

УДК 581.1

РОЛЬ ЭТИЛЕНА В РОСТОВОЙ И УСТЬИЧНОЙ РЕАКЦИИ РАСТЕНИЙ САЛАТА ПРИ ИХ СОВМЕСТНОМ ВЫРАЩИВАНИИ

Л.Б. ВЫСОЦКАЯ, Г.Р. КУДОЯРОВА

*Институт биологии Уфимского научного центра Российской академии наук
450054 Уфа, просп. Октября, 69*

Исследована роль этилена во взаимодействии растений друг с другом. Изучены особенности их устьичной и ростовой реакции в зависимости от плотности посева и обработки растений ингибитором рецепторов этилена метилциклопропеном (МЦП). При обработке МЦП соотношение масс корня и побега растений уменьшалось. С увеличением плотности посева устьичная проводимость и скорость накопления массы у необработанных растений снижалась. У растений, выращенных в посевах, масса побегов уменьшалась в меньшей степени, чем корней. При обработке растений МЦП различия по устьичной проводимости и соотношению масс корень/побег между растениями нивелировались, степень ингибирования роста побега под влиянием соседних растений в посевах уменьшалась. Продукция этилена растениями с увеличением плотности посева возрастала. Это дало основание предположить, что этилен может приводить к закрытию устьиц и снижению скорости роста растений в посевах. Полученные результаты подтвердили существенную роль этилена во взаимодействии растений друг с другом.

Ключевые слова: *Lactuca sativa* L., этилен, рост, соотношение масс корень/побег.

В природных условиях растения крайне редко растут поодиночке, в основном они существуют в естественных сообществах и агроценозах. Соседство чаще всего отрицательно сказывается на росте растений. Считается, что ингибирование роста при повышении плотности посева обусловлено конкуренцией между растениями за свет, воду, элементы минерального питания [4, 10]. Вместе с тем существует по крайней мере еще один фактор, который может влиять на рост растений при увеличении плотности посева. Это те химические соединения, которые растения выделяют в окружающую среду [1, 3, 15]. Так, было показано, что при добавлении в почву активированного угля, сорбирующего корневыми выделениями растений, степень ингибирования их роста с увеличением плотности посева снижается [16].

В последнее время много внимания уделяется этилену как фактору, от которого зависит взаимодействие растений друг с другом. Продемонстрировано его участие в ростовой реакции побега на затенение, вызванное присутствием соседей [13]. Вместе с тем малоизученной остается возможная роль этилена в ростовой реакции корней в зависимости от плотности посева. Полагают, что изменение скорости роста корней играет важную роль в конкуренции растений за воду и элементы минерального питания [9]. Известно также участие этилена в реакции корней на уровень минерального питания [7, 11], поэтому изучение его возмож-

ной роли в реакции корней растений в посеве представляет интерес. Другим аспектом взаимодействия растений друг с другом является реакция устьиц. Снижение устьичной проводимости с усилением конкуренции обнаружено у растений ковыля *Stipa tenacissima* в естественных условиях произрастания [14]. Показано также снижение конкурентоспособности мутантов с нарушениями функционирования устьичного аппарата [2], поэтому интересно дальнейшее изучение роли реакции устьиц в конкурентных взаимоотношениях растений. Способность этилена влиять на устьичную проводимость растений обнаружена рядом исследователей [5, 18].

Все сказанное определило цель нашей работы, которая состояла в выявлении степени зависимости ростовой и устьичной реакции растений от присутствия соседей в посеве и от их чувствительности к этилену. Объектом исследования были растения салата, чувствительность которых к этилену снижали метилциклопропеном (МЦП).

