

高铵胁迫对拟南芥根系向重性的影响及机制初探^①

邹娜^{1,2}, 李保海¹, 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: 向重性是决定植物根系构型的主要因素之一, 对根系锚定及水分养分吸收具有重要影响。铵显著影响拟南芥根构型, 尽管高铵抑制主根伸长和侧根数, 然而铵对主根生长方向的研究却少有报道。本文以拟南芥为材料, 利用室内培养基模拟试验, 研究了高铵胁迫对根系向重性生长的影响, 发现高铵胁迫不仅抑制植物生长, 还影响主根的生长方向。0~30 h 动态观测结果表明: 10 mmol/L $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 对根系的向重性反应仅表现为延缓效应, 而 30 mmol/L $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 则显著减弱主根的向重性弯曲。降低基本培养基养分浓度后, 铵对主根向重性反应的抑制效应可发生在较低的 NH_4^+ 浓度。外源添加 Ca^{2+} 可部分恢复铵对主根伸长的抑制效应, 却不能缓解铵对主根向重性反应的影响。不同部位分开供铵, 结果显示铵对拟南芥主根向重性的影响主要是根部铵效应。上述结果表明, 铵对主根向重性的影响机制部分独立于其对主根伸长的影响, 也不是由于 Ca^{2+} 缺乏引起的, 而有可能与根部高铵诱导的根尖其他生理活动过程改变有关。

关键词: 高铵; 胁迫; 根; 向重性

中图分类号: Q945.7

植物根系形态及构型在很大程度上决定着植物获取水分养分的能力^[1], 同时植物根系构型又是动态变化的, 具有可塑性, 使根系不断响应环境条件的变化以最大程度地利用土壤资源^[2]。向重性是决定根系空间构型的主要因素之一^[3], 具有不可抗拒性, 但深扎于土壤中的植物根系通常还受各种生物及非生物环境信号的影响, 非生物环境胁迫如水分/湿度梯度、温度、高盐胁迫、机械阻碍等对植物根系向重性和根构型也具有一定的调控作用^[4-10]。

目前, 关于养分对根系向地性的影响也有一些研究。例如, Liao 等^[11]报道在水、低磷协同胁迫条件下, 一些豆科植物主根向地性增强, 基根向地性变弱, 从而形成主根深扎、基根变浅的“伞状”构型, 以利于对土壤中水分和磷的吸收, 是一种理想的根构型。除了养分有效性与向地性的正向关系——即向肥性以外, 养分有效性与向地性负向关系——即避肥性也有报道。Vicente-Agullo 等^[12]认为降低外源 K^+ 水平激活的非向重性反应可能是一种对矿质元素缺乏逃避反应的重要组成部分, 使根系生长偏离局部 K^+ 缺乏土块。

NH_4^+ 作为一种主要氮源, 在植物生长发育过程中不可或缺, 然而过量的铵极易引起植物铵中毒, 呈现根系生长受抑、叶子失绿等症状^[13-14]。大量氮肥特别是铵态氮的投入, 可能造成局部土壤中 NH_4^+ 含量在短时间内大量积累, 有报道认为可以达到 40 mmol/L^[15], 从而导致对植物的毒害。近年来, 对高铵抑制根系生长机制的研究取得了重要进展, 但是, 对决定植物根系构型的另一个重要因素——根的向重性与高铵环境关系的研究却很少。本课题组研究发现拟南芥在高铵培养基上萌发生长, 不仅根系生长显著受到抑制, 其主根生长方向也受到影响。本文在此基础上, 进一步探讨了基本培养基养分浓度、外源添加 Ca^{2+} 处理以及不同部位供铵等条件下高铵胁迫影响根系向重性的生理基础及其与主根伸长的关系, 为深入研究高铵环境对根系向重性影响的内在作用机理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

Columbia-0 生态型拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*)。

基金项目: 国家 973 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

1.2 试验方法

1.2.1 拟南芥种子灭菌与播种 种子先用灭菌剂 [10% 的次氯酸钠(v/v) + 0.1%(w/v)十二烷基硫酸钠(SDS)] 表面消毒 5 min, 然后用灭菌水清洗干净(不少于 5 次), 避光置于 4℃ 低温处理 2 天。用 0.1% 的琼脂糖悬浮并借助移液枪播种于萌发培养基上, 密封后将培养板竖直置于光照培养室中, 让根沿琼脂板表面竖直向下生长。

