



# ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

<http://ecobiotech-journal.ru>


## АБК-МЕТАБОЛИЗИРУЮЩИЕ БАКТЕРИИ ВЛИЯЮТ НА СОДЕРЖАНИЕ АБК, ИУК И ЦИТОКИНИНОВ И СНИЖАЮТ НЕГАТИВНОЕ ВЛИЯНИЕ НА РОСТ РАСТЕНИЙ САЛАТА ПРИ ЗАГУЩЕННОЙ ПОСАДКЕ

Мартыненко Е.В., Рябова А.С., Кудоярова Г.Р.,  
Четвериков С.П., Высоцкая Л.Б.\*

Уфимский Институт биологии Уфимского федерального  
исследовательского центра РАН, Уфа, Россия  
\*E-mail: [vysotskaya@anrb.ru](mailto:vysotskaya@anrb.ru)

При повышении плотности посадки растений в них накапливается АБК, и рост их ингибируется еще до появления дефицита ресурсов. В данном исследовании предпринята попытка смягчить это негативное проявление конкуренции инокуляцией растений салата АБК-деградирующими бактериями, относящимися к *Pseudomonas*. В лабораторных опытах, имитируя плотность посадки количеством растений в горшке (одно и три растения), обнаружили сходную способность бактерий, *P. plecoglossicida* 2.4-D и *P. veronii* IB K11-1 нивелировать уменьшение массы растений при густой посадке. Оба штамма снижали содержание в почве и в побеге накапливающегося у конкурирующих растений гормона АБК, в корнях и в почве повышали содержание ИУК, которое резко падало у растений при плотном посеве, снижали содержание зеатина в корнях. Обсуждается в качестве основного механизма позитивного влияния бактерий-деструкторов АБК на рост растений салата увеличение гидравлической проводимости и улучшение газообмена в результате снижения АБК в побегах растений, которое дополнялось прямым влиянием бактерий на содержание ауксинов, активирующих рост корней.

**Ключевые слова:** рост салата ♦ плотность посадки ♦ абсцизовая кислота ♦ ауксины ♦ цитокинины ♦ род *Pseudomonas*

Поступила в редакцию: 26.10.2024

[Цитировать | Cite as](#)

DOI: [10.31163/2618-964X-2024-7-3-193-203](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2024-7-3-193-203)

EDN: DIPXBZ

## ВВЕДЕНИЕ

Оптимальная плотность посадки сельскохозяйственных растений одно из важных условий получения стабильных и высоких урожаев. Она зависит не только от вида и сорта растений, но и от качества почвы, которая даже в пределах одного поля может существенно отличаться. Повышение устойчивости растений к увеличению плотности

## ABA-METABOLIZING BACTERIA INFLUENCE THE CONTENT OF ABA, IAA AND CYTOKININS AND REDUCE THE NEGATIVE EFFECT OF THICKENED PLANTING ON GROWTH IN LETTUCE PLANTS

Martynenko E.V., Ryabova A. S., Kudoyarova G.R.,  
Chetverikov S.P., Vysotskaya L.B.\*

Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Centre of  
the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia  
\*E-mail: [vysotskaya@anrb.ru](mailto:vysotskaya@anrb.ru)

With increasing planting density, ABA accumulates in plants and their growth is inhibited even before resource deficit occurs. In this study, an attempt was made to mitigate this negative manifestation of competition by inoculating lettuce plants with ABA-degrading bacteria belonging to *Pseudomonas*. In laboratory experiments simulating planting density by the number of plants in a pot (one and three plants), similar abilities of bacteria, *P. plecoglossicida* 2.4-D and *P. veronii* IB K11-1 to level out the decrease in plant weight in dense planting were found. Both strains reduced the content of the ABA hormone accumulating in competing plants in the soil and in the shoot, increased the IAA content in the roots and in the soil, which sharply dropped in plants with dense planting, and reduced the zeatin content in the roots. The main mechanism of the positive effect of ABA-degrading bacteria on the growth of lettuce plants is discussed as an increase in hydraulic conductivity and improvement of gas exchange as a result of a decrease in ABA in plant shoots, which was supplemented by the direct effect of bacteria on the content of auxins that activate root growth.

