



БИОМИКА/BIOMICS

<http://biomics.ru>



ЗАВИСИМОСТЬ РОСТИНГИБИРУЮЩЕГО ДЕЙСТВИЯ ПОВЫШЕННОЙ ПЛОТНОСТИ ПОСАДКИ РАСТЕНИЙ САЛАТА ОТ ИХ СПОСОБНОСТИ СИНТЕЗИРОВАТЬ АБК

Высоцкая Л.Б., Феоктистова А.В., Архипова Т.Н., 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: vysotskaya@anrb.ru

Резюме

Изучено влияние снижения синтеза АБК на показатели роста и гормональный баланс растений салата при повышении плотности их посадки (одно и три растения (конкурирующие или сгруппированные) в вегетационном сосуде). В качестве ингибитора синтеза АБК применяли гербицид флуридон, который в относительно высоких концентрациях (0.1 мг/л) приводит к резкому снижению не только эндогенной АБК, но и фотосинтетических пигментов, подавляя рост растений. Предварительные эксперименты с одиночными растениями показали, что присутствие флуридона в почвенном растворе (по меньшей мере, в течение недели) в очень низких концентрациях (0.001 мг/л), характерных для регуляторов роста, существенно не влияло на содержание пигментов, не уменьшало скорость роста побегов и корней, и мягко и физиологично снижало концентрацию АБК в растениях салата. Опыты с концентрацией флуридона 0.001 мг/л показали, что отсутствие накопления АБК у сгруппированных растений предотвращало характерное для конкурирующих растений ингибирование их роста. Это подтверждает важную роль накопления АБК в ростингибирующем действии на растения повышенной плотности посадки. Кроме того при конкуренции флуридон, как и в случае с АБК, препятствовал перераспределению ИУК в побеги конкурирующих растений, что, видимо, привело к наблюдаемому нами нивелированию характерного для затенения повышения соотношения площади листьев к их массе. Применение флуридона не оказало существенного влияния на концентрацию цитокининов в побеге, уровень которых снижался под влиянием повышения плотности посадки так же, как и у необработанных флуридоном растений. В работе обсуждаются механизмы перераспределения АБК и ИУК между органами растений. Накопление АБК в побегах конкурирующих растений и отсутствие такового при обработке флуридоном свидетельствует в пользу активации синтеза гормона в побеге конкурирующих растений, а отсутствие перераспределения ауксинов в пользу побега связано с отсутствием накопления в побегах АБК.

Ключевые слова: салат, конкуренция, рост, АБК, флуридон

Введение

Хорошо известно, что присутствие соседей снижает скорость роста растений [Pierik et al., 2007; Vysotskaya et al., 2011; Высоцкая и др. 2015], что, казалось бы, легче всего объяснить уменьшением доступности ресурсов в результате конкуренции. Однако введение в ризосферу растений салата бактерий, способных продуцировать цитокинины, снижало ростингибирующее действие повышенной плотности посадки [Архипова и др., 2015]. Поскольку увеличение количества растений в сосуде уменьшало не только скорость роста, но и содержание цитокининов, снижение

ростингибирующего эффекта конкуренции в результате бактериальной обработки можно было объяснить поддержанием должного уровня цитокининов в растениях. Эти результаты указывали на участие цитокининов в регуляции ростового ответа на увеличение плотности посадки. Однако влияние цитокининов проявлялось только на фоне длительного воздействия конкурентных отношений [Архипова и др., 2015]. Вместе с тем, были обнаружены быстрые реакции на присутствие соседей. Так уже через сутки после пересадки растений скорость транспирации была ниже у сгруппированных (растущих по несколько) в одном