1.2.2 培养 培养室的培养条件为: 温度 23℃ ± 1℃, 光周期 16/8 h, 光照强度 100 μmol/(m²·s)。正常萌发培养基(T0)同 Li 等^[15], 其成分为: 2 mmol/L KH₂PO₄, 5 mmol/L NaNO₃, 2 mmol/L MgSO₄, 1 mmol/L CaCl₂, 0.1 mmol/L Fe-EDTA, 50 μmol/L H₃BO₃, 12 μmol/L MnSO₄, 1 μmol/L ZnCl₂, 1 μmol/L CuSO₄, 0.2 μmol/L Na₂MoO₄, 0.5g/L MES(2-吗啉已磺酸), 1%(w/v)蔗糖, 0.7%(w/v)琼脂, 用 1 mmol/L NaOH 调至 pH 5.7。培养基在 121℃ 灭菌 20 min。在超净工作台将其倒入培养板中, 待培养基凝固后播种。

1.2.3 铵和向重性处理 将在正常培养基上萌发生长 5 天, 大小基本一致的苗(根长约 1.5 cm)移到含有不同铵浓度竖直放置的培养基上, 在培养板背面标记根尖的位置, 然后将培养板旋转 90° 进行向重性处理(图 1A)。在此后的特定时间点用 CannonG7 相机进行观察拍照, 使用 ImageJ 图像分析软件(<http://rsbweb.nih.gov/ij/download.html>)分析主根伸长量(移至处理板后主根新增的长度)和向重性角度(主根根尖与竖直方向的夹角)。

各种特殊处理培养基: 铵处理培养基, 在正常萌发培养基中添加相应浓度的(NH₄)₂SO₄; 低浓度培养

基, 将现有培养基(T0)各组分浓度降为原来的 1/50; 外源添加 Ca²⁺, 在含有 30 mmol/L (NH₄)₂SO₄ 的培养基上再添加不同浓度的 Ca(NO₃)₂; 不同部位供铵, 采用特殊的培养装置, 仅对拟南芥幼苗根部或地上部位供应特定浓度的 NH₄⁺。

