

**СОВМЕСТНОЕ ВЛИЯНИЕ ГУМАТОВ И РИЗОБАКТЕРИЙ НА РОСТ И ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ
САЖЕНЦЕВ СПИРЕИ ЯПОНСКОЙ (*SPIRAEA JAPONICA*, L.F.)**

Р.С. Иванов^{1*}, М.Д. Тимергалин¹, С.П. Четвериков¹, Н.А. Рязанова², З.Х. Шигапов², А.М. Назаров³, Г.Р. Кудоярова¹

¹Уфимский институт биологии и ²Южно-Уральский ботанический сад-институт Уфимского федерального исследовательского центра РАН, Уфа, Россия;

³ Уфимский государственный нефтяной технологический университет, Уфа, Россия

*Эл. почта: ivanovirs@mail.ru

Статья поступила в редакцию 12.03.2025; принята к печати 07.04.2025

Кустарник спирея японская (*Spiraea japonica*, L.F.) широко используется в городском озеленении. Для улучшения качества саженцев применяют препараты гуминовых веществ и рост-стимулирующих бактерий. Гуминовые вещества осуществляют транспорт, защиту бактерий и облегчают им колонизацию корней, а также стимулируют высвобождение органических кислот из корней растений, которые являются источником питания для этих бактерий. Ризобактерии, стимулирующие рост растений, со своей стороны повышают доступность питательных веществ, выработку фитогормонов, развитие побегов и корней и могут помочь растениям противостоять биотическим и абиотическим стрессам. В настоящей работе был показан кумулятивный положительный эффект применения препаратов гуминовых веществ и штаммов ризосферных рост-стимулирующих бактерий *Pseudomonas chlororaphis* 4CH и *Pseudomonas protegens* DA1.2 на рост и состояние саженцев спиреи. В частности, растения после комбинированных обработок гуматами и бактериями имели наибольшую массу побега и корня, повышенное содержание хлорофилла и индекс азотного баланса. Стимулирующее действие бактерий связано, по данным литературы, с их способностью продуцировать ауксины, а рост-стимулирующее действие гуминовых веществ – с возможным присутствием в их составе ауксинподобных веществ. Показана перспективность совместного использования бактериальных препаратов с гуматами для повышения жизнестойкости и скорости роста саженцев спиреи Японской и, возможно, других декоративных кустарников.

Ключевые слова: Спирея японская (*Spiraea japonica*, L.F.); гуминовые вещества; ризобактерии; *Pseudomonas chlororaphis* 4CH; *Pseudomonas protegens* DA1.2.

Joint effects of humates and rhizobacteria on the growth and viability of Japanese spiraea (*Spiraea japonica*, L.F.) seedlings

R.S. Ivanov^{1*}, M.D. Timerlagin¹, S.P. Chetverikov¹, N.A. Riazanova², Z.H. Shigapov², A.M. Nazarov³, G.D. Kudoyarova¹

¹Ufa Institute of Biology and ²South-Urals Botanical Garden Institute of Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Ufa, The Russian Federation; ³Ufa State Oil Technology University, Ufa, the Russian Federation

Email: ivanovirs@mail.ru

The shrubs Japanese spiraea (*Spiraea japonica*, L.F.) is widely used in urban gardening. To improve the quality of seedlings, humates and growth-stimulating bacteria preparations are often applied. Humates enhance bacterial transport, bacterial safety, and colonization of roots by bacteria and stimulate organic acid release from roots, the acids serving as nutrients for bacteria. Rhizobacteria stimulate plant development by facilitating nutrient availability, phytohormone production, and roots and branches sprouting and by enhancing plant ability to tolerate biotic and abiotic stresses. We have demonstrated a cumulative effect of applying a humate preparation combined with growth stimulatory rhizobacteria strains *Pseudomonas chlororaphis* 4CH and *Pseudomonas protegens* DA1.2 on the condition and growth of spiraea seedlings. In particular, the plants subjected to the joint effect of both agents exhibit the highest shoot and root sizes, chlorophyll content, and nitrogen balance index. The stimulatory effect of bacteria is associated, according to literature, with their ability to produce auxins, and the growth-stimulating effect of humic substances is associated with the possible presence of auxin-like substances in their composition.. The combined use of humates and rhizobacteria preparations is a promising approach to improving the viability and growth of Japanese spiraea and probably other decorative shrubs.

Keywords: Japanese spiraea (*Spiraea japonica*, L.F.), humates, rhizobacteria, *Pseudomonas chlororaphis* 4CH; *Pseudomonas protegens* DA1.2.

Введение

Для озеленения городов необходимо достаточное количество и качество саженцев. Использование биостимуляторов является перспективным подходом для повышения количества и качества посадочного материала. Среди биостимуляторов, применяемых для улучшения качества саженцев, чаще других упоминаются препараты гуминовых веществ (продуктов разложения органического вещества, извлеченного из бурых углей, торфа и других источников) [1, 16] и рост-стимулирующих бактерий [36, 11]. Гуминовые вещества (ГВ) относительно устойчивы к микробной активности, действуют как переносчик микроорганизмов [22, 44] и могут обеспечивать защиту микроорганизмов в своих гидрофобных доменах [15]. Кроме того, ГВ способны стимулировать высвобождение органических кислот из корней растений. Эти

соединения являются источником питания для рост-стимулирующих бактерий, что может усиливать рост корней растений и их колонизацию микроорганизмами, создавая ряд преимуществ как для здоровья растений, так и для почвы [31, 26]. Положительное влияние ГВ на метаболизм растений проявляется в функционировании клеточных мембран и стимуляции поглощения питательных веществ [40, 25]. ГВ также влияют на рост растений как гормон-подобные вещества [24, 9].

