

ВЛИЯНИЕ НАНОКОМПОЗИТОВ СЕРЕБРА НА ОСНОВЕ ГУМИНОВЫХ ВЕЩЕСТВ НА ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ РИЗОСФЕРНЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ

© 2021 г. А. И. Перфильева^{1,*}, О. А. Ножкина¹, Г. П. Александрова², М. С. Кареева¹,
Н. С. Забанова¹, И. А. Граскова¹, Б. Г. Сухов³, Б. А. Трофимов²

¹ Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, Иркутск, Россия

² Иркутский институт химии им. А.Е. Фаворского СО РАН, Иркутск, Россия

³ Институт химической кинетики и горения им. В.В. Воеводского СО РАН, Новосибирск, Россия

*E-mail: alla.light@mail.ru

Поступила в редакцию 27.11.2020 г.

После доработки 06.12.2020 г.

Принята к публикации 06.12.2020 г.

Исследовано влияние наноконкомпозитов (НК) серебра, синтезированных на основе гуминовых веществ (ГВ): углей (ГВ-уг), сланцев (ГВ-сл), грязей (ГВ-гр), выделенных на территории Монголии на жизнеспособность ризосферных бактерий *Rhodococcus erythropolis* (грам+) и *Pseudomonas oryzae* (грам-) с применением методов измерения оптической плотности бактериальной суспензии, диффузии в агар, а также исследования интенсивности образования биопленок. Показано, что воздействие ГВ и наноконкомпозитов ГВ на бактерии в динамике различается у *R. erythropolis* и *P. oryzae*. Так, ГВ-сл стимулировали рост родококка в первые сутки наблюдения, а у *P. oryzae* этот эффект отмечен позже, на вторые сутки эксперимента. Несмотря на отсутствие у ГВ бактериостатических эффектов, выявлено снижение биопленкообразования бактерий под их влиянием. ГВ-уг и ГВ-гр снижали биопленкообразование *R. erythropolis*, а ГВ-сл – *P. oryzae*. Введение ГВ в состав НК приводит к сохранению бактерицидного эффекта НК ГВ-уг/Ag и НК ГВ-гр/Ag по отношению к *R. erythropolis*. Отмечено снижение биопленкообразования грамотрицательных бактерий – *P. oryzae* под влиянием НК ГВ-гр/Ag. НК ГВ-уг/Ag, наоборот, усиливал размножение *P. oryzae* в течение всего периода наблюдений. Таким образом, реакция микроорганизмов на воздействие ГВ в составе НК зависит как от морфологии самих бактерий, так и от химической структуры и функционального состава действующих веществ. Полученные данные и ранее опубликованные результаты, подтверждающие положительное влияние НК серебра и ГВ на растения, открывают перспективы дальнейшего исследования эффектов использования НК ГВ при внесении в почву в комплексе с ризосферными бактериями для повышения устойчивости культурных растений к стрессовым факторам.

DOI: 10.1134/S1992722321040087

ВВЕДЕНИЕ

Гуминовые вещества (ГВ) представляют собой комплексы органических соединений с высокой молекулярной массой, образующиеся в процессе минерализации растительных остатков в живой природе [1]. Доля ГВ в торфе, углях, донных отложениях и органической части почвенных и водных экосистем составляет от половины до 90%. По химическому строению ГВ представляют собой супрамолекулярные структуры гетерогенных молекул, включающих в себя углеводы, жирные кислоты, полипептиды, алифатические цепи и ароматические кольца [2, 3]. К ГВ относят гумусовые кислоты, гумин (негидролизующий остаток) и фульвокислоты [4, 5].

ГВ проявляют свое влияние на растения посредством влияния на сигнальные системы, которые запускают различные биохимические и физиологические процессы в растительной клетке [3]. ГВ способствуют улучшению усвоения растениями полезных элементов из почвы, повышают активность ферментов, в результате чего усиливается интенсивность фотосинтеза и дыхания, а также белковый и фосфорный обмен в растениях [6]. Кроме того, ГВ обладают гормоноподобной активностью, благодаря которой стимулируется образование корневой системы у растений вследствие разрастания боковых корней [7].

ГВ способны оказывать влияние на почвенную микрофлору, как правило, активизируя ее [3]. Одними из важнейших представителей поч-

венной микрофлоры являются ризосферные микроорганизмы. Они обитают в ризосфере, тонком слое почвы, окружающем корневые волоски растений [8, 9]. Этот слой почвы богат корневыми экссудатами, которые выделяют растения. Известно, что ГВ усиливают корневую экссудацию и приводят к модификации состава экссудатов [3]: изменяется синтез органических кислот корнями растений, например в 2 раза увеличивается синтез щавелевой, лимонной, винной кислот и значительно уменьшается синтез малеиновой и фумаровой кислот [7].