1.3 数据分析

数据的统计分析采用 SPSS13.0, 图表使用 Excel2003 生成。

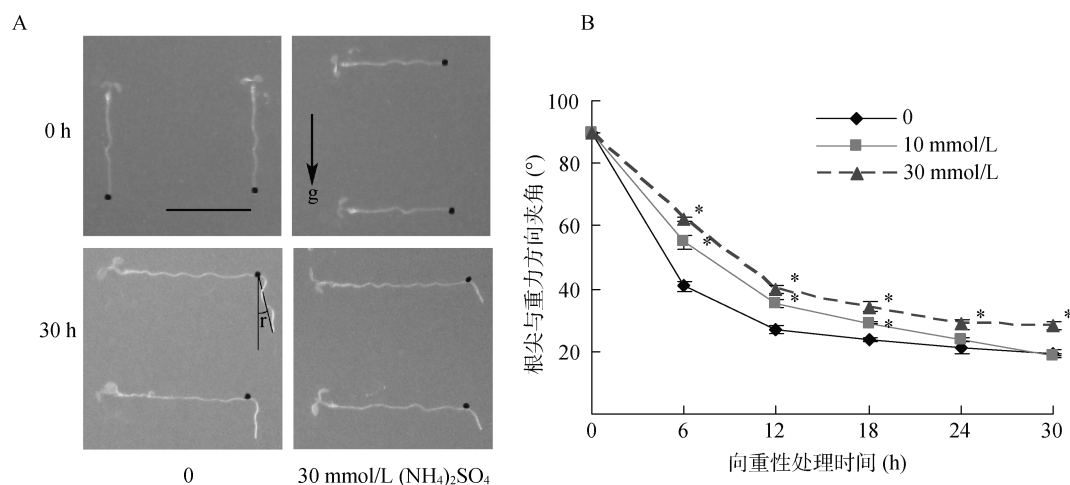
2 结果与分析

2.1 铵对植物根系向重性反应影响特征

为详细了解铵对主根向重性反应的影响, 将已在正常生长培养基上萌发生长 5 天的拟南芥幼苗, 移到含不同浓度 (NH₄)₂SO₄ 的竖直放置培养基上。采用图 1A 的试验设置, 研究不同浓度(0、10 和 30 mmol/L)(NH₄)₂SO₄ 对拟南芥主根向重性弯曲生长的影响。不同时间和不同浓度的动态分析结果表明, 短期内(<18 h)不同浓度铵均显著抑制主根向重性反应, 随着处理时间的延长, 根尖与重力方向的夹角逐渐变小, 经 10 mmol/L (NH₄)₂SO₄ 处理的根, 在 30 h 时达到和对照相同的向重性角度, 而 30 mmol/L (NH₄)₂SO₄ 处理则在不同时间点均显著抑制了主根的向重性反应(图 1B)。10 mmol/L (NH₄)₂SO₄ 仅延缓了主根的向重性反应过程, 而 30 mmol/L (NH₄)₂SO₄ 则显著减弱了主根的向重性反应, 说明铵对主根向重性反应的抑制程度随着供铵浓度的升高而增强。

2.2 低强度培养基环境下铵对根系向重性的影响

图 2 结果表明, 将养分浓度降到原来的 1/50, 在无铵条件下, 主根的向重性反应没有受到明显影



(图中 * 表示差异在 $P < 0.05$ 水平显著, 下同)

图 1 铵对拟南芥主根向重性影响的时间浓度动态

Fig. 1 Time-concentration dynamics of root gravitropism in *Arabidopsis* upon ammonium exposure

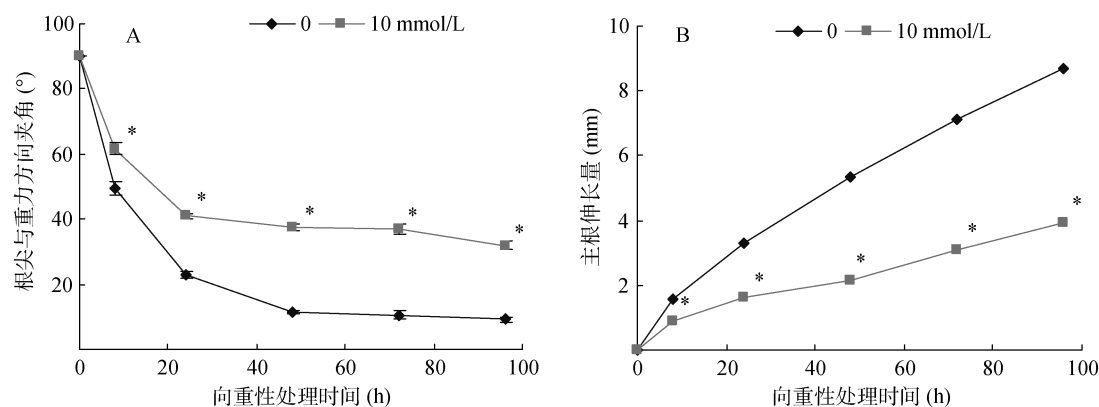


图 2 培养基分强度对铵诱导的拟南芥主根向重力性反应的影响
Fig. 2 Effects of basal medium on ammonium induced root gravitropic response

响,但主根向重力性反应对铵的敏感性明显增强,10 mmol/L $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 就显著抑制了主根的向重力性反应过程。主根伸长和向重力性弯曲的动态结果表明,经 10 mmol/L $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 处理 72 h 的主根伸长量和对照条件下 24 h 时的基本相同(分别为 3.1 cm 和 3.3 cm),但铵处理条件下 72 h 时主根向重力性角度(37°)显著大于对照主根在 24 h(23°)时的角度,表明在本研究的铵浓度范围内,铵对主根向重力性角度的影响可能不是由于铵对主根伸长抑制的次级效应而产生的。