Ризобактерии, стимулирующие рост растений, повышают доступность питательных веществ, выработку фитогормонов, развитие побегов и корней и могут помочь растениям противостоять биотическим и абиотическим стрессам [14]. Эти бактерии могут способствовать росту растений, используя собственный метаболизм (растворяя фосфаты, вырабатывая гормоны) или прямо влиять на метаболизм растений, увеличивая поглощение воды и минералов [33, 42]. Часто препараты ГВ [45, 27] и бактерий [6, 8] используют в растениеводстве на посевах травянистых растений, однако в большинстве случаев гуматы и бактерии применялись по отдельности. Вместе с тем, немногочисленные исследования показали, что сочетание препаратов бактерий и гуматов позволяет получить более выраженный рост-стимулирующий эффект как на травянистых [15, 31], так и на древесных растениях [28, 29], чем при обработке каждым из препаратов по отдельности.

Целью нашего исследования является изучение эффекта применения препаратов гуминовых веществ, штаммов бактерий *Pseudomonas chlororaphis* 4CH и *Pseudomonas protegens* DA1.2 а также их сочетания на рост и развитие саженцев листопадных декоративных кустарников спиреи японской (*Spiraea japonica*, L.F.). Ранее нами было изучено влияние бактерий этих штаммов и их сочетания с гуматами на рост саженцев деревьев [2] и была выявлена зависимость действия этих биостимуляторов от вида растений [29]. В данной работе впервые в качестве объекта были изучены кустарниковые растения.

Материалы и методы исследований

Бактериальные штаммы и среды для их культивирования. В работе использовали два штамма грамотрицательных бактерий из коллекции микроорганизмов Уфимского института биологии, выделенные из природных источников: *Pseudomonas protegens* DA1.2 (депонирован во Всероссийской коллекции микроорганизмов В-3542D), описан в статье Четверикова и др. [12]) и *Pseudomonas chlororaphis* 4CH (депонирован в коллекции микроорганизмов УИБ-57) [3]). Эти штаммы бактерий были выбраны для обработки саженцев спиреи японской (*Spiraea japonica*, L.F.), поскольку в предыдущих опытах их сочетание с гуматами стимулировало рост саженцев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), тополя (*Populus italica pyralis* × *P. nigra*), липы крупнолистной (*Tilia platyphyllos* Scop.) и каштана конского (*Aesculus hippocastanum* L.) [29]. Бактерии культивировали в колбах Эрленмейера на среде Кинга Б (2% пептона, 1% глицерина, 0,15% K_2HPO_4 , 0,15% $MgSO_4 \cdot 7H_2O$) на шейкере Innova 40R (Нью-Брансуик, Нью-Джерси, США) при 160 об/мин в течение 48 ч при 28°C [18]. Количество клеток в культурах измеряли нанесением серийных разведений на среду Кинга Б с агар-агаром (15 г/л) и последующим подсчетом количества колониеобразующих единиц (КОЕ) [18]. Бактериальную культуру разбавляли стерильной водой и получали раствор для обработки растений.

Извлечение гуминовых веществ. В качестве источника ГВ веществ использовался бурый уголь (Тюльганское месторождение, Оренбургская обл., РФ). Уголь смешивали с 0,1 М КОН в соотношении 1:10 и ГВ экстрагировали в течение двух часов при перемешивании при 1500 об/мин. Осадок удаляли центрифугированием при 12000 об/мин в течение 10 мин [18].

Условия роста растений, обработка и измерения. В нашем исследовании была применена стандартная технология выращивания саженцев деревьев в питомниках, однако совместная обработка саженцев кустарников бактериями и гуматами использовалась впервые. Мы адаптировали методику, ранее успешно применявшуюся на пшенице [18]. Эксперименты проводились на территории Южно-Уральского Ботанического сада-института УНЦ РАН. Для опыта использовали черенки сорта «Gold mound» Спиреи японской (*Spiraea japonica*, L.F.) — листопадных декоративных кустарников семейства Розовые. Этот сорт является популярным благодаря своей круглогодичной декоративности, стилистической гибкости, неприхотливости и высокой выносливости, что делает его широко востребованным в городском озеленении. Размножение проводили полуодревесневшими черенками. В первой декаде июля срезали однолетние побеги, толщиной 3-5 мм. Из них нарезали черенки длиной 10-15 см. Черенки высаживали в грунт на 2/3 их длины под углом 45° к поверхности земли. Укоренение производили в парниках с туманообразующей установкой. В почвенную смесь (чернозём, песок, перегной в соотношении 3:1:1) в горшках объемом 1 л с черенками вносили по 100 мл бактериальной взвеси ($(4 \pm 0,5) \times 10^9$ КОЕ/мл) и ГВ (2 г/л) по отдельности или в комбинации раз в месяц. Контрольные растения обрабатывали таким же количеством воды без добавок. Растения поливали регулярно. Через два месяца устьичную проводимость измеряли с помощью порометра/флуориметра LI-600 (LI-COR Biosciences, Линкольн, Небраска, США). Определяли содержание хлорофилла и флавоноидов в листьях и проводили расчет индекса азотного баланса (NBI) с помощью прибора DUALEX SCIENTIFIC+ (FORCE-A, Париж, Франция). Через три месяца после посадки саженцев измеряли сырую массу побегов и корней.

Определение содержания ауксина в культуральной среде. Концентрацию индолилуксусной кислоты (ИУК), действующей на растения как ауксин, измеряли в бактериальных средах на второй день

культивирования, следуя методике Veselov et al. [41]. Для этого 1 мл бактериальной культуральной среды разбавляли дистиллированной водой до 6 мл и подкисляли с помощью HCl до pH 2,5 для экстракции ИУК диэтиловым эфиром. Затем ИУК извлекали из диэтилового эфира в раствор NaHCO₃ и повторно экстрагировали диэтиловым эфиром из подкисленной водной фазы. Анализ ИУК проводился иммуноферментным методом, используя специфические антитела против ИУК, как описано в Arkhipova et al. [7]. Надежность метода обеспечивается специфичностью антител к ИУК и эффективностью экстракции, позволяющей минимизировать количество примесей за счет уменьшения объема экстрагентов на каждом этапе разделения растворителей. Эффективность очистки ИУК перед иммуноферментным анализом подтверждена хроматографией: пики иммунореактивности совпадали только со стандартами ИУК.