**Keywords:** lettuce growth ♦ planting density ♦ abscisic acid ♦ auxins ♦ cytokinins ♦ *Pseudomonas* genus

Принято в печать: 01.11.2024



посадки могло бы в определенной степени разрешить эти противоречия, повышая эффективность использования пахотных полей при интенсивном способе выращивания растений [Zhang et al., 2021]. Изучению регуляции роста растений в условиях конкуренции за ресурсы в плотных посадках посвящено немало работ, но большинство из них относится к изучению возникающего еще в отсутствие дефицита ресурсов светового сигнала и связанного с ним активным ростом стебля в длину в результате чего снижается ассимилирующая поверхность и в конечном итоге падает продуктивность растения [Pierik, Ballare, 2021]. Следует отметить, что большинство исследований выполнено с использованием в качестве модельного объекта растений арабидопсиса и модулированием состава света [Yun-jia, Liesche, 2017; Tang et al., 2017]. Практически не уделялось внимания снижению транспирации растениями в загущенных посевах и анализу того, как эта реакция связана с гормональным балансом и накоплением массы растениями. Наконец, в модельных опытах было показано, что у растений салата в присутствии конкурентов накапливается АБК в побегах [Vysotskaya et al., 2018; Vysotskaya et al., 2023], а также было обнаружено снижение устьичной проводимости при увеличении плотности посадки, когда растения сажали по три в один горшок и сравнивали с одиночными посадками [Vysotskaya et al., 2011; Vysotskaya et al., 2018]. Предположительно, снижение газообмена, обусловленное уменьшением устьичной проводимости в результате накопления АБК могло быть причиной снижения массы каждого растения [Kim, Lieth, 2003] в плотных посадках в самые ранние сроки, когда растения еще не испытывали дефицита каких-либо ресурсов [Vysotskaya et al., 2023]. Чтобы смягчить этот негативный эффект влияния конкуренции были проведены опыты по инокуляции растений салата бактерией *P. plecoglossicida* 2.4-D, способной метаболизировать АБК [Vysotskaya et al. 2023]. Как было показано, оптимальная доза вносимых бактериальных клеток полностью компенсировала влияние конкуренции и даже приводила к формированию большей массы растения. Таким образом, закрытие устьиц и снижение устьичной проводимости может быть одним из важнейших механизмов торможения роста растений в плотных посадках. В то же время логично предположить, что в ответ на снижение содержания АБК в результате воздействия бактерий может инициироваться изменение гормонального баланса растения, или это может быть следствием прямого воздействия бактерий на другие гормоны. В любом случае необходимо было исследовать влияние метаболизующих АБК бактерий на содержание и динамику не только АБК, но и ИУК, и цитокининов, взаимодействие которых определяет рост побегов и корней [Su et al., 2011; 2022 Rivas et al., 2022]. Для убедительности, кроме хорошо зарекомендовавшего себя штамма *P. plecoglossicida* 2.4-D [Vysotskaya et al. 2023], для работы взяли также способный к разрушению АБК штамм *P. veronii* IB K11-1 [Ryabova et al., 2024] (далее по тексту обозначили их как 2.4-D и K11-1, соответственно).

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

### *Экспериментальный дизайн*

Объектом исследования являлись растения салата (*Lactuca sativa* L.) сорта Московский парниковый. Эксперименты проводились на светоплощадке при освещенности 320 мкмоль/м<sup>2</sup> с ФАР и 14-часовой продолжительности светового периода, температуре 24-26 °С, влажности воздуха 40-50%. Семена проращивали в почвогрунте для овощных культур. На стадии двух сформированных настоящих листьев растения салата пересаживали в вегетационные сосуды (горшки) объемом 200 см<sup>3</sup> со стерильным песком. Песок перед посадкой пропитывали модифицированным раствором Хогланда – Арнона (Х-А) (5 мМ KNO<sub>3</sub>, 5 мМ Ca(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>, 1 мМ KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>, 1 мМ MgSO<sub>4</sub>) до полного насыщения. Растения росли по одному или по три в горшке, имитируя разную плотность посадки. Бактериальную обработку проводили при пересадке растений салата в горшки с песком, для чего в прикорневую зону вносили водную суспензию клеток бактерий рода *Pseudomonas*. Использовали штаммы *P. plecoglossicida* 2.4-D (GenBank KY593189.1) [Chetverikov et al., 2017], либо *P. veronii* IB K-11-1 (GenBank PP237770) [Ryabova et al., 2024], хранящиеся в коллекции микроорганизмов Уфимского Института биологии УФИЦ РАН. Контролем служили необработанные растущие по одному или по три в одном горшке растения.

Растения в горшках ежедневно поливали, добавляя во все сосуды одинаковое количество питательного раствора 100% Х-А и необходимое количество воды для достижения влажности почвы 70-80% от полной влагоемкости (ПВ).

### *Получение бактериальных суспензий*

Бактериальные суспензии для обработки растений салата получали, выращивая штаммы рода *Pseudomonas* на жидкой среде Кинг Б [King et al., 1954]. Культивирование бактерий осуществляли в 50–100 мл питательной среды в колбах Эрленмейера на шейкере-инкубаторе Innova 40R (New Brunswick Scientific, New Brunswick, NJ, USA) при 25°C и 160 об/мин в течение 1-3 суток, до стационарной фазы роста, в зависимости от штамма микроорганизмов. Бактериальные клетки отделяли от супернатанта на центрифуге Sigma 2-16PK (Wiegand Int. GmbH, Hamburg, Germany) при скорости 8000 об/мин. Полученную биомассу разбавляли в стерильной водопроводной воде и добавляли в прикорневую зону до получения титра 10<sup>7</sup> КОЕ/г песка.

### *Измерение показателей*

Относительное содержание хлорофилла и индекс азотного баланса (NBI) измеряли в эпидермисе всех сформировавшихся листьев с помощью портативного оптического прибора флавоноид- и хлорофиллометра Dualex Scientific (Force-A, Париж, Франция). Индекс азотного баланса рассчитывается в произвольных единицах и позволяет получить информацию об азотном статусе растения [Goulas et al., 2004; Cartelat et al., 2005].