2.3 外源 Ca^{2+} 对铵诱导的根系伸长量和向重力性角度的影响

在含 30 mmol/L $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 培养基上再添加不同浓度的 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 可以显著恢复铵对主根伸长的抑制作用(表 1),添加 10 mmol/L $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 处理 1 天后,使主根伸长量从 2.85 mm 增加到 3.94 mm,增加了 27.66%,添加 20 mmol/L $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 处理 1 天后,增加了 22.76%。但是,添加 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 并不能缓解铵对主根向重力性反应的影响,处理 1 天后,角度都在 25° 左右,处理之间没有显著性差异,说明铵对主根向重力性反应的影响不是由于 Ca^{2+} 缺乏引起的。同时,也

表 1 外源 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 对铵诱导的主根伸长及向重力性角度的影响

Table 1 Effects of $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ on ammonium-affected root elongation and gravitropic angle

处理	主根伸长量(mm)	向重力性角度(°)
30 mmol/L $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	2.85 ± 0.02 b	26.30 ± 0.38 a
30 mmol/L $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ + 10 mmol/L $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	3.94 ± 0.04 a	25.37 ± 4.43 a
30 mmol/L $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ + 20 mmol/L $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	3.69 ± 0.08 a	24.49 ± 1.25 a

注:表中的值为平均值 ± SE, 同列不同小写字母表示处理差异在 $P < 0.05$ 水平显著。

间接证明铵对向重力性的影响机制有别于其对根伸长的影响机制。

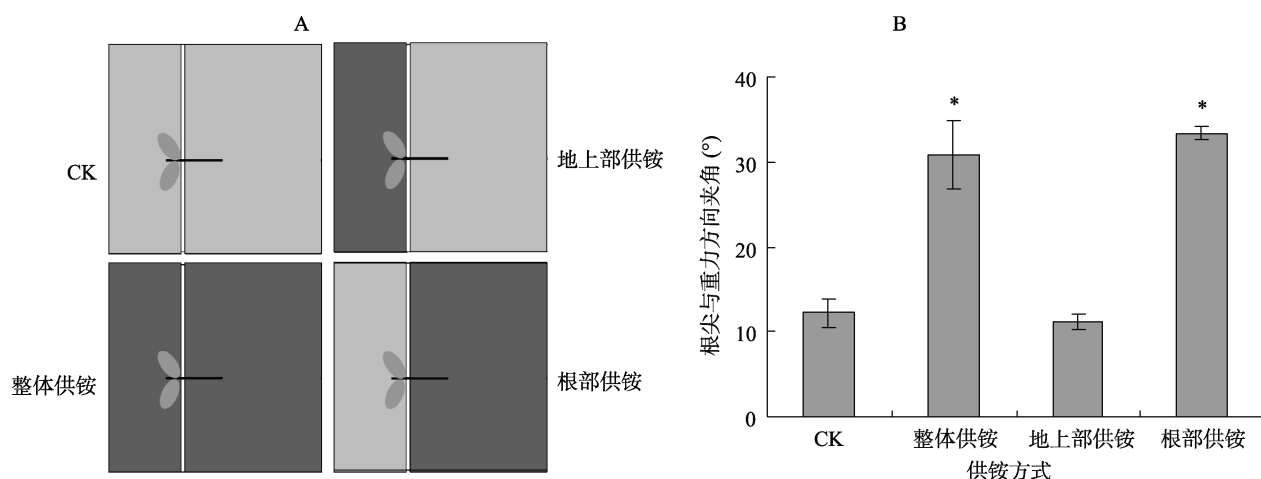
2.4 不同供铵方式对根系向重力性的影响

采用自制的培养装置(图 3A),对拟南芥地上部和根部分开供铵,进一步研究了铵对主根向重力性反应影响的部位特异性。结果显示,与对照相比,地上部供铵对主根的向重力性反应无明显影响,而根部供铵和整体供铵相似,都显著抑制主根的向重力性反应(图 3B)。说明铵对主根向重力性的影响主要来自于根部铵效应。