Статистика. Данные были обработаны с использованием программы Statistica версии 10 (Statsoft, Москва, Россия) и представлены как средние значения $\pm$ стандартная ошибка. Статистическая значимость различий между средними была оценена с помощью дисперсионного анализа при использовании критерия Дункана. Значимыми считали различия при ($p < 0,05$). На графиках средние значения, которые статистически различаются, обозначены разными буквами. Число повторений (n) указано в подписях к рисункам.

Работа проводилась с использованием оборудования центра коллективного пользования УФИЦ РАН «Агидель».

Результаты и обсуждение

Результаты определения концентрации ИУК в культуральной жидкости бактерий *P. protegens* DA1.2 и *P. chlororaphis* 4CH (868 ± 52 и 842 ± 47 нг/мл соответственно) свидетельствует об одинаковой способности синтезировать этот ауксин изученными штаммами.

Как видно на рис. 1, все виды обработок привели к заметному увеличению размера побегов и корней при сравнении с контролем.



Рис. 1. Фото трехмесячных саженцев спиреи японской после обработок суспензией бактерий *P. chlororaphis* 4CH, *P. protegens* DA1.2 и гуминовыми веществами (GB) отдельно и в комбинациях с бактериями (4CH + GB и DA1.2 + GB).

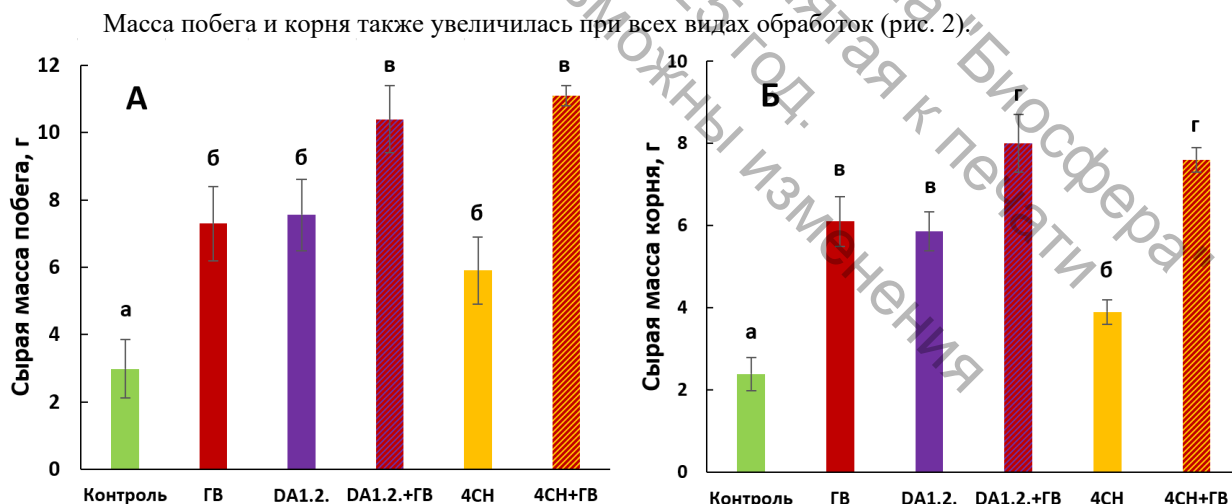


Рис. 2. Сырая масса побега (а) и корня (б) трехмесячных саженцев спиреи японской после обработок суспензиями бактерий *P. chlororaphis* 4CH и *P. protegens* DA1.2 и гуминовыми веществами (GB) отдельно и в комбинациях с бактериями (4CH + GB и DA1.2 + GB). Значимо различающиеся данные помечены разными буквами; n = 10

У растений после комбинированных обработок с использованием DA1.2+GB и 4CH+GB массы побега (10 ± 1 и $11.0 \pm 0,3$ г соответственно) и корня ($8.0 \pm 0,7$ и $8.0 \pm 0,3$ г) были наибольшими, у растений из контрольной

группы – наименьшими (3.0 ± 0.9 и 2.0 ± 0.4 г), у обработанных по-отдельности ГВ (7.0 ± 1.2 и 6.0 ± 0.6 г) или DA1.2. (8.0 ± 1.1 и 6.0 ± 0.5 г) и 4СН (6 ± 1 и 4.0 ± 0.3 г) – промежуточными. Растения, обработанные биостимуляторами по отдельности, не различались между собой по массе побега. Прибавка массы корней в сравнении с контролем была минимальной у растений, обработанных штаммом 4СН.

Ранее было показано, что в условиях засухи рост-стимулирующие бактерии приводили в сочетании с гуминовыми веществами к более сильному накоплению корневой массы, чем по отдельности [4, 38]. Стимулирующее действие бактерий на рост корней объясняют их способностью продуцировать ауксины [20], а рост-стимулирующее действие гуминовых веществ – присутствием в их составе ауксинподобных веществ [39]. Аргументом в пользу роли ауксинов в действии препаратов ГВ и бактерий на рост корней является хорошо известная способность этих гормонов влиять на ветвление корневой системы [23]. Более высокую эффективность комбинированного препарата бактерии и ГВ по сравнению с применением каждого из них по отдельности можно объяснить не только простым повышением уровня ауксинов в результате суммирования бактериальных и содержащихся в составе ГВ гормонов, но и способностью ГВ стимулировать экссудацию корнями органических веществ, являющихся субстратом для роста бактерий, а также продукции ими ауксинов из выделяемого корнями триптофана [19]. Также ГВ способны повышать уровень колонизации корней бактериями, модифицируя структуру клеточных стенок с помощью АТФ-азы, активность которой возрастает под влиянием ГВ [31].

