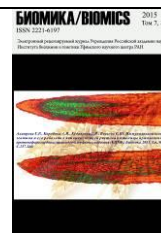




# БИОМИКА/BIOMICS

<http://biomics.ru>



## РЕАКЦИЯ РАСТЕНИЙ САЛАТА НА ПЛОТНОСТЬ ПОСАДКИ И ОБРАБОТКУ ИНГИБИТОРОМ ТРАНСПОРТА АУКСИНОВ

Высоцкая Л.Б., Архипова Т.Н., Трекозова А.В., Кудоярова Г.Р.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Уфимский институт биологии РАН,  
Уфа, проспект Октября, 69, тел/факс: +7(347) 235-53-62, e-mail: [vysockaya@anrb.ru](mailto:vysockaya@anrb.ru)

### Резюме

Изучено влияние плотности посадки растений салата на содержание ауксинов в побегах и корнях. Показано, что ауксины довольно равномерно распределялись между побегом и корнем одиночных растений, а увеличение количества растений в сосуде до трех снижало долю ауксинов, содержащихся в корнях, что сопровождалось подавлением их роста. Обработка растений ингибитором транспорта ауксинов вызывала сходную ростовую реакцию: торможение роста корней и увеличение соотношения массы побега и корня, что указывает на важную роль распределения ауксинов между побегом и корнем в регуляции ростовой реакции на присутствие конкурентов.

**Ключевые слова:** салат, конкуренция, рост, ауксины, нафтилфаламовая кислота

### Введение

Изменение соотношения массы побегов и корней является одной из важных ростовых реакций растений, лежащих в основе их приспособления к изменению условий обитания [Roorter et al., 2012]. Присутствие других растений - важный биотический фактор, от которого зависит их рост и развитие. Сигнальные системы растений обеспечивают детекцию потенциальных конкурентов еще до возникновения дефицита ресурсов в результате затенения или истощения почвы [Pierik et al., 2013]. Ранее нами было показано участие гормонов абсцизовой кислоты [Vysotskaya et al., 2011] и цитокининов (Архипова и др., 2015) в реакции растений на присутствие соседних растений. Моделирование затенения путем изменений спектрального состава света выявило ингибирование транспорта ауксинов из листьев при восприятии фитохромом снижения соотношения красного и дальнего красного света (характерная особенность изменений спектра света в условиях затенения [Prosko et al., 2014]). В результате визуальной оценки активности глюкуронидазы в клетках корней трансгенных растений арабидопсиса, трансформированных с помощью чувствительной к ауксинам репортерной конструкции *DR5:GUS*, было обнаружено снижение уровня этих гормонов в клетках боковых корней под влиянием имитации затенения [Salisbury et al., 2007]. Однако влияние непосредственно присутствия растений конкурентов на

содержание и распределение ауксинов между побегом и корнем до сих пор не было исследовано. В данной работе было изучено влияние плотности посадки на содержание ауксина индолилуксусной кислоты (ИУК) в побегах и корнях растений салата и проведено сопоставление гормональной реакции на присутствие конкурентов с изменением массы побегов и корней растений и их соотношения. Для того чтобы проверить гипотезу о роли транспорта ИУК в ростовой реакции растений на присутствие конкурентов, растения были обработаны ингибитором полярного транспорта ауксинов нафтилфаламовой кислотой и проведена оценка влияния этого воздействия на массу побегов и корней растений.

### Материалы и методы

Растения салата *Lactuca sativa* L. выращивали в общем контейнере в почве в течение недели при 14-часовом световом периоде и освещенности 240  $\mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ . Затем их пересаживали в горшки с песком (объем 200 мл) по одному или 3 растения и помещали в климатическую камеру. Условия в климатической камере: освещенность 240  $\mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ , относительная влажность воздуха 65-70%, температура воздуха 25°C. Песок в горшках перед посадкой растений насыщали одинаковым объемом 100%-ного питательного раствора Хогланда-Арнона. Влажность поддерживали, на уровне 60-80% от полной влагоемкости, поливая растения 2 раза в

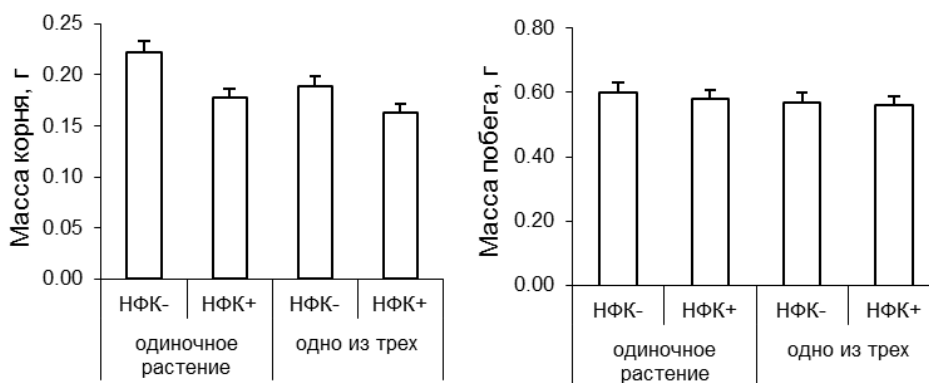
день. Утром растения поливали 100%-ным раствором Хогланда-Арнона в количестве, равном минимальному уровню эвапотранспирации за период времени между поливами. Растения, уровень транспирации которых превышал минимальный, дополнительно поливали дистиллированной водой. Таким образом, растения всех вариантов получали равное количество ионов и воды.