3 讨论

3.1 高铵抑制拟南芥主根向重力性反应且与培养基养分强度有关

植物根系向重力性反应对养分有效性及分布具有很强的响应能力。例如,在低磷胁迫条件下,一些主要豆科植物如菜豆(*Phaseolus vulgaris*)、大豆(*Glycine max*)和豌豆(*Pisum sativum*)基根向地性变弱^[3,11,16]。通常 Pi 在表层土壤中的有效性最高,因此这种低磷胁迫条件下根系变浅的变化可能是对 Pi 有效吸收的适应机制。Ge 等^[17]和 Liu 等^[18]也证实磷高效吸收基因型豆科植物,基根向地性对低 Pi 胁迫的响应要大于磷低效基因型。在本实验中,当拟南芥在含有 30 mmol/L $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 的培养基上萌发生长,其主根逐渐偏离重力作用方向,说明高铵会诱导主根负向地性反应。进一步研究发现铵对主根向重力性的影响是铵浓度依赖的,主根失重程度即根尖偏离重力方向的角度随着铵浓度的增加而增大。值得注意的是,由于铵处理所用的基本培养基整体养分浓度很高,远远高于自然生态系统土壤养分,而且考虑到铵毒害发生的可能机



(图 B 为低养分培养基不同部位供 10 mmol/L $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 向重性处理 96 h)

图 3 不同部位供铵对拟南芥主根向重性反应的影响

Fig. 3 Effects of root and shoot exposed to NH_4^+ separately on root gravitropism in *Arabidopsis*

制,在 pH 值缓冲的条件下,提高了 K^+ 和 NO_3^- 养分浓度,因此植物在该培养基上进行铵处理,发生 NH_4^+ 毒害效应所需要的 NH_4^+ 浓度域值可能也要高许多^[19-21]。事实上,在 Cao 等^[21]的试验中,在没有 K^+ 存在的条件下,6 mmol/L NH_4Cl 已完全抑制了拟南芥主根的生长过程,萌发的种子几乎没有根系。而在本文试验条件下,即使 $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 浓度高达 30 mmol/L,拟南芥还有明显的根系生长过程,说明该培养基体系在植物应对高铵胁迫过程中具有明显的抗性。鉴于这种考虑,降低正常萌发培养基中养分离子浓度,在该整体养分浓度 1/50 的低养分培养基中进行 NH_4^+ 胁迫条件下的向重性处理实验,发现降低正常培养基体系中的养分强度,根系的生长过程明显变缓,而无铵条件下主根的向重性反应过程没有受到明显影响(图 2),但在低养分培养基中,10 mmol/L $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 已显著抑制拟南芥主根向重性反应。说明高铵对拟南芥主根向重性的影响程度与培养基中养分离子强度相关,植物根系对环境胁迫信号的响应还受其所处复杂环境条件的影响。

3.2 铵对主根向重性的影响部分独立于其对主根伸长的抑制

图 2 根系向重性弯曲动态结果表明,在铵处理条件下,72 h 时主根的伸长量和对照根在 24 h 时无显著差异,而此时其对应的向重性角度显著大于对照根,间接说明铵对主根向重性角度的影响并不是对其主根伸长抑制的次级效应。类似的结果在高盐胁迫对拟南芥主根生长及向重性反应的影响中也有报道^[7]。由此可见,高铵对主根向重性角度的影响,像高盐和低温等不利环境胁迫条件一样,不是对其伸长抑制的次级效应^[7-8],可能有其独立的机制。该结论也被外

源添加 Ca^{2+} 试验所证实,虽然 30 mmol/L $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 对主根伸长的抑制效应可以被不同浓度的 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 显著恢复到一定程度,但对铵诱导的主根向重性角度却没有明显影响(表 1)。 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 可以部分缓解高铵对主根伸长的抑制效应,说明高铵处理可能影响到了 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 参与的主根生命活动过程。但外源添加 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 对铵诱导的主根向重性反应并没有影响,说明铵对主根向重性的影响不是由于 NH_4^+ 诱导的阳离子如 Ca^{2+} 缺失造成的。该结论也与 Bonser 等人^[16]在菜豆上的研究结果相一致, Bonser 等研究发现缺 K^+ 、 Ca^{2+} 或 Mg^{2+} 处理并不影响菜豆根系生长角度。