горшке по сравнению с одиночно растущими растениями [Vysotskaya et al., 2011]. Это было обусловлено закрытием устьиц. Было также показано, что такая быстрая устьичная реакция отсутствовала у дефицитных по АБК мутантных растений томатов. Поскольку способность АБК закрывать устьица хорошо известна [Davies et al., 2005], эти результаты указывали на возможную роль АБК в быстрой реакции растений на присутствие соседей. Уменьшение транспирации в результате присутствия соседей сопровождалось повышением содержания АБК в растениях салата [Высоцкая и др., 2015], а подавление с помощью ингибитора синтеза АБК флуридона способности растений к повышенной продукции этого гормона предотвращало закрытие устьиц под влиянием присутствия соседних растений конкурентов [Vysotskaya et al., 2016 in press]. Однако в этих экспериментах не было изучено влияние флуридона на концентрацию гормонов в растениях. Кроме того, быстрое закрытие устьиц удалось предотвратить лишь под влиянием высокой концентрации флуридона, которая в конечном итоге снижала скорость роста растений. Поэтому в этих экспериментах не удалось оценить роль непосредственно АБК в регуляции роста конкурирующих растений. В данной работе была подобрана концентрация флуридона, которая не оказывала ростингибирующего действия на растения салата, и изучено ее влияние на содержание гормонов и ростовые показатели растений в зависимости от плотности их посадки. Постановка задачи изучения влияния флуридона на концентрацию не только АБК, но и других эндогенных гормонов продиктована данными о способности АБК влиять на концентрацию других гормонов [Шарипова и др., 2012].

Материалы и методы

Растения салата *Lactuca sativa* L. выращивали в климатической камере в контейнере в почве в течение недели. Затем их пересаживали в горшки с песком (объем 200 мл) по одному или по 3 растения. Условия в климатической камере: освещенность 240 $\mu\text{моль}/\text{м}^2/\text{с}$ 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 песка 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 питательных элементов и воды.

Через 1 и 2 дня после пересадки в горшки по одному и по 3 растения при поливе в почвенный раствор вводили флуридон до конечной концентрации 0.001, 0.01 и 0.1 мг/л. Массу побегов и корней растений определяли через 5 дней после начала воздействия флуридона. Определение содержания АБК, цитокининов и ИУК в тканях растений проводили с помощью иммуноферментного анализа [Vysotskaya et al., 2003] через сутки после добавления в почвенный раствор флуридона. Экстракцию ИУК и АБК 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 $n=9$ при определении содержания гормонов). рН почвенного раствора измеряли при помощи рН-метра (Эксперт – 001, Россия).

Результаты и обсуждение

Подбор концентрации флуридона

На первом этапе данной работы было изучено влияния разных концентраций флуридона на содержание АБК в растениях и их ростовые показатели. Как видно из рис. 1А, введение в почвенный раствор флуридона в концентрации 0.001 мг/л снижало содержание АБК на 20 % в побегах и более чем в 2 раза в корнях растений салата по сравнению с контролем.

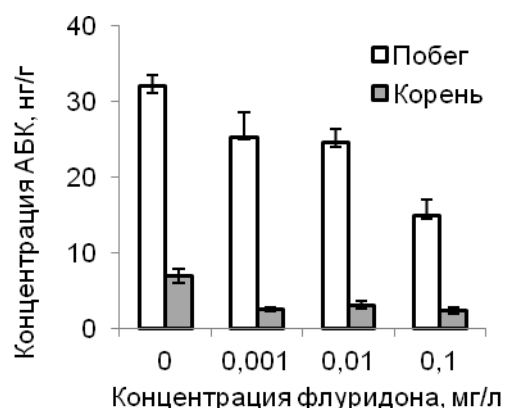


Рис. 1. Концентрация АБК в сырой массе побегов и корней растений салата через сутки после внесения в горшки флуридона до указанной на оси X конечной концентрации в почвенном растворе, $n=9$

Повышение концентрации флуридона усиливало его влияние на содержание АБК в побеге, которое было уже в 2 раза ниже, чем в контроле на фоне его максимальной концентрации (0.1 мг/л).

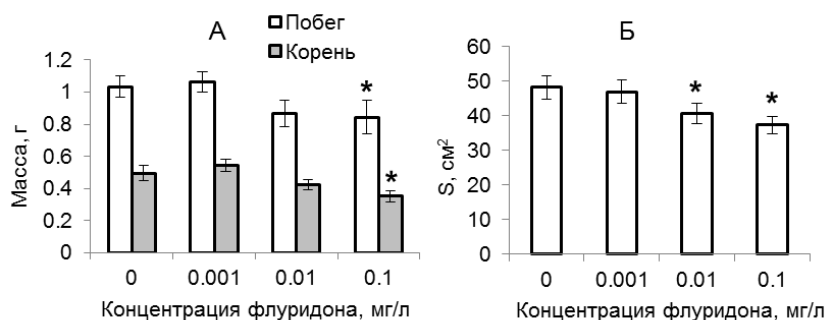


Рис. 2. Масса побегов и корней и прирост площади листьев растений салата через 5 суток после добавления в почву флуридона до указанной на оси X конечной концентрации в почвенном растворе, (n=20, звездочкой обозначены достоверно отличающиеся значения от значений при нулевой концентрации флуридона при $p < 0.05$, t-критерий).