Методика

Растения салата *Lactuca sativa* L. выращивали в общем контейнере в почве в течение 1 недели при 12-часовом световом периоде и освещенности 220 мкмоль/(м² · с). Затем их пересаживали по 1 или по 3 растения (2—3 см между растениями) в горшки объемом 150 мл с песком, насыщенным питательным раствором Хогланда—Арнона. Влажность поддерживали на уровне 80 % полной влагоемкости, поливая растения 2 раза в день в количестве, равном минимальному уровню эвапотранспирации за период времени между поливами. Утром растения поливали раствором Хогланда—Арнона. Растения, уровень транспирации которых превышал минимальный, дополнительно поливали дистиллированной водой. Таким образом, растения всех вариантов получали равные количества ионов и воды. Через 2 дня после пересадки растения обрабатывали препаратом «Invinsa», предоставленным фирмой AgroFresh Inc, Spring House PA (США), из которого образуется МЦП в результате взаимодействия с водой при его разбавлении (0,1 г/л) в 0,05 %-м (о/о) растворе смачивающего агента (Silwett L-77, De Sangosse Ltd, Cambridge, Великобритания). Через 5 мин из раствора начинал выделяться МЦП в виде газа. Раствором немедленно опрыскивали растения салата, поместив их в пластиковые коробки в вентилируемой комнате. Коробки закрывали, оставляли в них растения на 24 ч, после чего их возвращали на светоплощадку. Контрольные растения опрыскивали только 0,05 %-м (о/о) раствором Silwett L-77.

Устьичную проводимость измеряли порометром (Mk3, Delta-T Devices, Великобритания). Уровень продукции этилена растениями определяли, как описано в работе [6]. Отрезанные побеги массой 1—2 г помещали в специальные пробирки объемом 27 мл с фильтровальной бумагой, насыщенной дистиллированной водой, которые предварительно продували воздухом. Пробирки с растениями герметично закрывали резиновыми пробками и инкубировали в течение 1 ч при освещенности 100 мкмоль/(м² · с). Затем с помощью одноразового шприца отбирали 1 мл образца воздуха из пробирки и вводили его в газовый хроматограф (6890N, Agilent Technologies, Wokingham, Великобритания), снабженный колонкой (JandW HP-AL/S, HiChrom Ltd, Reading, Великобритания). Исходная температура равнялась 250 °С, затем ее снижали до 100 °С в

течение 5 мин для разделения этилена и повышали со скоростью 15 град в минуту до 150 °С для удаления остатков воды, попавшей в колонку. Количество этилена рассчитывали по специальному стандарту (99,995 %, VOC Special Gases, Manchester, Великобритания) и пересчитывали на массу сырого вещества и общий объем пробирки для сбора этилена.

Массу побегов и корней растений определяли через 2 недели после воздействия МЦП.

Результаты и обсуждение

Устьичная проводимость растений салата, росших по три в одном горшке, снижалась (рис. 1), а после обработки их — увеличивалась, причем этот эффект в большей степени проявлялся у растений, росших по три в одном горшке, чем у одиночных. В результате у растений, обработанных МЦП, различия по устьичной проводимости между одиночными и конкурирующими растениями сглаживались.

С увеличением плотности посадки эвапотранспирационные потери снижались с 1,2 до 0,6 г/(растение · ч). Поскольку объем питательного раствора, которым поливали растения, определялся уровнем транспирационных потерь, каждое из растений, росших по три в горшке, получало с поливом меньше элементов питания. При этом обработанные и необработанные растения одного уровня плотности посадки получали одинаковое количество питательного раствора в расчете на растение.

Через 2 недели после пересадки масса контрольных (необработанных МЦП) конкурирующих растений была на 24 % меньше, чем одиночных — соответственно 4,7 и 6,1 г. С увеличением плотности посева скорость накопления массы корней снижалась в большей степени, чем побега: масса корней каждого из конкурирующих растений была на 25, а побегов — только на 21 % меньше, чем у одиночных растений (рис. 2). В результате соотношение масс корень/побег достоверно уменьшалось в присутствии конкурентов (с вероятностью 0,95) (рис. 3).

Скорость накопления массы под влиянием МЦП снижалась у одиночных растений и возрастала у конкурирующих. У одиночных растений это было результатом уменьшения массы корней, у конкурирующих — увеличения массы побега. В итоге массы одиночных и растущих по три в одном горшке растений, обработанных МЦП, различались в меньшей степени, чем необработанных — соответственно на 15 и 24 %. При этом в ус-