3.3 铵对拟南芥主根向重性反应的影响主要是根部铵效应

对地上部和根部分开供铵,结果表明无论是正常培养基还是低养分离子强度培养基,铵对主根向重性角度的影响,都主要是根部铵效应,而地上部铵对拟南芥主根向重性几乎没有影响(图 3)。铵对拟南芥主根向重性反应影响的部位差异性,一方面可能是由于根部高铵影响到了根尖的组织结构,如根尖生长素信号最大化和根尖淀粉体含量^[15];另一方面也可能是由于不同部位铵供应影响到了生长素的不同运输过程。研究表明地上部高铵通过抑制生长素输入载体蛋白 AUX1 调控的根尖生长素的向顶运输过程,从而抑制了拟南芥侧根原基的冒出和侧根数量^[22-23]。而根尖生长素的向顶运输不影响主根的向重性反应^[24],这也与地上部高铵对拟南芥主根向重性反应几乎没有影响的结论相一致。一般认为,向顶运输的生长素调控侧根的发育,而由顶向基运输的生长素控制主根向重性弯曲^[25-26]。因此,铵对拟南芥主根向重性的影响可能是由于根部高铵影响到了根尖端组织结构或

根尖生长素由顶向基运输,该推论需要进一步的研究证实。

4 结论

高铵不仅显著抑制拟南芥根系生长,也影响主根的生长方向,诱导主根负向重性反应。铵对主根负向重性的诱导效应随着铵浓度的升高而增加,并且与基本培养基中整体养分离强度有关。外源添加 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 能够部分恢复铵对主根伸长的抑制效应,却不能缓解铵主根向重性角度的影响,铵对主根向重性的影响主要是根部铵效应。

参考文献:

- [1] Lynch J. Root architecture and plant productivity[J]. *Plant Physiol.*, 1995, 109: 7–13
- [2] Zhu J, Ingram PA, Benfey PN, Elich T. From lab to field, new approaches to phenotyping root system architecture[J]. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2011, 14: 310–317
- [3] Forde B, Lorenzo H. The nutritional control of root development[J]. *Plant Soil*, 2001, 232: 51–68
- [4] Braam J. In touch: plant responses to mechanical stimuli[J]. *New Phytol.*, 2005, 165: 373–389
- [5] Eapen D, Barroso ML, Ponce G, Campos ME, Cassab GI. Hydrotropism: root growth responses to water[J]. *Trends Plant Sci.*, 2005, 10: 44–50
- [6] Fasano JM, Massa GD, Gilroy S. Ionic signaling in plant responses to gravity and touch[J]. *J. Plant Growth Regul.*, 2002, 21: 71–88
- [7] Sun F, Zhang W, Hu H, Li B, Wang Y, Zhao Y, Li K, Liu M, Li X. Salt modulates gravity signaling pathway to regulate growth direction of primary roots in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiol.*, 2008, 146: 178–188
- [8] Shibasaki K, Uemura M, Tsurumi S, Rahman A. Auxin response in *Arabidopsis* under cold stress: Underlying molecular mechanisms[J]. *Plant Cell*, 2009, 21: 3 823–3 838
- [9] López-Bucio J, Cruz-Ramírez A, Herrera-Estrella L. The role of nutrient availability in regulating root architecture[J]. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2003, 6: 280–287
- [10] Malamy J. Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture[J]. *Plant Cell Environ.*, 2005, 28: 67–77
- [11] Liao H, Rubio G, Yan X, Cao A, Brown KM, Lynch JP. Effect of phosphorus availability on basal root shallowness in common bean[J]. *Plant Soil*, 2001, 232: 69–79
- [12] Vicente-Agullo F, Rigas S, Desbrosses G, Dolan L, Hatzopoulos P, Grabov A. Potassium carrier TRH1 is required for auxin transport in *Arabidopsis* roots[J]. *Plant J.*, 2004, 40: 523–535
- [13] Britto DT, Kronzucker HJ. NH_4^+ toxicity in higher plants: a critical review[J]. *J. Plant Physiol.*, 2002, 159: 567–584
- [14] Li G, Dong G, Li B, Li Q, Kronzucker HJ, Shi W. Isolation and characterization of a novel ammonium overly sensitive mutant, *amos2*, in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Planta*, 2012, 235: 239–252
- [15] Li Q, Li B, Kronzucker HJ, Shi W. Root growth inhibition by NH_4^+ in *Arabidopsis* is mediated by the root tip and is linked to NH_4^+ efflux and GMPase activity[J]. *Plant Cell Environ.*, 2010, 33: 1 529–1 542
- [16] Bonser AM, Lynch J, Snapp S. Effect of phosphorus deficiency on growth angle of basal roots in *Phaseolus vulgaris*[J]. *New Phytol.*, 1996, 132: 281–288
- [17] Ge Z, Rubio G, Lynch JP. The importance of root gravitropism for inter-root competition and phosphorus acquisition efficiency: results from a geometric simulation model[J]. *Plant Soil*, 2000, 218: 159–171
- [18] Liu L, Liao H, Wang X, Yan X. Adaptive changes and genotypic variation for root architecture of common bean in response to phosphorus deficiency[J]. *Acta Bot. Sin.*, 2008, 41: 1 089–1 099
- [19] ten Hoopen F, Cuin TA, Pédas P, Hegelund JN, Shabala S, Schjoerring JK, Jahn TP. Competition between uptake of ammonium and potassium in barley and *Arabidopsis* roots: molecular mechanisms and physiological consequences[J]. *J. Exp. Bot.*, 2010, 61: 2 303–2 315
- [20] 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[J]. *土壤学报*, 2007, 44(3): 508–515
- [21] Cao Y, Glass ADM, Crawford NM. Ammonium inhibition of *Arabidopsis* root growth can be reversed by potassium and by auxin resistance mutations *aux1*, *axr1*, and *axr2*[J]. *Plant Physiol.*, 1993, 102: 983–989
- [22] Li B, Li Q, Su Y, Chen H, Xiong L, Mi G, Kronzucker HJ, Shi W. Shoot-supplied ammonium targets the root auxin influx carrier AUX1 and inhibits lateral root emergence in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell Environ.*, 2011, 34: 933–946
- [23] Li B, Li Q, Kronzucker HJ, Shi W. Roles of abscisic acid and auxin in shoot-supplied ammonium inhibition of root system development[J]. *Plant Signal. Behav.*, 2011, 6: 1 451–1 453
- [24] Lewis DR, Miller ND, Splitt BL, Wu G, Spalding EP. Separating the roles of acropetal and basipetal auxin transport on gravitropism with mutations in two *Arabidopsis* multidrug resistance-like ABC transporter genes[J]. *Plant Cell*, 2007, 19: 1 838–1 850
- [25] Lucas M, Godin C, Jay-Allemand C, Laplace L. Auxin fluxes in the root apex co-regulate gravitropism and lateral root initiation[J]. *J. Exp. Bot.*, 2008, 59: 55–66
- [26] Petrášek J, Friml J. Auxin transport routes in plant development[J]. *Development*, 2009, 136: 2 675–2 688