Более высокие концентрации флуридона в почве (0.01 и 0.1 мг/л) подавляли накопление массы побега, которая была на 14-19% ниже, чем в контроле (рис. 2А) через 5 дней после введения ингибитора. Прирост площади листьев за 5 дней также был ниже на 15 и 23%, чем в контроле на фоне промежуточной и максимальной концентрации ингибитора (рис. 2Б). Влияние флуридона на рост корней было наиболее заметным на фоне его максимальной концентрации, при которой их масса была на 30 % ниже, чем в контроле (рис. 2А). Снижение концентрации хлорофилла под влиянием флуридона проявлялось только на фоне его максимальной концентрации, при которой содержание хлорофилла а и в было примерно на 20 и 30% ниже, чем в контроле, соответственно (рис. 3).

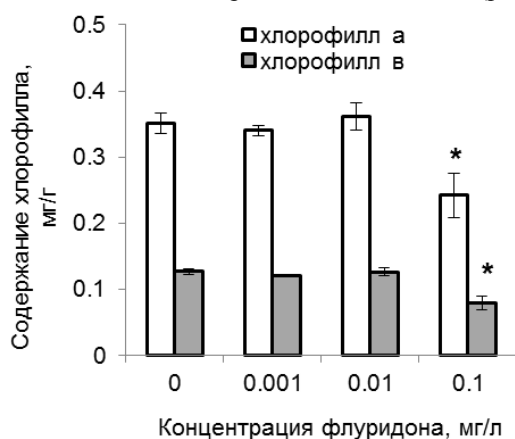


Рис. 3. Содержание хлорофилла в листьях растений салата через 5 суток после добавления в почву флуридона до указанной на оси X конечной концентрации в почвенном растворе, (n=12, звездочкой обозначены достоверно отличающиеся значения от значений контроля (показатели при нулевой концентрации флуридона); при $p < 0.05$, t-критерий).

На основе этих результатов для дальнейшей работы была выбрана минимальная из испытанных концентрация флуридона (0.001 мг/л).

Влияние плотности посадки и обработки растений флуридоном на содержание гормонов и показатели роста растений

Масса побега растений, которые росли по одному в контейнере (одиночные растения), была на 10%, а корней – на 20% больше, по сравнению с растениями, которые выращивали по три на контейнер (рис. 4).

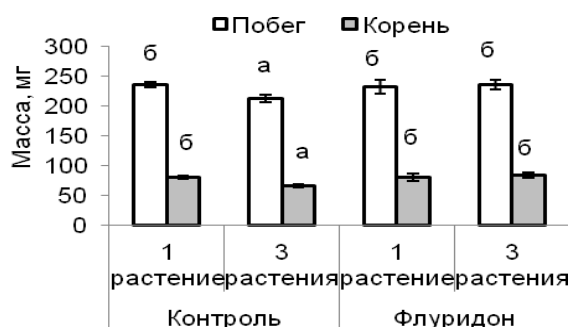


Рис. 4. Масса побегов и корней растений салата, которые росли в течение 6 дней по одному и по три в горшке, половина из которых в каждом варианте была обработана флуридоном (внесение флуридона в почвенный раствор до концентрации 0.001 мг/л) через 1 и 2 суток после пересадки растений по одному и по три в один горшок (n=20, разными буквами обозначены достоверно различающиеся значения для побега и корня соответственно; $p < 0.05$, t-тест)

Обработка флуридоном сглаживала различия по массе между одиночными и сгруппированными по три в горшке растениями, и достоверных различий между ними выявить не удалось. В отличие от массы растений, площадь листьев была одинаковой у сгруппированных и одиночных растений (рис. 5). В результате расчет удельной поверхности листа (соотношение площади листьев к их массе - specific leaf area (SLA)) показал, что она была выше у сгруппированных растений.