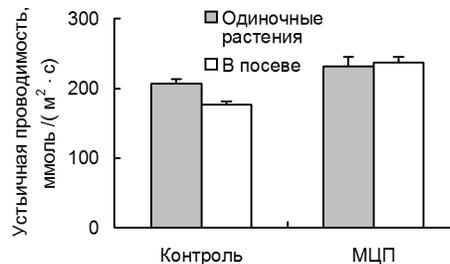


Рис. 1. Устьичная проводимость растений салата. Здесь и на рис. 2, 3: растения выращивали по одному (одиночные) и по три (в посеве) в горшках с почвой в течение 2 недель после обработки метилциклопропеном. Контрольные растения росли в тех же условиях без обработки

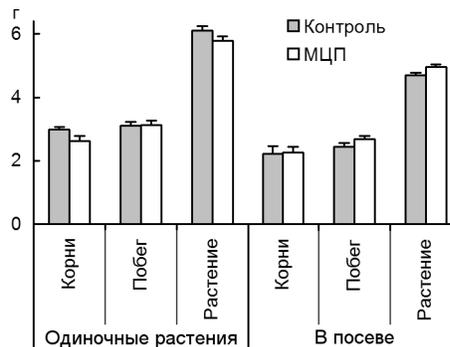


Рис. 2. Масса сырого вещества (г) побегов и корней, а также целых растений салата

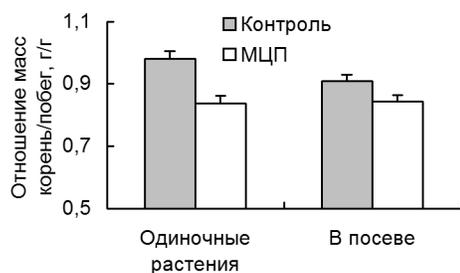


Рис. 3. Отношение масс корень/побег растений салата

ний салата снижалась. Этот эффект легко объяснить тем, что каждое из растений в группе получало меньше элементов питания, чем одиночные растения. Полученные нами результаты соответствуют литературным данным об уменьшении размера растений, конкурирующих за элементы питания [15]. Вместе с тем данные по массе обработанных МЦП растений указывают на то, что ингибирование роста конкурирующих растений происходило не только в результате дефицита ионов. Масса побегов конкурирующих растений, потерявших чувствительность к этилену в результате обработки МЦП, снижалась в меньшей степени, чем контрольных растений, которые были способны нормально реагировать на него. Эти результаты указывают на то, что этилен каким-то образом подавлял рост побегов растений в присутствии конкурентов.

По нашему мнению, возможный механизм действия этилена на побеги растений может быть связан с реакцией устьиц, о чем свидетельствует повышение устьичной проводимости и сглаживание различий между сгруппированными и одиночными растениями по этому показателю в случае потери чувствительности к этилену. По некоторым данным, этилен может приводить к закрыванию устьиц [5]. С увеличением плотности посева уровень продукции этилена в наших опытах повышался. Его продукция у сгруппированных растений была больше, чем у одиночных — соответственно $1,9 \pm 0,2$ и $3,2 \pm 0,4$ нл/(г сырого вещества · ч) ($n = 10$, различия достоверны с вероятностью 0,95). Это сопровождалось снижением устьичной проводимости (см. рис. 1), которая резко возрастала с потерей чувствительности к этилену. Таким образом, полученные нами результаты в сочетании с литературными данными дают основание предполагать, что закрывание устьиц у конкурирующих растений происходило под влиянием повышенной продукции этилена. Роль устьичной проводимости в регуляции роста растений в посевах подтверждает тот факт, что с потерей чувствительности к этилену исчезли различия в устьичной проводимости между одиночными и конкурирующими растениями и усиливался рост конкурирующих растений.

Еще одной заметной особенностью растений салата, обработанных МЦП, было снижение соотношения масс корень/побег по сравнению с необработанными. Известно, что этилен подавляет удлинение корней у этиолированных проростков [13]. Вместе с тем его действие на корневую систему неоднозначно: у более взрослых растений он может как подавлять, так и стимулировать ее рост в зависимости от концентрации и условий выращивания [12]. Полученные нами результаты соответствуют литературным данным о том, что в определенных условиях этилен способствует увеличению соотношения масс корень/побег [8].

ловиях конкуренции массы как побега, так и корней обработанных МЦП растений снижались в одинаковой степени по сравнению с одиночными растениями. Соотношение масс корень/побег у обработанных МЦП растений было ниже по сравнению с необработанными и не менялось при увеличении плотности посева.