Поскольку транспирация напрямую связана с температурой поверхности листьев, обычно скорость транспирации оценивают с помощью тепловых инфракрасных изображений

[Morgan et al., 2023; Mertens et al., 2023]. В наших исследованиях для определения температуры поверхности листьев использовался тепловизор HM-TP74-25SVF/W-G40b (HIKMICRO, Ханчжоу, Китай). Измерения проводили в соответствии с инструкциями на расстоянии 40 см от поверхности листьев в одних и тех же зонах полностью развитых листьев у всех измеряемых растений.

Для получения почвенных смывов горшки с растениями поливали до полного насыщения водой. После извлечения растений из горшка в песок добавляли по 20 мл дистиллированной воды, встряхивали сосуд и фильтровали вытекающую из горшка жидкость через бумажный фильтр.

Измерение перечисленных показателей, оценка сырой массы побегов и корней, содержание в них и в почвенных смывах растительных гормонов АБК, ИУК и цитокининов осуществляли на 4 и 10 сутки после пересаживания растений в вегетационные сосуды и бактериальной обработки.

#### *Определение содержания гормонов*

Для оценки содержания АБК, ИУК и цитокининов после экстракции и очистки образцов растений и почвенных смывов был использован метод иммуноферментного анализа, основанный на использовании специфических антител к каждому из гормонов. Побеги и корни растений из каждого горшка фиксировали в жидком азоте, гомогенизировали и отбирали на анализ аликвоту, соответствующую 1 грамму сырой массы, для экстракции 80%-ным этанолом в течение ночи. После выпаривания спирта водный остаток центрифугировали при 10 000 об/мин в течение 10 мин (HERMLE LaborTechnik, Вехинген, Германия) и делили на две части (одна - для экстракции и определения ИУК и АБК и другая - для очистки на картридже Bond-Elut RP-C18 (Agilent, Сент-Клара, США) и с помощью тонкослойной хроматографии с последующим определением зеатина (Z) и его производных (ZR-зеатинрибозид и ZN-зеатиннуклеотид). Абсцизовую кислоту и ИУК из побегов и корней экстрагировали диэтиловым эфиром по модифицированной схеме с уменьшением объема экстрагента, как подробно описано [Veselov et al., 1992; Vysotskaya et al., 2023]. Конкурентный иммуноферментный анализ (ELISA) проводили с использованием специфических антител к АБК, ИУК и цитокининам ZR, как ранее описано [Vysotskaya et al., 2018].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

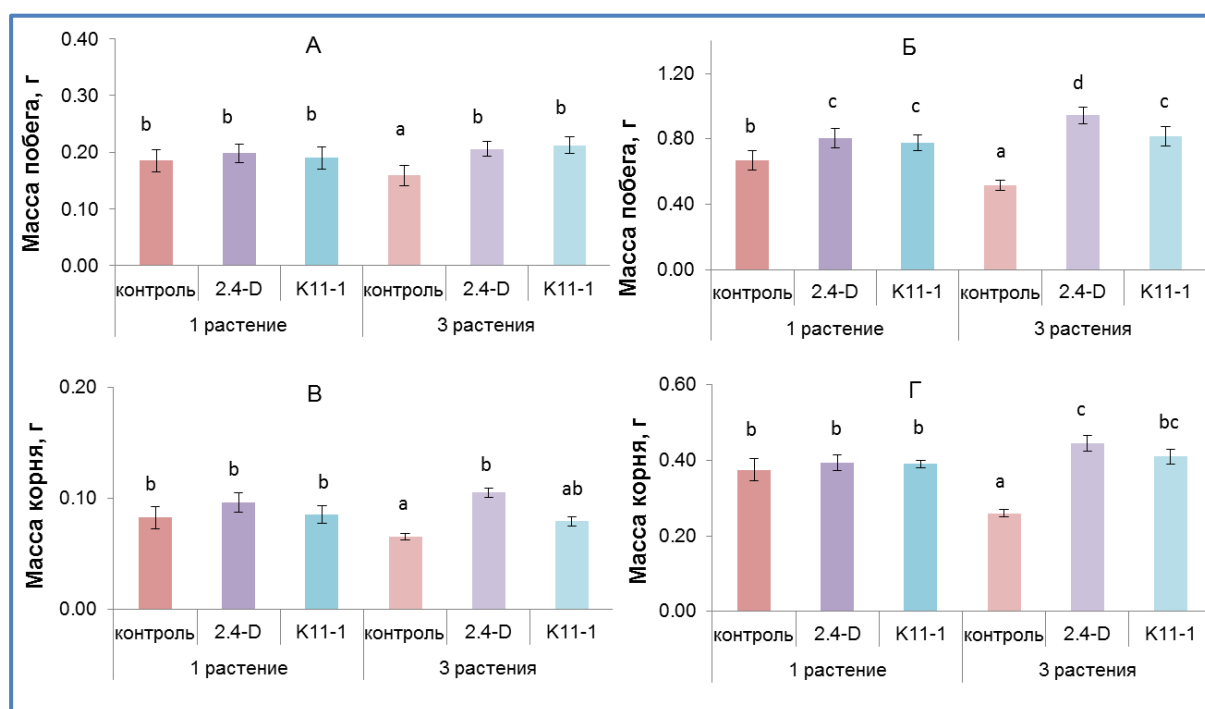
Созданные нами условия для выращивания растений в данном цикле исследований позволяли предотвратить дефицит воды и питания в более плотной посадке (три растения в горшке, по сравнению с одним растением) в рамках эксперимента. Содержание воды в субстрате выращивания лишь краткосрочно, перед самым поливом, снижалось до 45% от полной влагоемкости почвы. По показателям азотного индекса и относительного содержания хлорофилла, которые достоверно не отличались у растений во всех изученных