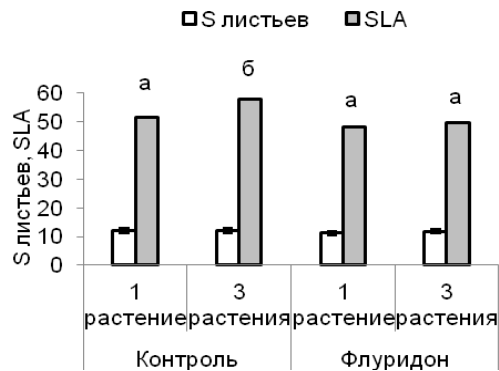


Рис. 5. Площадь листьев (см²), соотношение площади листьев к их массе (specific leaf area (SLA), см²/г) растений салата, которые росли в течение 6 дней по одному и по три в горшке, половина из которых в каждом варианте была обработана флуридоном (внесение флуридона в почвенный раствор до концентрации 0.001 мг/л) через 1 и 2 суток после пересадки растений по одному и по три в один вегетационный сосуд (n=20, разными буквами обозначены достоверно различающиеся значения; p<0.05, t-тест)

Присутствие соседей повышало концентрацию АБК в побегах растений и снижало уровень гормона в корнях (рис. 6).

Расчет соотношения содержания гормонов в побегах к его содержанию в корнях показал, что у одиночных растений оно было в 2 раза ниже, чем у конкурирующих. В побегах обработка флуридоном не влияла на концентрацию АБК у одиночных растений, но предотвращала накопление гормона в побегах растущих по три в одном горшке растений. Независимо от плотности посадки, в корнях концентрация АБК у обработанных флуридоном растений была на уровне необработанных сгруппированных растений (ниже, чем у одиночных, необработанных ингибитором растений). У обработанных флуридоном растений соотношение содержания АБК побег : корень не менялось в зависимости от плотности посадки и было на уровне одиночных необработанных ингибитором растений.

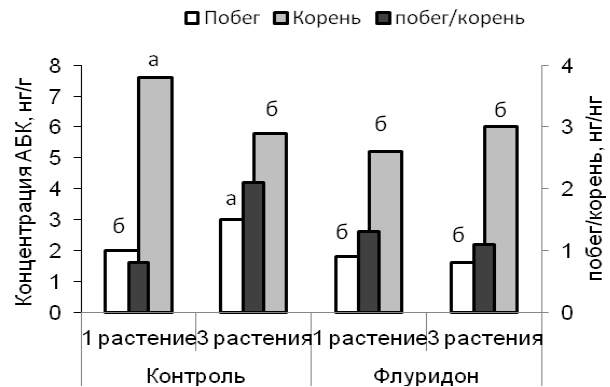


Рис. 6. Концентрация АБК в побегах и корнях, рассчитанная на сырую массу и соотношение содержания АБК в побеге к содержанию в корнях через сутки после обработки флуридоном (внесение флуридона в почвенный раствор до концентрации 0.001 мг/л) и через двое после пересадки по одному и по 3 растения в один вегетационный сосуд (n=9, разными буквами обозначены достоверно различающиеся значения для каждого отдельного органа; p<0.05, t-тест)

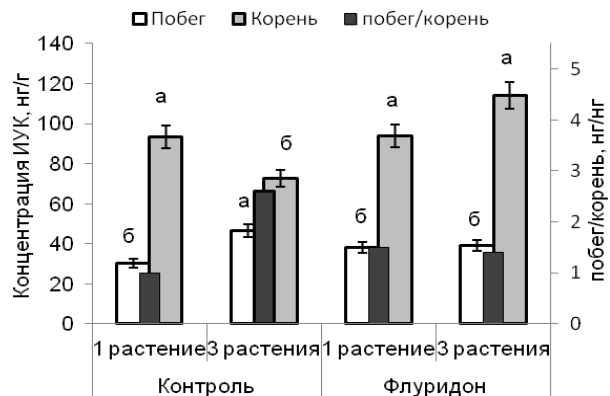


Рис. 7. Концентрация ИУК в побегах и корнях, рассчитанная на сырую массу, и соотношение содержания ИУК в побеге к содержанию в корнях через сутки после обработки флуридоном (внесение флуридона в почвенный раствор до концентрации 0.001 мг/л) и через двое суток после пересадки по одному и по 3 растения в один вегетационный сосуд (n=9, разными буквами обозначены достоверно различающиеся значения для каждого отдельного органа; p<0.05, t-тест)