В присутствии конкурентов скорость накопления массы расте-

В статьях, посвященных взаимодействию конкурирующих растений, различают конкуренцию за свет надземных частей растений и за ресурсы — корней [17]. В условиях нашего опыта конкуренция в области корней была более жесткой, поэтому ингибирование роста было сильнее выражено в корнях, чем в побегах. Вероятно, этой особенностью объясняется несоответствие полученных нами результатов данным, опубликованным голландскими исследователями [4], которые после длительного культивирования растений арабидопсиса в условиях высокой плотности посева наблюдали активацию роста побега, отсутствовавшую у мутантных растений, потерявших чувствительность к этилену. Это еще одно подтверждение «двуликости» этилена, о которой уже упоминалось. Вместе с тем общим результатом наших и голландских исследований является установление участия этилена в реакции растений на присутствие конкурентов.

Таким образом, подтверждено, что реакция растений на увеличение плотности посева связана не только с их конкуренцией за ресурсы, но и является результатом регуляторного взаимодействия, важную роль в котором играет этилен.

Авторы выражают благодарность Джулиану Теобальду за помощь в измерении количества этилена, Салли Вилкинсон за предоставленный реактив для приготовления МЦП и Биллу Давиесу за обеспечение нам возможности измерения содержания этилена во время выполнения совместных исследований в университете Ланкастера.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты: 09-04-00942-а, 08-04-00591-а).

1. Прусакова Л.Д., Кефели В.И., Белопухов С.Л. и др. Роль фенольных соединений в растениях // *Агрохимия*. — 2008. — № 7. — С. 86–96.
2. Alwerdt J.L., Gibson D.J., Ebbs S.D., Wood A.J. Intraspecific interactions in *Arabidopsis thaliana* and the stomatal mutants *tmm1-1* and *sdd1-2* // *Biol. Plant.* — 2006. — **50**, N 2. — P. 205–209.
3. Callaway R.M., Aschehoug E.T. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion // *Science*. — 2000. — **290**, N 2. — P. 521–523.
4. Craine L.M. Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman // *J. Ecol.* — 2005. — **93**, N 5. — P. 1041–1052.
5. Desikan R., Last K., Harrett-Williams R. et al. Ethylene-induced stomatal closure in *Arabidopsis* occurs via AtrbohF-mediated hydrogen peroxide synthesis // *Plant J.* — 2006. — **47**, N 3. — P. 907–916.
6. Dodd I.C., Theobald J.C., Richer S.K., Davies W.J. Partial phenotypic reversion of ABA-deficient flacca tomato (*Solanum lycopersicum*) scions by a wild-type rootstock: normalizing shoot ethylene relations promotes leaf area but does not diminish whole plant transpiration rate // *J. Exp. Bot.* — 2009. — **60**, N 14. — P. 4029–4039.
7. Drew M.C., He C.-J., Morgan P.W. Decreased ethylene biosynthesis, and induction of aerenchyma, by nitrogen — or phosphate-starvation in adventitious roots of *Zea mays* L. // *Plant Physiol.* — 1989. — **91**, N 1. — P. 266–271.
8. Emery R.J.N., Reid D.M., Chinnappa C.C. Phenotypic plasticity of stem elongation in two ecotypes of *Stellaria longipes*: the role of ethylene and response to wind // *Plant Cell Environ.* — 1994. — **17**, N 2. — P. 691–700.
9. Gersani M., Brown J.S., O'Brien E.E. et al. Tragedy of the commons as a result of root competition // *J. Ecol.* — 2001. — **89**, N 3. — P. 660–669.
10. McIntyre G.I. Control of plant development by limiting factors: A nutritional perspective // *Physiol. Plant.* — 2001. — **113**, N 1. — P. 165–175.
11. Pierik R., Sasidharan R., Voeselek L.A.C.J. Growth control by ethylene: adjusting phenotypes to the environment // *J. Plant Growth Regul.* — 2007. — **26**, N 1. — P. 188–200.
12. Pierik R., Tholen D., Poorter H. et al. The Janus face of ethylene: growth inhibition and stimulation // *Trends Plant Sci.* — 2006. — **11**, N 4. — P. 178–182.
13. Pierik R., Whitelam C.C., Voeselek L.A. et al. Canopy studies on ethylene insensitive tobacco identify ethylene as a novel element in blue light and plant-plant signaling // *Plant J.* — 2004. — **38**, N 2. — P. 310–319.

