings. *Plant Soil*, 2009, 315: 67–77

Effects of Different Levels of NH_4^+ on Growth of Tomato Roots

ZOU Na^{1,2}, QIANG Xiao-min³, SHI Wei-ming¹

(1 State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture (Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences), Nanjing 210008, China;

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3 College of Resources and Environment, Northwest A&F University, Yangling, Shanxi 712100, China)

Abstract: The development of root system is extremely sensitive to the supplies of various nutrients, the effects of different levels of NH_4^+ supplying on plant growth were studied in *Solanum lycopersicum* by using an agar-based whole-plant or root localized contact culture. The results showed that when the concentration of whole-plant supplied NH_4^+ was higher than 0.5 mmol/L, primary root length, lateral root numbers and plant height were decreased with further increase of the concentrations of NH_4^+ in the agar, and the development of lateral roots was almost completely inhibited by 10 mmol/L NH_4^+ . Compared with the influence of corresponding NH_4^+ supplied only to the roots, the inhibitory effect of NH_4^+ on growth was greater when whole plant exposed to NH_4^+ . Lower concentrations of NH_4^+ (10–100 $\mu\text{mol/L}$) supplied to the roots can significantly increase the lateral root numbers without evident influence on primary root length. Thus, depending on the concentration and distribution, NH_4^+ has either negative or positive effects on the development and growth of *Solanum lycopersicum* especially for the lateral roots.

Key words: Ammonium, *Solanum lycopersicum* L, Root system, Lateral root