Присутствие соседей сказывалось на концентрации ИУК таким же образом, как и на концентрации АБК: она возрастала в побегах и снижалась в корнях сгруппированных по три в горшке растений по сравнению с одиночными. В результате соотношение содержания ауксинов в

побегах и корнях возрастало под влиянием присутствия соседей. Обработка флуридоном снижала уровень накопления ИУК в побегах и предотвращала снижение ее концентрации в корнях под влиянием присутствия соседей. В результате у обработанных флуридоном (в отличие от необработанных) растений не было обнаружено возрастания соотношения содержания ауксинов в побеге к их содержанию в корнях.

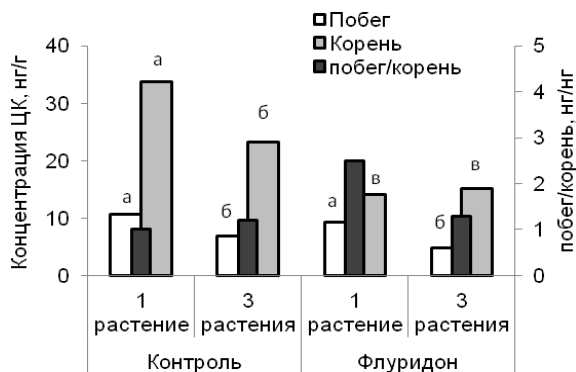


Рис. 8. Концентрация суммы цитокининов (ЦК : зеатин+зеатинрибозид+зеатиннуклеотид) в побегах и корнях, рассчитанная на сырую массу, и соотношение содержания ЦК в побеге к содержанию в корнях через сутки после обработки флуридоном (внесение флуридона в почвенный раствор до концентрации 0.001 мг/л) и через двое суток после пересадки по одному и по 3 растения в один вегетационный сосуд (n=9, разными буквами обозначены достоверно различающиеся значения для каждого отдельного органа; $p < 0.05$, t-тест).

Концентрация цитокининов снижалась под влиянием конкуренции в результате увеличения плотности посадки растений как в побегах, так и в корнях (рис. 8). Добавление флуридона в питательную среду не оказывало существенного влияния ни на уровень цитокинов в побеге, ни на его изменение под влиянием присутствия соседей. В корнях содержание цитокининов было ниже у обработанных флуридоном растений по сравнению с необработанными и не менялось существенно под влиянием плотности посадки.

Снижение массы растений салата с увеличением плотности посадки в наших экспериментах происходило на фоне повышения концентрации АБК в побегах растений. Эти результаты соответствуют данным литературы о повышении уровня этого гормона в листьях растений томатов под влиянием обогащения спектра дальним красным светом, имитирующим затенение в

загущенных посевах [Cagnola et al., 2012]. Поскольку этот гормон способен проявлять свойства ингибитора роста (Planes et al., 2015), накопление АБК в побегах конкурирующих растений могло способствовать торможению накопления биомассы растений под влиянием повышения плотности посадки. Вместе с тем, важно было подтвердить, что корреляция между накоплением АБК и торможением роста у сгруппированных по три в горшке растений не является случайным совпадением. Для того, чтобы получить доказательства причинно-следственной связи между данными эффектами, была проведена обработка растений флуридоном, ингибирующим синтез каротиноидов, являющихся предшественниками АБК [Parry et al., 1992].

Поскольку высокие концентрации флуридона, который относят к гербицидам, могут ингибировать рост растений, для дальнейшей работы были подобраны концентрации флуридона, которые не подавляли рост, по крайней мере, на протяжении недели, в течение которой продолжались эксперименты. Опыты с такой концентрацией флуридона (0,001 мг/л почвенного раствора) показали, что отсутствие накопления АБК у растущих по три в одном горшке растений предотвращало ингибирование роста этих растений. Полученные результаты подтверждают важную роль накопления АБК в ростиингибирующем действии на растения повышенной плотности посадки. Отсутствие ингибирования роста у обработанных флуридоном сгруппированных растений также указывают на то, что торможение роста в присутствии соседних растений не было следствием конкуренции за ресурсы.