На основе ГВ существует множество коммерческих гуминовых препаратов (ГП), применяемых в сельском хозяйстве. Они различаются по своим свойствам, технологиям производства, а также по сырью, из которого они произведены. В большинстве случаев удобрения на основе ГВ создают из торфа, сапропеля, бурого угля и сланцев [7]. Использование ГП повышает продуктивность растений до 30%, а также способствует повышению их устойчивости к абиотическим и биотическим стрессовым факторам. Кроме того, ГП применяются при фиторемедиации почв [10]. Показано, что ГП, созданный на основе гуминовых кислот торфа, усиливает фиторемедиационные свойства пшеницы [11]. Однако имеются сведения о неоднозначных и даже негативных последствиях применения ГП в реальных условиях возделывания растений. Полученные отрицательные результаты применения ГП исследователи объясняют ухудшением поглощения корнем необходимых элементов вследствие большого количества ГВ, а также высоким содержанием кальция в почве [12]. Поскольку имеющиеся в литературе сведения о роли ГП для растений неоднозначны, существует необходимость дополнительных исследований их влияния на растения. В последние десятилетия нанотехнологии активно внедряются в различные аспекты жизни человека, в том числе в сельское хозяйство. Создаются и исследуются препараты на основе наночастиц (НЧ) [13–20]. Ранее нами были начаты исследования биологической активности НК серебра на основе ГВ (НК ГВ/Ag). Показано их стимулирующее влияние на картофель *in vitro* и губительное воздействие на бактерию, вызывающую кольцевую гниль [15, 21], обусловленное наличием НЧ Ag в составе НК. Учитывая, что ГВ оказывают комплексное воздействие на растения и ризосферные микроорганизмы, необходимо исследовать воздействие НК ГВ/Ag на окружающую среду, в частности на микрофлору почвы.

Цель работы – изучить влияние НК ГВ/Ag на жизнеспособность ризосферных бактерий в процессе обработки наноконкомпозитами культурных растений для повышения их устойчивости к фитопатогенам.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Наноконкомпозиты. Три типа гуминовых веществ извлечены щелочной экстракцией из природных веществ, выделенных на территории Монголии, – лечебных грязей (ГВ-гр), сланцев (ГВ-сл) и углей (ГВ-уг) по методике [22]. Серебросодержащие НК гуминовых веществ (НК Ag/ГВ) получены восстановлением AgNO_3 в присутствии ГВ в водно-щелочной среде по методике [23]. К раствору 1 г ГВ грязей, сланцев или углей в 10 мл 1 н NaOH приливали водный раствор, содержащий 170–210 мг AgNO_3 , и нагревали на кипящей водяной бане в течение 30 мин. Образование НК ГВ фиксировали по появлению в спектрах максимумов в области 410–430 нм, характерных для плазмонного резонанса НЧ серебра Ag(0). Выделение НК проводили высаживанием реакционной смеси в 10-кратный избыток этанола. Содержание серебра в НК определяли атомно-адсорбционным методом на спектрометре Perkin Elmer Analyst 200. НК обладают длительной агрегативной устойчивостью в растворе и могут быть выделены в сухом порошкообразном виде, сохраняя при этом способность к повторному растворению, что весьма важно для их дальнейшего практического использования.

В работе синтезированы следующие НК гуминовых веществ:

- наноконкомпозит серебра в матрице ГВ лечебных грязей с содержанием Ag 9.8%;
- наноконкомпозит серебра в матрице ГВ сланцев с содержанием Ag 10.5%;
- наноконкомпозит серебра в матрице ГВ углей с содержанием Ag 12.0%.

Для экспериментов использовали водный раствор НК в конечной концентрации Ag 0.000625%, подобранной ранее экспериментальным путем.

Электронная микроскопия. НК растворяли в воде и наносили на сетки с формваровыми подложками. Подготовленные пробы исследовали с помощью просвечивающего электронного микроскопа (ПЭМ) LEO 906E (“Carl Zeiss”, Германия) при ускоряющем напряжении 80 кВ.

Штаммы бактерий. В качестве почвенных микроорганизмов использовали грамположительные и грамотрицательные бактерии, выделенные из ризосферы растений, произрастающих на нефтезагрязненной территории Заларинского района Иркутской области (п. Тиреть, Россия). После выделения бактерий изучили их морфологические, культуральные и физиолого-биохимические свойства, также провели секвенирование гена 16S рРНК с целью определения видовой принадлежности [24].

Штамм *Rhodococcus erythropolis* получен из ризосферы пырея ползучего *Elytrigia repens*. Культура на ранней стадии развития представляет собой

рудиментарный мицелий, который распадается на фрагменты, далее превращающиеся в палочки, а затем в кокки. Бактерии по Граму окрашиваются положительно. Колонии средние, размером около 1.5–2.5 мм, кремового цвета, матовые, пастообразные, выпуклые, с ризоидным краем, шероховатой структуры. Аэробы. Оксидазоотрицательные, обладают каталазной активностью.