Представляет интерес тот факт, что при обработке растений спиреи бактерии штамма 4СН в меньшей степени способствовала активации роста корней, чем бактерии штамма DA1.2, в то время как *in vitro* эти штаммы продуцировали одинаковое количество ауксинов. Ранее было показано, что влияние бактерий на содержание ауксинов в растениях и активацию роста корней зависит не только от их потенциальной способности продуцировать ауксины *in vitro*, но и от способности колонизировать корни растений [21]. Результаты оценки влияния изученных нами штаммов бактерий на рост корней зависели от вида растений: при обработке саженцев сосны большая способность стимулировать рост корней была зарегистрирована у штамма DA1.2, а в случае растений каштана конского – у штамма 4СН [29]. Таким образом, можно предполагать, что более низкая способность штамма 4СН стимулировать рост корней могла быть обусловлена пониженной колонизацией корней спиреи бактериями этого штамма.

Измерение устьичной проводимости (рис. 3) показало, что все виды обработок увеличивали этот показатель в той или иной степени, что должно было привести к увеличению потерь воды с транспирацией и в тоже время способствовать повышению газообмена и фотосинтеза. В наибольшей степени устьичная проводимость возрастала под влиянием обработки растений штаммом 4СН.

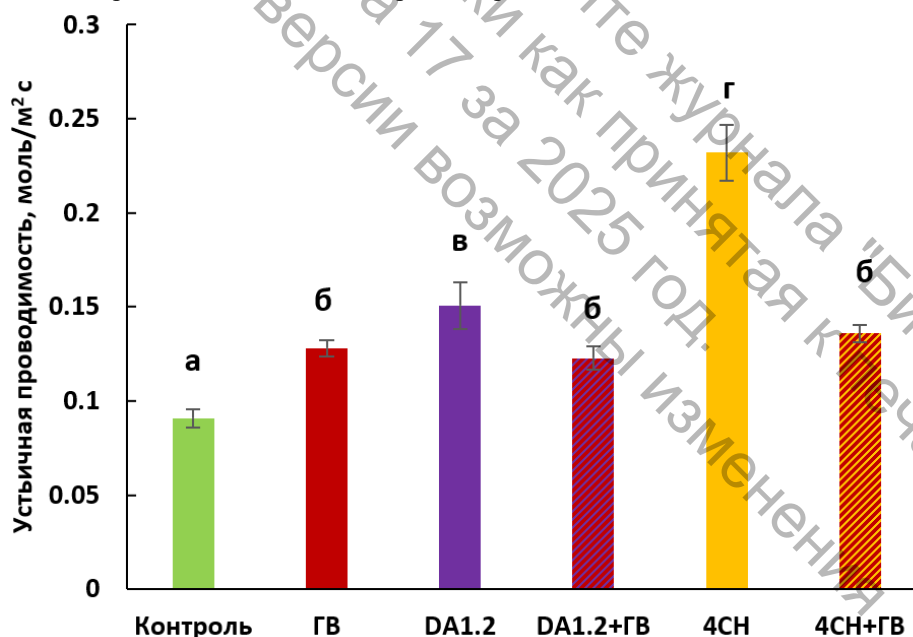


Рис. 3. Устьичная проводимость трехмесячных саженцев спиреи японской после обработок суспензией бактерий *P. chlororaphis* 4СН и *P. protegens* DA1.2 и гуминовыми веществами (ГВ) отдельно и в комбинациях с бактериями (4СН + ГВ и DA1.2 + ГВ). Значимо различающиеся данные помечены разными буквами; $n = 20$

Стимулирующее влияние ГВ на рост побега объясняют увеличением устьичной проводимости под влиянием ауксинов, содержащихся в их составе [34]. Эти гормоны могут влиять на состояние устьиц через изменение концентрации кальция в цитоплазме клеток при участии циклического гуанозинмонофосфата в качестве вторичного мессенджера [13]. Высокая устьичная проводимость, зарегистрированная у растений, обработанных штаммом 4СН, косвенно указывает на высокую концентрацию ауксинов в побегах этих растений, в то время как их концентрация в корнях, видимо, была пониженной. Ранее нами была показана

способность бактерий влиять на распределение гормонов между побегом и корнем [7]. Распределение гормонов между органами и тканями растений зависит от активности переносчиков [32], а бактерии способны влиять на экспрессию генов, кодирующих переносчики ауксинов [35]. В дальнейшей работе важно оценить как содержание ауксинов в побегах и корнях древесных растений, обработанных бактериями и ГВ, так и влияние биостимуляторов на экспрессию и активность переносчиков гормонов.

Таким образом, повышение устьичной проводимости под влиянием изученных нами биостимуляторов вполне объяснимо способностью использованных бактерий синтезировать образование ауксинов и известным из литературы присутствием ауксинов в составе ГВ [39]. Вместе с тем, требует объяснения тот факт, что обработка штаммом 4СН, который в наибольшей степени влиял на устьичную проводимость сеянцев спиреи, не приводила к большей стимуляции роста побега при сравнении с растениями, обработанными по отдельности штаммом DA1.2 и ГВ. Для поддержания устьичной проводимости и роста растений повышение транспирации в результате увеличения устьичной проводимости должно быть скомпенсировано возрастанием притока воды из корней за счет активации их роста. Как отмечалось выше, прибавка в весе корней у растений, обработанных штаммом 4СН, была минимальной и возможно недостаточной для балансирования возросшей транспирации адекватным притоком воды. В дальнейшей работе важно учитывать влияние обработок биостимуляторами на оводненность тканей побега для того, чтобы более ясно понять механизм их роста стимулирующего действия.

Оценка уровня хлорофиллов не выявила повышения их содержания под влиянием как бактерий, так и ГВ при их раздельном применении (рис. 4). Тем не менее, увеличение массы побегов под влиянием этих обработок свидетельствует о том, что продукция пигментов в расчете на целое растение должно было возрастать. Бактерии в сочетании с гуминовыми веществами значительно повышали суммарный уровень хлорофилла (Рис. 4). Поскольку в состав хлорофиллов входит азот, предпосылкой для поддержания уровня этих пигментов является увеличение доступности азота для растений [43]. Таким образом, данные по содержанию хлорофиллов у растений свидетельствуют о повышении доступности этого элемента под влиянием биостимуляторов.