14. Ramirez D.A., Queregeta J.I., Bellots J. Bulk leaf $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ reflect the intensity of intraspecific competition for water in a semi-arid tussock grassland // *Plant Cell Environ.* — 2009. — 32, N 10. — P. 1346–1356.
15. Schrenk H.J. Root competition: beyond resource depletion // *J. Ecol.* — 2006. — 94, N 3. — P. 725–739.
16. Semchenko M., Hutching M.J., John E.A. Challenging the tragedy of the commons in root competition: confounding effects of neighbour presence and substrate volume // *Ibid.* — 2007. — 95, N 1. — P. 252–260.
17. Semere T., Froud-Williams R.J. The effect of pea cultivar and water stress on root and shoot competition between vegetative plants of maize and pea // *J. Appl. Ecol.* — 2001. — N 38. — P. 137–145.
18. Vandenbussche F., Van Der Straeten D. One for all and all for one: crosstalk of multiple signals controlling the plant phenotype // *J. Plant Growth Regul.* — 2007. — 26, N 2. — P. 178–187.

Получено 25.03.2010

РОЛЬ ЕТИЛЕНУ У РОСТОВІЙ І ПРОДИХОВІЙ РЕАКЦІЇ РОСЛИН САЛАТУ ЗА ЇХ СПІЛЬНОГО ВИРОЩУВАННЯ

Л.Б. Висоцька, Г.Р. Кудоярова

Інститут біології Уфимського наукового центру Російської академії наук, Уфа

Досліджено роль етилену у взаємодії рослин. Вивчено особливості їх продихової і ростової реакції залежно від щільності посіву й обробки рослин інгібітором рецепторів етилену метилциклопропеном (МЦП). У разі обробки МЦП співвідношення мас кореня і пагона рослин зменшувалось. Зі збільшенням щільності посіву продихова провідність і швидкість накопичення маси в необроблених рослин знижувалась. У рослин, вирощених у посіві, маса пагонів зменшувалась меншою мірою, ніж коренів. За обробки рослин МЦП відмінності продихової провідності і співвідношення мас корінь/пагін між рослинами нівелювались, ступінь інгібування росту пагона під впливом сусідніх рослин у посіві зменшувався. Продукування етилену рослинами зі збільшенням щільності посіву зростало. Це дало підставу припустити, що етилен може спричинювати закривання продихів і зниження швидкості росту рослин у посіві. Отримані результати підтвердили істотну роль етилену у взаємодії рослин.

ROLE OF ETHYLENE IN GROWTH AND STOMATAL RESPONSE OF LETTUCE PLANTS IN COMMON GROWTH

L.B. Vysotskaya, G.R. Kudoyarova

Institute of Biology of Ufa Scientific Center, Russian Academy of Sciences
69 pr. Octyabrya, Ufa, 450054, Russia

Ethylene is suggested to participate in interaction of plants with each other. We studied, if stomatal and growth response of lettuce plants to the presence of neighbours depends on their treatment with the inhibitor of ethylene receptors methylcyclopropene (MCP). The treatment resulted in a decline in root to shoot mass ratio of plants independent on planting density. The increase in sowing density decreased stomatal conductance and the rate of biomass accumulation. Moreover the presence of neighbours decreased shoot mass to less extent than that of roots leading to a decline in root to shoot mass ratio. The loss of ethylene sensitivity leveled the difference between single and grouped plants in stomatal conductance and root to shoot mass ratio and diminished the extent of shoot growth inhibition by the presence of neighbours. Ethylene production increased with the increase in planting density. This results allowing us to suggest that ethylene contributed to stomatal closure and inhibition of plant growth by the presence of neighbours. The obtained results confirm the significant role of ethylene in plant-to-plant interaction.

Key words: *Lactuca sativa* L., ethylene, growth, root/shoot mass ratio.