нами вариантах (табл. 1), можно сделать вывод о том, что растения не испытывали дефицита питания.

**Таблица 1. Относительное содержание хлорофилла (Chl, мкг/см<sup>2</sup>) и азотный индекс (NBI) через 10 суток после пересадки по одному и по три растения салата в вегетационный сосуд и инокуляции песчаной почвы *P. plecoglossicida* 2.4-D и *P. veronii* IB K11-1 до уровня 10<sup>7</sup> КОЕ/г. Представлены средние значения ± SE, n = 30**

Обработка	Одно растение			Три растения		
	контроль	2.4-D	K11-1	контроль	2.4-D	K11-1
Chl	12.3±2.0	12.5±2.0	11.9±1.8	12.1±2.1	13.2±2.3	12.9±1.7
NBI	21±2	22±2	21±1	20±2	24±2	23±1

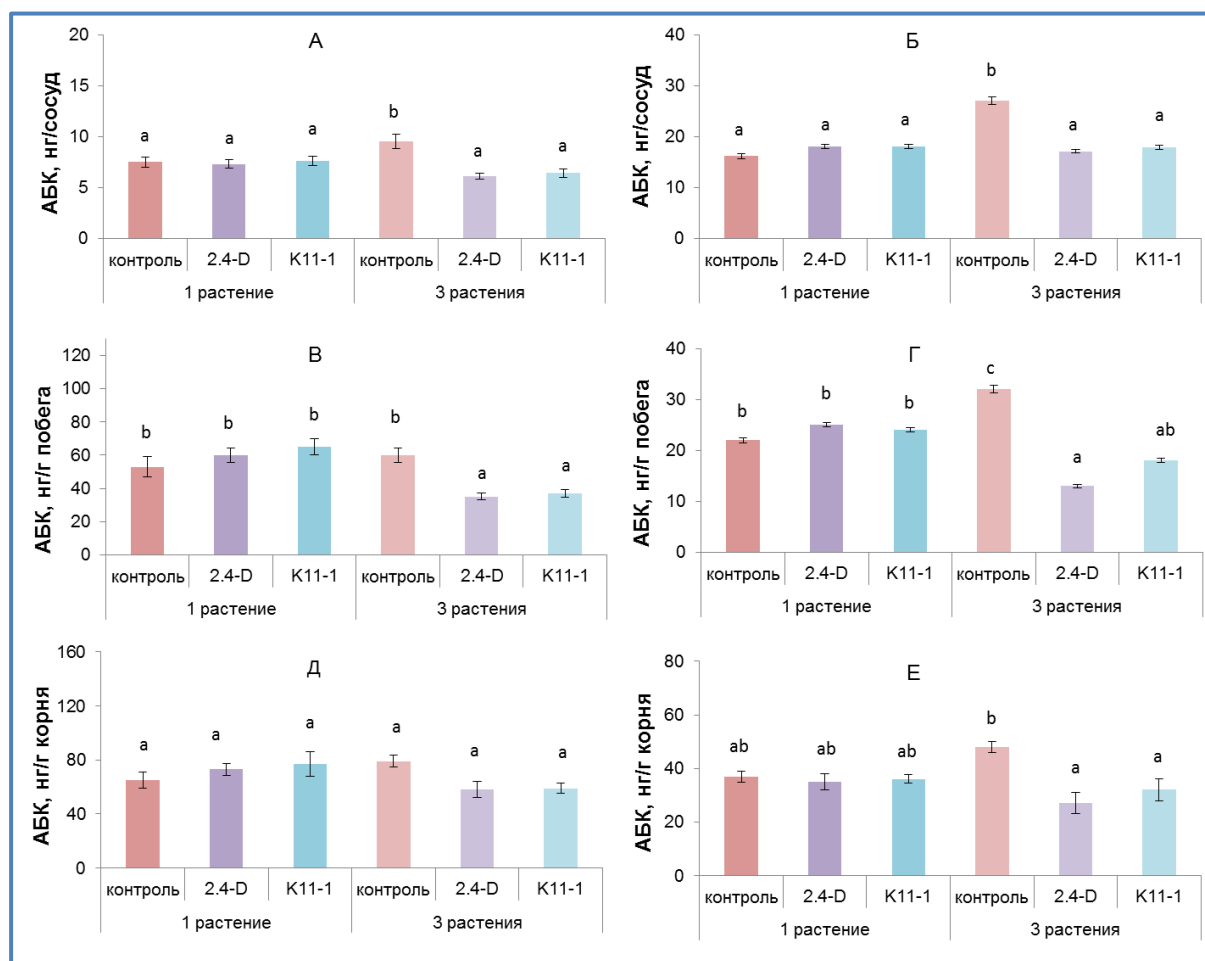
В очередной раз мы получили подтверждение того, что довольно быстрое снижение скорости роста у растений в плотных посадках является реакцией на сигналы о присутствии конкурентов, а не на дефицит ресурсов (рис. 1). Увеличение плотности посадки от одного до трех растений на горшок приводило к снижению массы побегов и корней уже через четверо суток экспозиции. Через десять суток ростовая реакция становилась более выраженной – масса побегов конкурирующих растений снижалась по сравнению с одиночными растениями уже на 20 %, а корней на 30%.