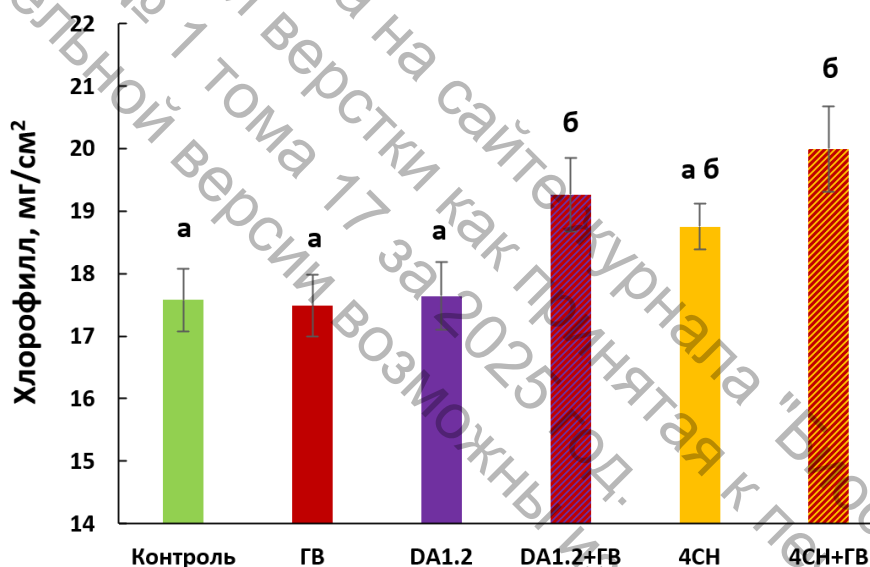


Рис. 4. Содержание хлорофилла в листьях спиреи японской через 2 месяца после посадки и обработок суспензиями бактерий *P. chlororaphis* 4СН и *P. protegens* DA1.2 и гуминовыми веществами (ГВ) отдельно и в комбинациях с бактериями (4СН + ГВ и DA1.2 + ГВ). Значимо различающиеся данные помечены разными буквами; n = 30

Содержание флавоноидов снижалось под влиянием обработки растений штаммом 4СН как отдельно, так и в сочетании с ГВ, а также при комбинации штамма DA1.2 и ГВ (Рис. 5). Известно, что содержание флавоноидов возрастает при дефиците азота и фосфора [37]. Поэтому снижение их уровня можно рассматривать как индикатор повышенной обеспеченности растений этими элементами. Бактерии повышают содержание азота в почве благодаря из способности фиксировать азот [5], и такая способность была зарегистрирована у штаммов бактерий, которые были использованы для обработки растений спиреи [28]. ГВ повышают доступность азота для растений стимулируя рост азотфиксирующих бактерий [17], которые присутствуют в почве, обработанной гуминовыми веществами. Также известна способность бактерий солиubilизировать фосфаты [19], и это их свойство было выявлено у штаммов бактерий, которыми обрабатывали растения спиреи [28]. ГВ также проявляют это свойство, благодаря их способности активировать транспортные АТФазы, стимулируя выброс протонов из клеток корней, подкисляющих почвенный раствор, повышая тем самым растворимость содержащихся в почве фосфатов [30].

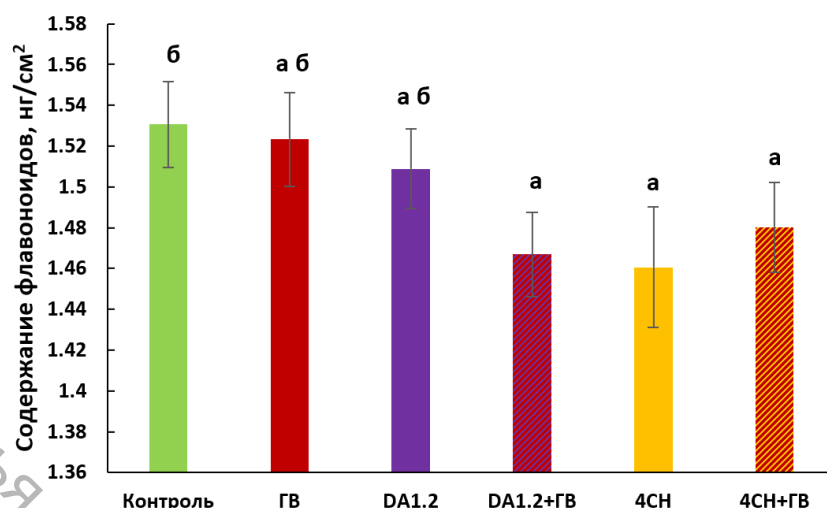


Рис. 5. Содержание флавоноидов в листьях спиреи японской через 2 месяца после посадки и обработок суспензиями бактерий *P. chlororaphis* 4CH и *P. protegens* DA1.2 и гуминовыми веществами (ГВ), отдельно и в комбинациях с бактериями (4CH + ГВ и DA1.2 + ГВ). Значимо различающиеся данные помечены разными буквами; n = 30

Предположение о повышении обеспеченности растений азотом, которое проявлялось в поддержании уровня хлорофиллов на фоне активации роста растений и в повышении их уровня при обработке растений сочетанием бактерий и ГВ, подтверждалось при оценке индекса азотного баланса (Рис. 6), который возрастал под влиянием штамма 4CH как отдельно, так и в сочетании с ГВ, а также при комбинации штамма DA1.2 и ГВ.