Через 1 и 2 дня после пересадки листья растений обильно опрыскивали 100 мкМ нафтилфталамовой кислотой (НФК), которую предварительно растворяли в небольшом объеме диметилсульфоксида (ДМСО) (конечная концентрация 0.06%) для облегчения проникновения НФК в листья. Контрольные растения (НФК-) опрыскивали только раствором ДМСО. Массу побегов и корней растений определяли через 5 дней после начала воздействия НФК. Определение содержания ИУК в тканях растений проводили с

помощью иммуноферментного анализа [Vysotskaya et al., 2003]. Экстракцию ИУК проводили по модифицированной схеме с уменьшением объема [Veselov et al., 1992]. На графиках и рисунках представлены средние значения и ошибка средней (n=20 при определении массы растений и n=6 при определении содержания гормонов).

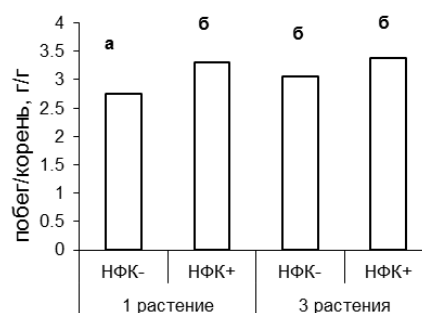
### Результаты и обсуждение

Через шесть суток после пересадки растений по одному и по три в один вегетационный сосуд масса корней каждого из трех растений, росших в одном сосуде была на 15% ниже, чем у одиночных растений (различия достоверны при  $p \leq 0.05$ ), в то время как различия по массе побега между одиночными и сгруппированными по три в одном горшке растениями были недостоверны (рис. 1).



**Рис. 1.** Масса корней и побегов растений салата, которые росли в течение 6 дней по одному или по три в вегетационном сосуде, половина из которых в каждом варианте была обработана (опрыскана) 100 мкМ нафтилфталамовой кислотой (НФК+) через 1 и 2 суток после пересадки растений по одному и по три в один горшок; n=20

В результате соотношение массы побега и корней под влиянием конкуренции возрастало с 2.7 до 3 (рис. 2). По данным литературы, относительное увеличение массы побега по сравнению с корнями является характерной реакцией у конкурирующих за свет растений [Pierik et al., 2013]. Также показано, что на фоне дефицита ионов в корнеобитаемой зоне доминировала конкуренция между подземными органами, и была выявлена противоположная реакция – возрастание относительной массы корней с увеличением плотности посадки растений [Berendse and Moller, 2009]. Таким образом, отсутствие этой реакции у растений салата в наших опытах через шесть дней после пересадки по три растения в горшок свидетельствует о том, что растения, которые являлись потенциальными конкурентами за почвенные ресурсы, все еще не испытывали дефицита элементов минерального питания.



**Рис. 2.** Соотношение масс побега и корня растений салата, которые росли в течение 6 дней по одному или по три в вегетационном сосуде, половина из которых в каждом варианте была обработана (опрыскана) 100 мкМ НФК через 1 и 2 суток после пересадки растений по одному и по три в один

горшок;  $n=20$ , разными буквами обозначены достоверно различающиеся значения,  $t$ -тест

В отсутствие конкуренции (у одиночных растений – растущих по одному в горшке) доля

ауксинов в корнях растений салата составляла примерно половину от их общего содержания в растении (рис. 3).

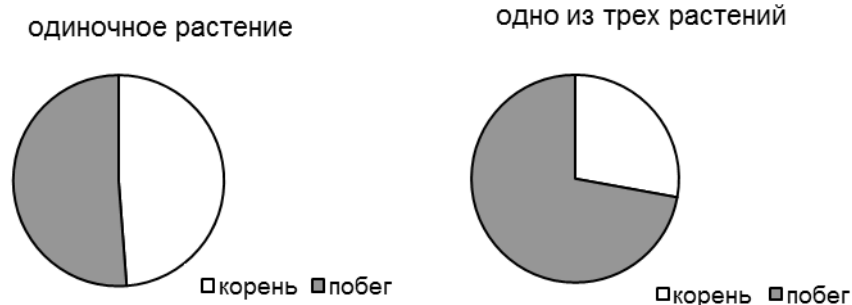


Рис. 3. Распределение ауксинов между побегом и корнем у растений салата через сутки после пересадки растений по одному и по три в один горшок.