Effect and Mechanism of High Ammonium on Root Gravitropic Response in *Arabidopsis*

ZOU Na^{1,2}, LI Bao-hai¹, QIANG Xiao-min³, SHI Wei-ming^{1*}

(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, Shaanxi 712100, China*)

Abstract: Gravitropism is an important factor in determining root architecture and directs roots to grow downward in soil and thus may have a great affect on the uptake of water and mineral ions required for plant growth and development. Ammonium profoundly affects root architecture of *Arabidopsis thaliana*. Despite the inhibitory effects of high ammonium on root length and the number of lateral roots, however, very little is known concerning the influence of ammonium on root growth direction. Experiments were performed with *Arabidopsis thaliana* using indoor agar media for a simulation to study the effects of high ammonium on root growth direction. It was found that NH_4^+ stress not only inhibited plant growth, but also affected root growth direction. Kinetics results for a 30-h assay window showed that 10 mmol/L $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ delayed root gravitropism, while 30 mmol/L $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ significantly reduced root gravitropic curvature. Reduction the nutrients in basic medium, root agravitropic response induced by NH_4^+ occurred at a lower concentration. Adding $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ partially restored the inhibition of NH_4^+ on root elongation, but had no effects on NH_4^+ induced root gravitropic angle. When NH_4^+ was supplied separately to different parts of the plants, the effect of NH_4^+ on root gravitropism was mainly from the root-supplied NH_4^+ . These results preliminarily indicate that the influence of ammonium on root growth direction is partially independent of its effect on root elongation and is not due to the deficiency of cations such as Ca^{2+} , but may be related with the alteration of root physiological processes when root exposed to high NH_4^+ .

Key words: High ammonium, Stress, Root, Gravitropism