**Рис. 1. Масса побега (А, Б) и корня (В, Г) растений салата через 4 (А,В) и 10 (Б,Г) суток после посадки растений по одному и по три в вегетационный сосуд и обработки почвы суспензией клеток *P. plecoglossicida* 2.4-D и *P. veronii* IB K11-1 до конечной концентрации 10<sup>7</sup> КОЕ/г почвы. Достоверно отличающиеся значения (n=12) обозначены разными буквами (p < 0.05, ANOVA, тест Дункана).**

Обработка почвы бактериями - деструкторами АБК *P. plecoglossicida* 2.4-D и *P. veronii* IB K11-1 полностью предотвращала подавление роста конкурирующих растений, а в случае 2.4-D через 10 суток даже несколько увеличивала массу побегов по сравнению

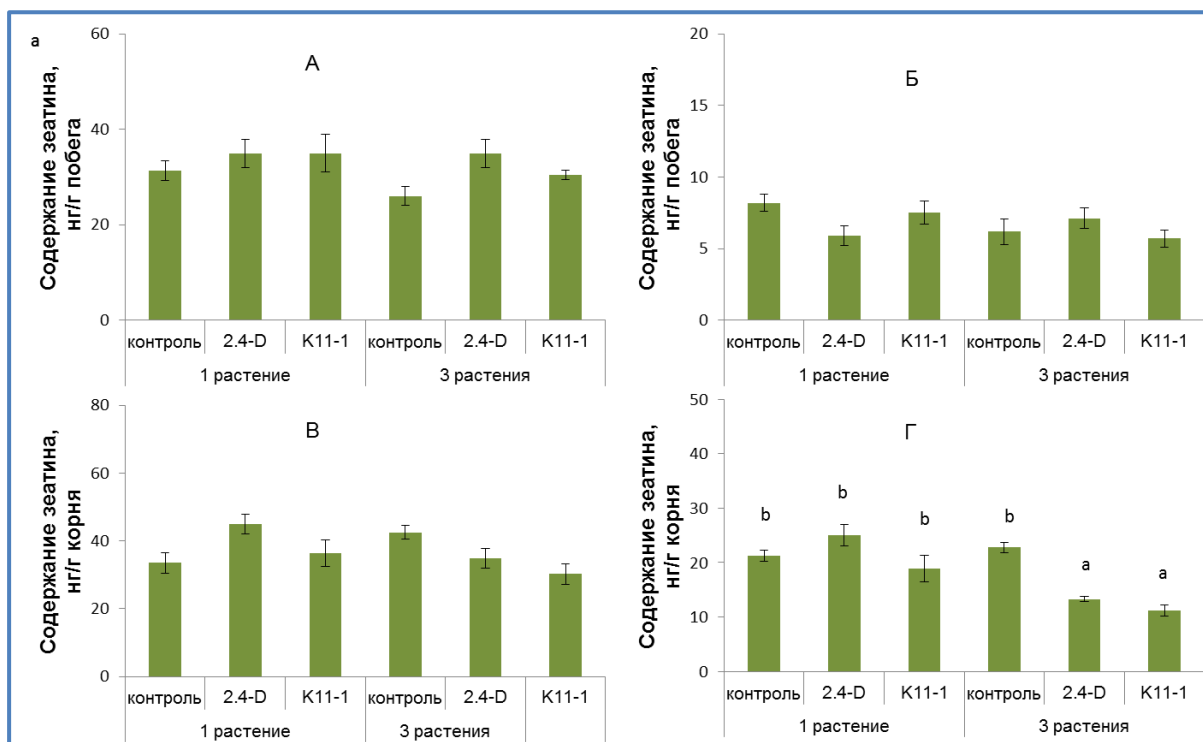
с одиночными растениями (рис. 1Б). Обе бактерии (рис. 2А,Б), начиная с четвертых суток, снижали до уровня одиночных растений содержание почвенной АБК, которая накапливалась в горшках с тремя растениями. Бактерии также предотвращали накопление гормона в побегах конкурирующих растений, снижая ее содержание вдвое по сравнению с неинокулированными. Через 10 суток масса побегов растений обработанных K11-1 была несколько меньше чем у обработанных 2.4-D (рис. 1Б) на фоне недостоверных различий между содержанием гормона в побегах салата инокулированных клетками бактериальных штаммов 2.4-D и K11-1 (рис. 2В,Г).