Присутствие соседних растений приводило к двукратному снижению доли ауксинов, приходящейся на корни растений, соответственно чуть более четверти всех ауксинов целого растения. Снижение доли ауксинов в корнях растений может свидетельствовать в пользу ингибирования притока этих гормонов из побега. Поскольку хорошо известно, что рост корней зависит от притока ауксинов из побега [Kudoyarova et al., 2015 и ссылки в этом обзоре], торможение роста корней под влиянием конкуренции, зарегистрированное в наших опытах, можно объяснить ингибированием транспорта ауксинов из побега в корни. Для того чтобы проверить, как отразится на растениях салата ингибирование транспорта ауксинов, мы обработали растения нафтилфталамовой кислотой. Из рисунка 1 и 2 видно, что это воздействие вызывало торможение роста корней, не влияло на массу побега и увеличивало соотношение масс побега и корня так же, как и присутствие конкурентов. Таким образом, сходство в ростовой реакции при воздействии ингибитора транспорта ауксинов и конкуренции подтверждает наше предположение о том, что ростовая реакция была обусловлена нарушением оттока ауксинов из побега в корень.

Ранее было показано, что моделирование затенения с помощью изменений спектральных характеристик света (увеличение доли дальнего красного света) вызывает ингибирование полярного транспорта ауксинов и уменьшение экспрессии чувствительных к ауксинам репортерных GUS генов [Salisbury et al., 2007]. С этими изменениями стали связывать подавление роста корней под влиянием затенения. Результаты наших экспериментов

подтверждают, что и при конкуренции происходит изменение распределения ауксинов между побегом и корнем, которое может быть обусловлено ингибированием полярного транспорта этих гормонов.

Исследования выполнены при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 14-04-00775.

#### Цитированная литература

1. Arkhipova T.N., Vysotskaya L.B., Martinenko E.V., Ivanov I.I., Kudoyarova G.R. Participation of cytokinins in plant response to competitors // Russ J. Plant Physiol. 2015. V. 62. P. 560-570.
2. Berendse F., Moller F. Effects of competition on root–shoot allocation in *Plantago lanceolata* L. adaptive plasticity or ontogenetic drift? // Plant Ecol. 2009. V. 201. P. 567–573.
3. Kudoyarova G.R., Dodd I.C., Veselov D.S., Rothwell S.A., Veselov S.Y. Common and specific responses to availability of mineral nutrients and water // J. Exp. Bot. 2015. V. 66. P. 2133-2144.
4. Pierik R., Mommer L., Voisenek L. A.C.J. Molecular mechanisms of plant competition: neighbor detection and response strategies // Func. Ecol. 2013. V. 27. P. 841–853.
5. Poorter H., Niklas K.J., Reich P.B., Oleksyn J., Poot P. Momme L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental

- control // *New Phytologist*. 2012. V. 193. P. 30–50.
6. Procko C., Crenshaw C.M., Ljung K., Noel J.P., Chory J. Cotyledon-generated auxin is required for shade-induced hypocotyl growth in *Brassica rapa* // *Plant Physiol*. 2014. V. 165. P. 1285–1301.
  7. Salisbury F.J., Hall A., Grierson C.S., Halliday K.J. Phytochrome coordinates Arabidopsis shoot and root development // *Plant J*. 2007. V. 50. P. 429–438.
  8. Veselov S.U., Kudoyarova G.R., Egutkin N.L., Gyuli-Zade V.G., Mustafina A.R., Kof E.K. Modified solvent partitioning scheme providing increased specificity and rapidity of immunoassay for indole 3-acetic acid // *Physiol. Plant*. 1992. V. 86. P. 93–96.
  9. Vysotskaya L.B., Arkhipova T.N., Timergalina L.N., Kudoyarova G.R. Effect of partial root excision on shoot water relations, IAA content and leaf extension in wheat seedlings // *J. Plant Physiol.* - 2003. – V. 160. - P. 1011-1015.
  10. Vysotskaya L., Wilkinson S., Davies W.J., Arkhipova T., Kudoyarova G. The effect of competition from neighbours on stomatal conductance in lettuce and tomato plants // *Plant Cell Environ*. 2011. V. 34. P. 729–737

### REACTION OF LETTUCE PLANTS TO PLANTING DENSITY AND TREATMENT BY INHIBITOR OF AUXIN TRANSPORT

Vysotskaya L.B., Arkhipova T.N., Trekozova A.V., Kudoyarova G.R.

Ufa Institute of Biology, Russian Academy of Sciences, pr. Oktyabrya 69, 450054 Ufa, Russian Federation, phone/FAX: +7(347) 235-53-62; [vysotskaya@anrb.ru](mailto:vysotskaya@anrb.ru)

#### Resume

We studied the effect of density of planting of lettuce plants on the content of auxins in shoots and roots. Auxins have been shown to be almost evenly distributed between roots and shoots of single plants, while the increase in the number of plants per pot decreased percentage of roots auxins accompanied by inhibition of their growth. Treatment of the plants with an inhibitor of polar auxin transport led to similar response: inhibition of root growth and an increase in the shoot-to-root mass ratio indicating importance auxin distribution between shoots and roots for the regulation of growth response to the presence of competitors.

**Keywords** :lettuce, competition, growth, auxins, N-(1-Naphthyl)phthalamic acid