Увеличение плотности посадки растений салата сопровождалось распределением АБК в пользу побега (соотношение содержания АБК в побегах к ее содержанию в корнях возрастало в 2 раза). Ранее было показано, что увеличение плотности посадки приводит к повышению рН почвенного раствора и ксилемного сока растений томатов, что могло способствовать диссоциации АБК и возрастанию эффективности ее транспорта из корней в побег за счет снижения поглощения диссоциированной формы гормона клетками на пути транспорта гормона из корней в побеги [Vysotskaya et al., 2011]. Однако в настоящих экспериментах мы изучали относительно быстрые сигналы у растений салата на присутствие растений - потенциальных конкурентов и, соответственно, рН почвенного раствора измеряли в самом начале эксперимента - через 2-3 суток после пересадки растений (табл. 1).

Таблица 1.

Значение рН почвенного раствора через 2 и 3 суток после обработки растений салата флуридоном (внесение флуридона в почвенный раствор до концентрации 0.001 мг/л), которые были за сутки до обработки рассажены по одному и по три в один вегетационный сосуд (в таблице представлены средние значения и стандартные отклонения, n=9)

Время после обработки флуридоном, сут.	контроль		флуридон	
	одно растение	три растения	одно растение	три растения
2	6.89±0.02	6.99±0.03	6.96±0.07	7.16±0.02
3	7.29±0.18	7.35±0.34	7.29±0.15	7.23±0.31

В эти сроки нам не удалось выявить влияния плотности посадки на рН питательного раствора, и, очевидно, в этот период изменение распределения АБК между побегом и корнем было обусловлено иным механизмом. Отсутствие различий между одиночными и сгруппированными по три в одном горшке растениями по соотношению содержания этого гормона в побеге и корнях на фоне обработки флуридоном указывает на решающую роль процесса синтеза гормона в изменении его распределения при повышении плотности посадки.

Концентрация ауксинов в побегах возрастала, а в корнях - снижалась под влиянием повышенной плотности посадки, что приводило к возрастанию в 2 раза соотношения содержания ИУК в побегах к ее содержанию в корнях. С помощью ингибитора транспорта ИУК нафтилфталамовой кислоты нами было показано, что эти изменения в распределении ИУК при повышении густоты посадки растений были обусловлены снижением транспорта ауксинов из побега в корень [Высоцкая и др., 2015]. При обогащении спектра дальним красным светом, имитирующим загущение посева, также было обнаружено накопление ИУК в листьях и снижение ее уровня в корнях растений [Salisbury, 2007]. Важно то, что на фоне обработки растений салата флуридоном плотность посадки не влияла на соотношение содержания ИУК побег:корень. Эти результаты указывают на важную роль накопления АБК в побеге для ингибирования транспорта ауксинов из побега в корни. Наши данные соответствуют литературным сведениям о влиянии АБК на транспорт ауксинов [Shkolnik-Inbar and Bar-Zvi, 2014].

Представляет интерес обсудить возможную связь между накоплением ауксинов в побегах и формированием фотоассимилирующей поверхности листа. Повышение плотности посадки растений хотя и снижало накопление массы побега, но не влияло на площадь листьев (рис. 5), что указывает на сохранение скорости растяжения клеток при данном

воздействии. Способность ауксинов стимулировать растяжение клеток гипокотилия и coleoptilia хорошо известна [Дерфлинг, 1985]. С помощью чувствительного датчика роста было также показано, что экзогенная ИУК способна повышать растяжимость клеток листьев кукурузы [Веселов и др., 2008]. Эти данные литературы позволяют предполагать возможное участие повышенного уровня ауксинов в увеличении удельной поверхности листа (соотношения площади и массы листьев-SLA, рис. 5), являющегося одной из характерных реакций на затенение [Poorter et al., 2006]. Еще одним аргументом в пользу вовлеченности ауксинов в повышение удельной поверхности листа при повышенной плотности посадки является отсутствие этой реакции у обработанных флуридоном растений, у которых накопления ауксинов в побегах сгруппированных растений не было обнаружено. Представляет интерес то, что у растений салата, у которых чувствительность к этилену ингибировали с помощью метилциклопропена, накопление ауксинов в побеге одиночных растений не приводило к повышению удельной площади листьев (Vysotskaya et al., 2016, in press). Эти результаты свидетельствуют о том, что для реализации влияния ауксинов на данный показатель необходима чувствительность растений к этилену.