**Рис. 2.** Содержание АБК в почве (А, Б), побеге (В, Г) и корне (Д, Е) растений салата через 4 (А, В, Д) и 10 (Б, Г, Е) суток после посадки растений по одному и по три в вегетационный сосуд и обработки почвы суспензией клеток *P. plecoglossicida* 2.4-D и *P. veronii* IB K11-1 до конечной концентрации  $10^7$  КОЕ/г почвы. Достоверно отличающиеся значения ( $n = 12$ ) обозначены разными буквами ( $p < 0.05$ , ANOVA, тест Дункана).

В корнях растений салата не было выявлено существенных изменений АБК в начале эксперимента (рис 2 Д). Через 10 суток в результате воздействия повышенной плотности посадки также не обнаружено достоверного повышения содержания АБК в корнях конкурирующих растений, и достоверных различий между обработанными конкурирующими и одиночными растениями (рис 3 Е). Но было достоверным некоторое снижение содержания АБК у растущих по три в горшке инокулированных бактериями растений по сравнению с неинокулированными.





**Рис. 4.** Содержание зеатина в побеге (А, Б) и корне (В, Г) растений салата через 4 (А, В) и 10 (Б, Г) суток после посадки растений по одному и по три в вегетационный сосуд и обработки почвы суспензией клеток *P. plecoglossicida* 2.4-D и *P. veronii* IB K11-1 до конечной концентрации  $10^7$  КОЕ/г почвы. Достоверно отличающиеся значения (n = 12) обозначены разными буквами (p < 0.05, ANOVA, тест Дункана).

Из описания результатов следует, что обработка растений салата, которые были посажены по три в один горшок, суспензией клеток бактерий деструкторов АБК *P. plecoglossicida* 2.4-D и *P. veronii* IB K11-1 приводила к изменению содержания не только АБК, но и ИУК и цитокининов. Почти двукратное снижение АБК в побегах конкурирующих растений при воздействии обеих бактерий (рис. 2В,Г) сопровождалось снижением температуры поверхности листьев (табл. 2), что свидетельствует о повышении транспирации [Kibler et al., 2023] чему могло способствовать обнаруженное снижение содержания гормона АБК, способного закрывать устьица [Hsu al., 2021].

**Таблица 2.** Температура поверхности листьев (°C) через 4 и 10 суток после посадки одного и трех растений салата в вегетационный сосуд и обработки песчаной почвы *P. plecoglossicida* 2.4-D и *P. veronii* IB K11-1 до уровня  $10^7$  КОЕ/г. Представлены средние значения ± SE. Достоверно отличающиеся значения (n = 20) обозначены разными буквами (p < 0.05, ANOVA, тест Дункана).

Обработка	Одно растение			Три растения		
	контроль	2.4-D	K11-1	контроль	2.4-D	K11-1
4 суток	20.4±0.1 <sup>ab</sup>	20.1±0.1 <sup>a</sup>	20.3±0.1 <sup>a</sup>	20.7±0.1 <sup>b</sup>	20.1±0.1 <sup>a</sup>	20.2±0.1 <sup>a</sup>
10 суток	23.4±0.1 <sup>a</sup>	23.3±0.1 <sup>a</sup>	23±0.1 <sup>a</sup>	23.9±0.1 <sup>b</sup>	23.3±0.1 <sup>a</sup>	23.2±0.1 <sup>a</sup>

Открытие устьиц улучшало газообмен и могло способствовать повышению скорости ассимиляции углекислого газа и росту растений. Но были и отличия между двумя бактериями по стимуляции роста побегов и корней конкурирующих растений. Если через 4 суток повышение массы побегов составляло для обеих бактерий около 30%, то через



10 суток эти цифры отличались в пользу влияния 2.4-D по сравнению с K11-1 (182 и 157%, соответственно, от неинокулированных конкурирующих растений). Активация роста корней конкурирующих растений через 4 суток под влиянием 2.4-D составляла 162%, а под влиянием K11-1 только 122%, но к 10 суткам эти различия частично нивелировались (171 и 158%, соответственно). Вероятно, это связано с разной динамикой ИУК в корнях после обработки растений разными бактериями. Через 4 суток содержание ИУК в обработанных 2.4-D корнях повышалось в большей степени (170 и 130%, соответственно), а к десятым суткам достоверно повышалось до 170% содержание гормона под влиянием K11-1. Возможно, с этой динамикой связана обнаруженная нами большая эффективность 2.4-D в стимуляции роста конкурирующих растений (рис. 1). Источником повышения необходимого для активации роста корней гормона ИУК могло быть применение для обработки бактерий штаммов *P. plecoglossicida* 2.4-D и *P. veronii* IB K11-1, которые, как было показано, способны синтезировать и выделять во внешнюю среду ауксин [Вакаева et al., 2020; Ryabova et al., 2024]. Небольшое увеличение массы одиночных растений салата под влиянием обоих штаммов бактерий также может быть обусловлено их способностью к продукции ауксинов, небольшое накопление которых было обнаружено в побегах этих растений (рис. 3Г). Что касается цитокининов, в отличие от их влияния на рост побегов, они тормозят рост корней [Zürcher, Müller, 2018]. В наших опытах под влиянием бактерий обоих штаммов содержание зеатина снижалось по сравнению с неинокулированными растениями, что также могло способствовать поддержанию роста корней. Сохранение высокого уровня ауксинов и зеатина в побеге также могло способствовать поддержанию роста растений в условиях конкуренции или плотной посадки растений салата при обработке их деструкторами АБК. Сходное проявление бактериями, относящимися к разным штаммам *P. plecoglossicida* 2.4-D и *P. veronii* IB K11-1, свойства снижать негативное влияние конкурентных отношений на рост растений салата обусловлено способностью к деструкции АБК, а также к синтезу ИУК.