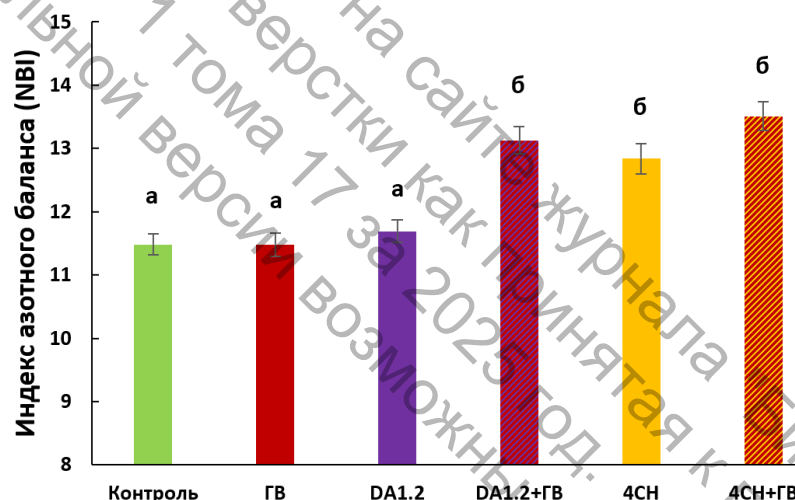


Рис. 6. Индекс азотного баланса (NBI) в листьях спиреи японской через 2 месяца после посадки и обработок суспензиями бактерий *P. chlororaphis* 4CH и *P. protegens* DA1.2 и гуминовыми веществами (ГВ) отдельно и в комбинациях с бактериями (4CH + ГВ и DA1.2 + ГВ). Значимо различающиеся данные помечены разными буквами; n = 30

Выводы

Исследование показало, что бактерии и гуминовые вещества оказывали значительное влияние на рост и развитие спиреи японской. Все виды обработок способствовали увеличению массы побегов и корней по сравнению с контрольной группой: *P. chlororaphis* 4CH, *P. protegens* DA1.2, гуминовые вещества – в 2 и более раза; а при совместных обработках бактериями и гуминовыми веществами (ГВ): 4CH+ГВ и DA1.2+ГВ – примерно в 3,5 раза, что свидетельствует о синергетическом действии этих компонентов. Все препараты, действующие по отдельности и совместно, увеличивали устьичную проводимость, а комбинации бактерий и гуминовых веществ значительно повышали уровень хлорофиллов. Штамм 4CH и совместное применение обоих штаммов с гуматами улучшали азотное питание растений, снижали содержание флавоноидов. Оба штамма бактерий в сочетании с гуматами были в равной степени эффективными. Таким образом, применение комбинированных сочетаний бактерий совместно с гуминовыми веществами обладает высоким потенциалом для улучшения выживаемости и ускорения роста саженцев.

Исследования поддержаны Российским Научным Фондом (грант № 25-26-00171).

ЛИТЕРАТУРА

Список русскоязычной литературы

1. Горбунова СВ, Сеньков АО, Файзулин ДХ. Опыт применения гуминового препарата при выращивании сеянцев хвойных пород с закрытой корневой системой в условиях Архангельской области. Сибирский лесной журнал. 2022; 1:41–51. <http://doi.org/10.15372/SJFS20220104>
2. Назаров АМ, Туктарова ИО, Четвериков СП, Иванов РС, Тимергалин М, Рязанова НА, Кудоярова ГР. Препараты на основе бактерий и гуматов для лесовосстановления и повышения депонирования углерода древесными растениями. Биосфера. 2023; 15(4): 308–316. <https://doi.org/10.24855/biosfera.v15i4.866>
3. Тимергалин МД, Феоктистова АВ, Рамеев ТВ, Бакаева МД, Стариков СН, Султангазин ЗР, Четвериков СП. Влияние ризосферных бактерий, способных к биосинтезу и/или деструкции фитогормонов, на ростовые характеристики и гормональный статус растений пшеницы в условиях дефицита воды. Агрохимия. 2024; 9: 51–57. <https://doi.org/10.31857/S0002188124090068>
4. Феоктистова АВ, Тимергалин МД, Рамеев ТВ, Четвериков СП. Совместное воздействие штамма PGPB *Pseudomonas plecoglossicida* 2,4-D и гуминовых веществ на рост, содержание фотосинтетических пигментов и фитогормонов в растениях пшеницы в условиях засухи. Агрохимия. 2023; 9: 28–36. <https://doi.org/10.31857/S0002188123090065>