Снижение содержания цитокининов при повышении плотности посадки уже было зарегистрировано ранее [Архипова и др., 2015]. В данных экспериментах было интересно проследить, как скажется обработка растений флуридоном на уровне цитокининов. Данное воздействие не оказало существенного влияния на концентрацию цитокининов в побеге, уровень которых снижался под влиянием повышения плотности посадки так же, как и у необработанных флуридоном растений. Поскольку обработка флуридоном нивелировала ростовую реакцию растений салата на присутствие соседних растений, эти результаты указывают на то,

что цитокинины непосредственно не участвовали в регуляции быстрого ростового ответа. Ранее было показано, что цитокинины модифицируют ростовую реакцию при более длительном выращивании растений в присутствии соседей [Архипова и др., 2015], что позволяет объяснить настоящие результаты, полученные при относительно кратковременном воздействии повышенной плотности посадки растений салата.

Неожиданным оказался результат измерения содержания цитокининов в корнях растений, обработанных флуридом: оно было ниже, чем у необработанных ингибитором растений. Ранее нами было показано, что флуридон нивелирует снижение содержания цитокининов при дефиците минерального питания [Vysotskaya et al., 2009]. Очевидно, при повышении плотности посадки этот механизм не срабатывает пока растения, возможно, не начнут испытывать дефицит питания.

Таким образом, применение ингибитора синтеза АБК флуридона предотвращало накопление АБК в побегах сгруппированных растений и одновременно – ингибирование роста растений под влиянием повышенной плотности посадки. Эти результаты указывают на важную роль АБК в обеспечении ростовой реакции на присутствие соседей. В эту реакцию, по-видимому, вовлечены ауксины, изменение распределения которых между побегом и корнем также зависело от способности растений повышать продукцию АБК при увеличении плотности посадки.

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

Цитированная литература

1. Архипова Т.Н., Высоцкая Л.Б., Мартыненко Е.В., Иванов И.И., Кудоярова Г.Р. Участие цитокининов в реакции растений на присутствие конкурентов // Физиология растений. 2015. Т.62, № 4. С.560–570.
2. Веселов Д.С., Сабиржанова И.Б., Сабиржанов Б.Е., Чемерис А.В. Изменения экспрессии гена экспансина, содержания ИУК и скорости растяжения клеток листа растений кукурузы при засолении // Физиология растений. 2008. Т.55. С. 108–113.
3. Высоцкая Л.Б., Архипова Т.Н., Кузьмина Л.Ю., Трекозова А.В., Галимзянова Н.Ф., Кудоярова Г.Р. Рост растений салата в присутствии конкурентов и влияние внесения в их ризосферу ауксин