Таким образом, результаты исследований применения бактерий-деструкторов АБК, свидетельствуют о том, что биопрепараты, содержащие метаболизующие АБК бактерии, могут быть перспективными для повышения устойчивости растений в условиях плотной посадки. Основным механизмом их действия может быть активация газообмена путем позитивного влияния на устьичную проводимость в результате снижения АБК в побегах растений. Позитивное влияние таких бактерий на рост растений дополняется их прямым влиянием на содержание ауксинов, активирующих рост корней.

#### ФИНАНСОВАЯ ПОДДЕРЖКА

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФ № 23–26–00104.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Bakaeva M., Kuzina E., Vysotskaya L., et al. Capacity of pseudomonas strains to degrade hydrocarbons, produce auxins and maintain plantgrowth under normal conditions and in the presence of petroleum contaminants // *Plants*. 2020. V. 9. P. 379. DOI: [10.3390/plants9030379](https://doi.org/10.3390/plants9030379)
2. Cartelat A., Cerovic Z.G., Goulasa Y., et al. Optically assessed contents of leaf polyphenolics and chlorophyll as indicators of nitrogen deficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Field Crops Research*. 2005. V. 91 (1). P. 35–49. DOI: [10.1016/j.fcr.2004.05.002](https://doi.org/10.1016/j.fcr.2004.05.002)
3. Chetverikov S.P., Sharipov D.A., Korshunova T.Y., et al. Degradation of perfluorooctanyl sulfonate by strain *Pseudomonas plecoglossicida* 2.4-D // *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2017. V. 53. P. 533–538. DOI: [10.1134/S0003683817050027](https://doi.org/10.1134/S0003683817050027)
4. Goulas Y., Cerovic Z.G., Cartelat A., et al. Dualex: a new instrument for field measurements of epidermal ultraviolet absorbance by chlorophyll fluorescence // *Applied Optics*. 2004. V. 43. P. 4488–4496. DOI: [10.1364/AO.43.004488](https://doi.org/10.1364/AO.43.004488)
5. Hsu P.-K., Dubeaux G., Takahashi Y., et al. Signaling mechanisms in abscisic acid-mediated stomatal closure. *The Plant Journal*. 2021. V. 105 (2). P. 307–321. DOI: [10.1111/tpj.15067](https://doi.org/10.1111/tpj.15067)
6. Kibler C.L., Trugman A.T., Roberts D.A., et al. Evapotranspiration regulates leaf temperature and respiration in dryland vegetation // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2023. V. 339. P. 109560. DOI: [10.1016/j.agrformet.2023.109560](https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2023.109560)
7. Kim S.H., Lieth J.H. A coupled model of photosynthesis, stomatal conductance and transpiration for a rose leaf (*Rosa hybrida* L.) // *Annals of Botany*. 2003. V. 91. P. 771–781. DOI: [10.1093/aob/mcg080](https://doi.org/10.1093/aob/mcg080)
8. King E.O., Ward M.K., Raney D.E. Two simple media for the demonstration of pyocyanin and fluorescein // *Journal of Laboratory and Clinical Medicine*. 1954. V. 44. P. 301–307.
9. Mertens S., Verbraeken L., Sprenger H., et al. Monitoring of drought stress and transpiration rate using proximal thermal and hyperspectral imaging in an indoor automated plant phenotyping platform // *Plant Methods*. 2023. V. 19. P. 132. DOI: [10.1186/s13007-023-01102-1](https://doi.org/10.1186/s13007-023-01102-1)
10. Morgan B.E., Caylor K.K. Estimating fine-scale transpiration from UAV-derived thermal imagery and atmospheric profiles // *Water Resources Research*. 2023. V. 59. P. e2023WR035251. DOI: [10.1029/2023WR035251](https://doi.org/10.1029/2023WR035251)
11. Pierik R., Ballare C.L. Control of plant growth and defense by photoreceptors: From mechanisms to opportunities in agriculture // *Molecular Plant*. 2021. V. 14. P. 61–76. DOI: [10.1016/j.molp.2020.11.021](https://doi.org/10.1016/j.molp.2020.11.021)
12. Rivas M.Á., Frierio I., Alarcón M.V., et al. Auxin-cytokinin balance shapes maize root architecture by controlling primary root elongation and lateral root development // *Frontiers in Plant Science*. 2022. V. 13. P. 836592. DOI: [10.3389/fpls.2022.836592](https://doi.org/10.3389/fpls.2022.836592)
13. Romanov G.A., Schmülling T. On the biological activity of cytokinin free bases and their ribosides // *Planta*. 2022. V. 255. P. 27. DOI: [10.1007/s00425-021-03810-1](https://doi.org/10.1007/s00425-021-03810-1)
14. Ryabova A.S., Kuzmina Yu.L., Galimsyanova N.F., et al. ABA-degrading strains of bacteria of the genus *Pseudomonas* and their influence on wheat growth // *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2024. V. 60 (5). P. 925–930. DOI: [10.1134/S0003683824604566](https://doi.org/10.1134/S0003683824604566)
15. Su Y.-H., Liu Y.-B., Zhang X.-S. Auxin-cytokinin interaction regulates meristem development // *Molecular Plant*. 2011. V. 4. P. 616–625. DOI: [10.1093/mp/ssr007](https://doi.org/10.1093/mp/ssr007)