Общий список литературы/Reference List

1. Gorbunova SV, Sen'kov AO, Fajzulin DH. [The experience of using a humic preparation for growing coniferous ball-rooted seedlings in the conditions of Arkhangelsk oblast]. Sibirskiy Lesnoy Zhurnal. 2022; 1:41–51. <http://doi.org/10.15372/SJFS20220104> (In Russ.)
2. Nazarov AM, Tuktarova IO, Chetverikov SP, Ivanov RS, Timergalin M, Ryazanova NA, Kudoyarova GR. [Bacteria- and humate-based preparations for forest restoration and for enhancing carbon sequestration by trees]. Biosfera. 2023; 15(4): 308–316. <https://doi.org/10.24855/biosfera.v15i4.866> (In Russ.)
3. Timergalin MD, Feoktistova AV, Rameev TV, Bakaeva MD, Starikov SN, Sultangazin ZR, Chetverikov SP. [Effect of rhizospheric bacteria capable of biosynthesis and/or destruction of phytohormones on the growth characteristics and hormonal status of wheat plants in conditions of water scarcity]. Agrokhimiya. 2024; 9: 51–57. <https://doi.org/10.31857/S0002188124090068> (In Russ.)
4. Feoktistova AV, Timergalin MD, Rameev TV, Chetverikov SP. [Combined effect of PGPR strains *Pseudomonas plecoglossicida* 2,4-D and humic substances on the growth, content of photosynthetic pigments and phytohormones in wheat plants in drought conditions]. Agrokhimiya. 2023; 9: 28–36. <https://doi.org/10.31857/S0002188123090065> (In Russ.)
5. Aasfar A, Meftah Kadmiri I, Azaroual SE, Lemriss S, Mernissi NE, Bargaz A, Zeroual Y, Hilali A. Agronomic advantage of bacterial biological nitrogen fixation on wheat plant growth under contrasting nitrogen and phosphorus regimes. Front Plant Sci. 2024; 15: 1388775. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1388775>
6. Arkhipova TN, Galimsyanova NF, Yu KL, Vysotskaya LB, Sidorova LV, Gabbasova IM, Melentiev AI, Kudoyarova GR. Effect of seed bacterization with plant growth-promoting bacteria on wheat productivity and phosphorus mobility in the rhizosphere. Plant Soil Environ. 2019; 65(6): 313–319. <https://doi.org/10.17221/752/2018-PSE>
7. Arkhipova T, Martynenko E, Sharipova G, Kuzmina L, Ivanov I, Garipova M, Kudoyarova G. Effects of plant growth promoting rhizobacteria on the content of abscisic acid and salt resistance of wheat plants. Plants. 2020; 9: 1429. <https://doi.org/10.3390/plants9111429>
8. Belimov AA, Dodd IC, Safronova VI, Dumova VA, Shaposhnikov AI, Ladatko AG, Davies WJ. Absciscic acid metabolizing rhizobacteria decrease ABA concentrations in planta and alter plant growth. Plant Physiol Biochem. 2014; 74: 84–91. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.10.032>
9. Cahyo AN, Ardika R, Saputra J, Wijaya T. Acceleration on the growth of rubber planting materials by using foliar application of humic acid. J Agric Sci. 2014; 36: 112–119. <http://doi.org/10.17503/agrivita.v36i2.397>
10. Calvo P, Nelson L, Kloepper JW. Agricultural uses of plant biostimulants. Plant Soil. 2014; 383: 3–41. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2131-8>
11. Chaiya L, Gavinlertvatana P, Teaumroong N, Pathomaree W, Chaiyasen A, Sungthong R, Lumyong S. Enhancing Teak (*Tectona grandis*) seedling growth by rhizosphere microbes: A sustainable way to optimize agroforestry. Microorganisms. 2021; 9:1990. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9091990>
12. Chetverikov SP, Chetverikova DV, Bakaeva MD, Kenjieva AA, Starikov SN, Sultangazin ZR. A promising herbicide-resistant bacterial strain of *Pseudomonas protegens* for stimulation of the growth of agricultural cereal grains. Appl Biochem Microbiol. 2021; 57:110–116. <https://doi.org/10.1134/S0003683821010051>
13. Cousson A, Vasseuseur A. Putative involvement of cytosolic Ca₂C and GTP-binding proteins in cyclic-GMP-mediated induction of stomatal opening by auxin in *Commelina communis* L. Planta. 1998; 206: 308–14
14. de Andrade LA, Santos CHB, Frezarini ET, Sales LR, Rigobelo EC. Plant growth-promoting rhizobacteria for sustainable agricultural production. Microorganisms. 2023;11(4):1088. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11041088>
15. da Silva MSRA, dos Santos BdMS, da Silva CSRA, da Silva CSRA, Antunes LFS, dos Santos RM, Santos CHB, Rigobelo EC. Humic substances in combination with plant growth-promoting bacteria as an alternative for sustainable agriculture. Front Microbiol. 2021; 12:719653. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.719653>