4. Высоцкая Л.Б., Архипова Т.Н., Трекозова А.В., Кудоярова Г.Р. Реакция растений салата на плотность посадки и обработку ингибитором транспорта ауксинов // Биомика. 2015. Т.7, № 3. С. 153-156.
5. Дерфлинг К. Гормоны растений. Системный подход. М.: Мир, 1985. 206 с.
6. Шарипова Г.В., Веселов Д.С., Кудоярова Г.Р., Тимергалин М.Д. Влияние ингибитора рецепции этилена на рост, водный обмен и содержание абсцизовой кислоты у растений пшеницы при дефиците воды // Физиология растений. 2012. Т.59, № 4. С. 619.
7. Cagnola J.I., Ploschuk E., Benech-Arnold T., Finlayson S.A., Casal J.J. Stem transcriptome reveals mechanisms to reduce the energetic cost of shade-avoidance responses in tomato // Plant. Physiol. 2012. V.160. P. 1110–1119.
8. Davies W.J., Kudoyarova G.R., Hartung W. Long-distance ABA signaling and its relation to other signaling pathways in the detection of soil drying and the mediation of the plant's response to drought // J. Plant Growth Regul. 2005. V.24. P. 285-295.
9. Parry A.D., Griffiths A., Horgan R. Abscisic acid biosynthesis in roots. II. The effects water-stress in wild-type and abscisic acid-deficient mutant (*notabilis*) plants of *Lycopersicon esculentum* Mill. // Planta. 1992. V.187. P. 192-197.
10. Pierik R., Sasidharan R., Voesenek L.A.C.J. Growth control by ethylene: adjusting phenotypes to the environment // J. Plant Growth Regul. 2007. V.26. P. 188–200.
11. Planes M. D., Niñoles R., Rubio L., Bissoli G., Bueso E, García-Sánchez M.J., Alejandro S., Gonzalez-Guzmán M., Hedrich R., Rodriguez P.L., José A., Fernández and Ramón Serrano. A mechanism of growth inhibition by abscisic acid in germinating seeds of *Arabidopsis thaliana* based on inhibition of plasma membrane H⁺-ATPase and decreased cytosolic pH, K⁺, and anions // J. Exp. Bot. 2015. V.66, No. 3. P 813–825.
12. Poorter H., Pepin S., Rijkers T., DeJong Y., Evans J.R., Korner C. Construction costs, chemical composition and payback time of high- and low-irradiance leaves // J. Exp. Bot. 2006. V.57. P. 355–371.
13. 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.

14. Shkolnik-Inbar D., Bar-Zvi D. ABI4 mediates abscisic acid and cytokinin inhibition of lateral root formation by reducing polar auxin transport in Arabidopsis // *The Plant Cell*. 2010. V.22. P. 3560–3573.
15. Veselov S.Yu., 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.
16. 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.
17. Vysotskaya L.B., Korobova A.V., Veselov S.Yu., Dodd I.C., Kudoyarova G.R. ABA mediation of shoot cytokinin oxidase activity: assessing its impacts on cytokinin status and biomass allocation of nutrient deprived durum wheat // *Functional Plant Biology*. 2009. V.36. P. 66–72.
18. 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.
19. Vysotskaya L.B., Veselov S.Yu., Kudoyarova G.R. Effect of competition and treatment with inhibitor of ethylene perception on growth and hormone concentration of lettuce plants // *J. Plant Growth Regul*. DOI: 10.1007/s00344-016-9653-7.

DEPENDENCE OF GROWTH INHIBITING ACTION OF INCREASED LETTUCE PLANTING ON ABILITY OF PLANTS TO SYNTHESIZE ABA

Vysotskaya L.B., Feoktistova A.V., Arkhipova T.N., 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

We studied the effect of decreased ABA synthesis on growth characteristics and hormonal balance of lettuce plants under increased planting density (one or three (competing or grouped) plants in container). Herbicide fluridone used as inhibitor of ABA synthesis decreased not only ABA, but also photosynthetic pigments inhibiting plant growth when applied at high concentration (0.1 mg per l). Our preliminary experiments with single plants also showed that the presence in the soil solution of fluridone at very low concentration typical for growth regulators (0.001 mg per l) did not influence (at least during one week) either the content of pigments or the growth rate of shoots and roots and led to a mild physiological decline in ABA concentration in the lettuce plants. Experiments with 0.001 mg/l concentration of fluridone showed that the absence of ABA accumulation in grouped plants prevented growth inhibition typical for competing plants. These results confirmed important role of ABA in the growth inhibiting action of increased planting density. Furthermore, as in case of ABA, fluridone prevented distribution of IAA in favour of shoots of competing plants that was likely to level off the typical for shading increased ratio of leaf area to its mass (specific leaf area). Application of fluridone did not significantly affect shoot cytokinin concentration, whose level decreased under the influence of increased planting density as well as in the case of plants not treated with fluridone. The mechanisms of redistribution of ABA and IAA between shoots and roots are discussed in the report. Accumulation of ABA in the shoots of competing plants and the absence of such an accumulation under fluridone treatment suggests activation of hormone synthesis in the shoots of competing plants, while the absence of IAA distribution in favour of the shoots of fluridone-treated grouped plants suggests importance of ABA in the implementation of the effect.

Keywords :lettuce, competition, growth, ABA, fluridone