16. Tang Y.J., Liesche J. The molecular mechanism of shade avoidance in crops – How data from *Arabidopsis* can help to identify targets for increasing yield and biomass production // *Journal of Integrative Agriculture*. 2017. V. 16. P. 1244–1255. [DOI: 10.1016/S2095-3119\(16\)61434-X](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(16)61434-X)
17. Veselov S.Yu., Kudoyarova G.R., Egutkin N.L., et al. Modified solvent partitioning scheme providing increased specificity and rapidity of immunoassay for indole 3-acetic acid // *Physiologia Plantarum*. 1992. V. 86. P. 93–96. [DOI: 10.1111/j.1399-3054.1992.tb01316.x](https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1992.tb01316.x)
18. Vysotskaya L., Wilkinson S., Davies W.J., et al. The effect of competition from neighbours on stomatal conductance in lettuce and tomato plants // *Plant, Cell and Environment*. 2011. V. 34. P. 729–737. [DOI: 10.1111/j.1365-3040.2011.02277.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02277.x)
19. Vysotskaya L., Arkhipova T., Kudoyarova G., et al. Dependence of growth inhibiting action of increased planting density on capacity of lettuce plants to synthesize ABA // *The Journal of Plant Physiology*. 2018. V. 220. P. 69–73. [DOI: 10.1016/j.jplph.2017.09.011](https://doi.org/10.1016/j.jplph.2017.09.011)
20. Vysotskaya L., Martynenko E., Ryabova A., et al. The growth-inhibitory effect of increased planting density can be reduced by abscisic acid-degrading bacteria // *Biomolecules*. 2023. V. 13. P. 11. [DOI: 10.3390/biom13111668](https://doi.org/10.3390/biom13111668)
21. Yun-jia T., Liesche J. The molecular mechanism of shade avoidance in crops – How data from *Arabidopsis* can help to identify targets for increasing yield and biomass production // *Journal of Integrative Agriculture*. 2017. V. 16 (6). P. 1244–1255. [DOI: 10.1016/S2095-3119\(16\)61434-X](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(16)61434-X)
22. Zhang Y., Xu Z., Jun L., et al. Optimum planting density improves resource use efficiency and yield stability of rainfed maize in semiarid climate // *Frontiers in Plant Science*. 2021. V. 12. P. 752606. [DOI: 10.3389/fpls.2021.752606](https://doi.org/10.3389/fpls.2021.752606)
23. Zürcher E., Müller B. Cytokinin synthesis, signaling, and function – Advances and new insights // *International Review of Cell and Molecular Biology*. 2016. V. 324. P. 1–38 [DOI: 10.1016/bs.ircmb.2016.01.001](https://doi.org/10.1016/bs.ircmb.2016.01.001)

**Цитировать как**

Мартыненко Е.В., Рябова А.С., Кудоярова Г.Р., Четвериков С.П., Высоцкая Л.Б. АБК-метаболизующие бактерии влияют на содержание АБК, ИУК и цитокининов и снижают негативное влияние на рост растений салата при загущенной посадке // *Экобиотех*, 2024, Т. 7 № 3. С. 193-203. [DOI: 10.31163/2618-964X-2024-7-3-193-203](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2024-7-3-193-203) [EDN: DIPXBZ](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2024-7-3-193-203)

**Cited as**

Martynenko E.V., Ryabova A.S., Kudoyarova G.R., Chetverikov S.P., Vysotskaya L.B. ABA-metabolizing bacteria influence the content of ABA, IAA and cytokinins and reduce the negative effect of thickened planting on growth in lettuce plants. *Ėkobioteh.* 2024, V.7 (3). P.193-203. [DOI: 10.31163/2618-964X-2024-7-3-193-203](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2024-7-3-193-203) [EDN: DIPXBZ](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2024-7-3-193-203) (In Rus.)