16. Ennab HA, Mohamed AH, El-Hoseiny HM, Omar AA, Hassan IF, Gaballah MS, Khalil SE, Mira AM, Abd El-Khalek AF, Alam-Eldein SM. Humic acid improves the resilience to salinity stress of drip-irrigated Mexican lime trees in saline clay soils. *Agronomy*. 2023; 13(7):1680. <https://doi.org/10.3390/agronomy13071680>
17. Ertani A, Pizzeghello D, Baglieri A, Cadili V, Tambone F, Gennari M, Nardi S. Humic-like substances from agro-industrial residues affect growth and nitrogen assimilation in maize (*Zea mays* L.) plantlets. *J Geochem Explor*. 2013; 129: 103-111. <https://doi.org/10.1016/j.gexplo.2012.10.001>
18. Feoktistova A, Bakaeva M, Timergalin M, Chetverikova D, Kendjieva A, Rameev T, Hkudaygulov G, Nazarov A, Kudoyarova G, Chetverikov S. Effects of humic substances on the growth of *Pseudomonas plecoglossicida* 2,4-D and wheat plants inoculated with this strain. *Microorganisms*. 2022; 10:1066. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10051066>
19. Jindo K, Canellas LP, Albacete A, Santos LF, Rocha RLF, Baia DC, Canellas NOA, Goron TL, Olivares FL. Interaction between humic substances and plant hormones for phosphorous acquisition. *Agronomy*. 2020; 10: 640. <https://doi.org/10.3390/agronomy10050640>
20. Kudoyarova G, Arkhipova T, Korshunova T, Bakaeva M, Loginov O, Dodd IC. Phytohormone mediation of interactions between plants and non-symbiotic growth promoting bacteria under edaphic stresses. *Front Plant Sci*. 2019; 10:1368. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01368>
21. Kudoyarova GR, Vysotskaya LB, Arkhipova TN, Kuzmina LYu, Galimsyanova NF, Sidorova LV, Gabbasova IM, Melentiev AI, Veselov SYu. Effect of auxin producing and phosphate solubilizing bacteria on mobility of soil phosphorus, growth rate, and P acquisition by wheat plants. *Acta Physiol Plant*. 2017; 39: 253 <https://doi.org/10.1007/s11738-017-2556-9>
22. Lahlou M, Harms H, Springael D, Ortega-Calvo J-J. Influence of soil components on the transport of polycyclic aromatic hydrocarbon-degrading bacteria through saturated porous. *Media Environ Sci Technol*. 2000; 34:3649-3656. <https://doi.org/10.1021/es000021t>
23. Meier M, Liu Y, Lay-Pruitt KS, Takahashi H, von Wirén N. Auxin-mediated root branching is determined by the form of available nitrogen. *Nat. Plants* 2020; 6: 1136–1145. <https://doi.org/10.1038/s41477-020-00756-2>
24. Muscolo A, Cutrupi S, Nardi S. IAA detection in humic substances. *Soil Biol. Biochem*. 1998; 30 (8/9): 1199 – 201. <https://doi.org/10.1007/s10886-006-9206-9>
25. Nardi S, Pizzeghello D, Muscolo A, Vianello A. Physiological effects of humic substances on higher plants. *Soil Bio. Biochem*. 2002; 34:1527-1536. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(02\)00174-8](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(02)00174-8)
26. Nardi S, Schiavon M, Francioso O. Chemical structure and biological activity of humic substances define their role as plant growth promoters. *Molecules*. 2021; 26:2256. <https://doi.org/10.3390/molecules26082256>
27. Nazarov AM, Garankov IN, Tuktarova IO, Salmanova ER, Arkhipova TN, Ivanov II, Feoktistova AV, Prostyakova ZG, Kudoyarova GR. Hormone balance and shoot growth in wheat (*Triticum durum* Desf.) plants as influenced by sodium humates of the granulated organic fertilizer. *Agric Biol*. 2020; 55:945–955. <https://doi.org/10.15389/agrobiol.2020.5.945eng>
28. Nazarov S, Chetverikov D, Chetverikova I, Tuktarova R, Ivanov R, Urazgildin I, Garankov G, Kudoyarova A. Microbial preparations combined with humic substances improve the quality of tree planting material needed for reforestation to increase carbon sequestration. *Sustainability*. 2023; 15: 7709. <https://doi.org/10.3390/su15097709>
29. Nazarov A, Chetverikov S, Timergalin M, Ivanov R, Ryazanova N, Shigapov Z, Tuktarova I, Urazgildin R, Kudoyarova G. Improving tree seedling quality using humates combined with bacteria to address decarbonization challenges through forest restoration. *Plants*. 2024; 13: 1452. <https://doi.org/10.3390/plants13111452>
30. Olaetxea M, Mora V, Bacaicoa E, Baigorri R, Garnica M, Fuentes M, Zamarreño AM, Spichal L, García-Mina JM. Root ABA and H⁺-ATPase are key players in the root and shoot growth-promoting action of humic acids. *Plant Direct*. 2019; 3(10): e00175. <https://doi.org/10.1002/pld3.175>
31. Olivares FL, Busato JG, de Paula AM, da Silva LL, Aguiar NO, Canellas LP. Plant growth promoting bacteria and humic substances: crop promotion and mechanisms of action. *Chem Biol Technol Agric*. 2017; 4:30 <https://doi.org/10.1186/s40538-017-0112-x>
32. Park J, Lee Y, Martinoia E, Geisler M. Plant hormone transporters: what we know and what we would like to know. *BMC Biol*. 2017; 15: 93. <https://doi.org/10.1186/s12915-017-0443-x>
33. Perez-Montano F, Alias-Villegas C, Bellogin RA, del Cerro P, Espuny MR, Jimenez-Guerrero I, Lopez-Baena FJ, Ollero FJ, Cubo T. Plant growth promotion in cereal and leguminous agricultural important plants: From microorganism capacities to crop production. *Microbiol Res*. 2014; 169:325–336. <http://doi.org/10.1016/j.micres.2013.09.011>
34. Russell L, Stokes AR, Macdonald H, Muscolo A, Nardi S. Stomatal responses to humic substances and auxin are sensitive to inhibitors of phospholipase A₂. *Plant Soil*. 2006; 283: 175–185. <https://doi.org/10.1007/s11104-006-0011-6>
35. Shen C, Yue R, Bai Y, Feng R, Sun T, Wang X, Yang Y, Tie S, Wang H. Identification and analysis of *Medicago truncatula* auxin transporter gene families uncover their roles in responses to *Sinorhizobium meliloti* infection. *Plant Cell Physiol*. 2015; 56(10): 1930–1943. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcv113>
36. Shinde S, Cumming JR, Collart FR, Noirot PH, Larsen PE. *Pseudomonas fluorescens* transportome is linked to strain-specific plant growth promotion in aspen seedlings under nutrient stress. *Front Plant Sci*. 2017; 8:348. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00348>

37. Stewart AJ, Chapman W, Jenkins GI, Graham I, Martin T, Crozier A. The effect of nitrogen and phosphorus deficiency on flavonol accumulation in plant tissues. *Plant Cell Environ.* 2001; 24: 1189–1197. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00768.x>
38. Timergalin MD, Feoktistova AV, Kendjieva AA, Nazarov AM, Chetverikov SP, Kudoyarova GR. The effect of bacterial treatment in combination with humic substances on growth, indicators of oxidative stress and water relations of wheat plants under soil water shortage. *Russ J Plant Physiol.* 2023; 70: 200. <https://doi.org/10.1134/S1021443723602409>
39. Trevisan S, Pizzeghello D, Ruperti B, Francioso O, Sassi A, Palme K, Quaggiotti S, Nardi S. Humic substances induce lateral root formation and the expression of the early auxin-responsive IAA19 gene and DR5 synthetic element in *Arabidopsis*. *Plant Biol.* 2010; 12: 604–614. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2009.00248.x>
40. Varanini Z, Pinton R. Humic substances and plant nutrition. In: Lüttge U, (Ed.), *Progr Bot.* 1995; 56: 97–117. https://doi.org/10.1007/978-3-642-79249-6_5
41. Veselov DS, Sharipova GV, Veselov SU, Kudoyarova GR. The effects of NaCl treatment on water relations, growth and ABA content in barley cultivars differing in drought tolerance. *J Plant Growth Regul.* 2008; 27: 380–386. <https://doi.org/10.1007/s00344-008-9064-5>
42. Vocciante M, Grifoni M, Fusini D, Petruzzelli G, Franchi E. The role of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) in mitigating plant's environmental stresses. *Appl Sci.* 2022;12:1231. <http://doi.org/10.3390/app12031231>
43. Wang N, Fu F, Wang H, Wang P, He S, Shao H, Ni Z, Zhang X. Effects of irrigation and nitrogen on chlorophyll content, dry matter and nitrogen accumulation in sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *Sci Rep.* 2021; 11: 16651. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-95792-z>
44. Yang H, Kim H, Tong M. Influence of humic acid on the transport behavior of bacteria in quartz sand. *Colloids Surf, B Biointerfaces.* 2012; 91:122–129.
45. Zandonadi DB, Santos MP, Busato JG, Peres LEP, Façanha AR. Plant physiology as affected by humified organic matter. *Theor Exp Plant Phys.* 2013; 25:12–25. <https://doi.org/10.1590/S2197-00252013000100003>