Штамм *Pseudomonas oryzihabitans* выделен из ризосферы осоки острой *Carex acuta*. Клетки имеют вид прямых палочек, одиночных или попарно соединенных, по Граму окрашиваются отрицательно. При культивировании на твердых средах образуют желтые, гладкие, блестящие, круглой формы, с ровными краями, выпуклые, однородной структуры, мягкой консистенции слизистые колонии. Аэробы. Способны к пигментации. Каталазо- и оксидазоположительные [25].

Для уточнения видовой принадлежности чистых культур проводили анализ нуклеотидной последовательности гена 16S рРНК, которая показала следующие нуклеотидные последовательности (п. н.): у штамма *R. erythropolis* размером 1136 п. н. (98%), у штамма *P. oryzihabitans* – 1429 п. н. (99%), которые выявили родовую принадлежность к *Rhodococcus* и *Pseudomonas*.

Почвенные бактерии культивировали в темноте в течение двух суток на твердой среде, состоящей из агара, ферментативного гидролизата говяжьего мяса, и на жидкой питательной среде аналогичного состава.

Методы изучения антибактериальной активности. Выявление бактерицидного эффекта НК осуществляли с применением метода кругов (метода диффузии в агар) [26]. Для исследования бактериостатической активности НК в отношении бактерий жидкую культуру микроорганизмов выращивали в темноте при 26°C на качалке (80 об./мин) в колбах, содержащих питательную среду. После внесения НК проводили измерение оптической плотности суспензии при 595 нм на планшетном спектрофотометре “BIO-RAD” (США) сразу и через 2, 4, 24, 28, 48, 48, 52 и 72 ч коинкубации. Влияние НК на биопленкообразование бактерий исследовали с применением планшетного метода [27].

Полученные данные подвергали статистической обработке с использованием программы MS Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

ГВ были выбраны в качестве полимерной матрицы НК в связи с тем, что они представляют собой основной органический почвенный компонент, который также является первичным метаболитом для большинства микробов, находящихся в почве. Используемые в работе три различных типа ГВ,

извлеченных из лечебных грязей, сланцев и углей, ранее подробно были изучены [22, 28, 29]. Серебросодержащие НК лечебных грязей, сланцев и углей синтезированы гидротермальным восстановлением AgNO_3 в присутствии соответствующих ГВ в водно-щелочной среде.

Размерные и геометрические характеристики НЧ в серебросодержащих НК исследованы с помощью ПЭМ. Установлено, что НЧ Ag формируются в виде частиц округлой формы, равномерно распределенных в матрицах ГВ (рис. 1). Размеры НЧ, сформированных в матрицах, варьируются в узком интервале от 2 до 16 нм, что хорошо согласуется с данными рентгенофазового анализа. Полученные результаты свидетельствуют о высокой восстанавливающей и стабилизирующей способности данных ГВ.

Формирование НЧ Ag^0 идентифицировали по появлению интенсивного плазмонного поглощения в видимой области спектра (410 нм), обусловленного коллективным возбуждением электронов проводимости серебра. Данные рентгенодифракционного анализа НК ГВ-гр/Ag, НК ГВ-уг/Ag также показали присутствие нуль-валентного серебра Ag^0 и подтвердили их двухфазную аморфно-кристаллическую структуру. Экспериментально полученные значения межплоскостных расстояний ($a = 0.4086$ нм) кристаллической фазы хорошо согласуются со стандартными значениями нуль-валентного серебра ($a = 0.4078$ нм). Средние размеры области когерентного рассеяния (L , нм) НЧ Ag, являющиеся важнейшей характеристикой металлической фазы наноразмерного ядра, в полученных образцах варьируют в интервале 6.6–14.3 нм.

При изучении биологической активности НК ГВ были проведены исследования на возбудителе кольцевой гнили картофеля *Clavibacter michiganensis* (*Cms*) и на растениях картофеля *in vitro* [15, 21, 30]. Обнаружено, что НК ГВ-гр/Ag и НК ГВ-уг/Ag обладают бактериостатическим эффектом на фитопатогенные бактерии *Cms*, в течение 48 ч наблюдения они оказывали негативное влияние на рост бактерий [21]. Под влиянием НК ГВ изменялась морфология бактериальной клетки, бактерии укорачивались и утолщались [30]. Кроме того, было показано, что НК ГВ-сл/Ag и НК ГВ-гр/Ag снижают способность образования бактериями биопленок в 2 раза по сравнению с контролем. Помимо антибактериального эффекта НК ГВ выявлено положительное влияние на вегетацию и продуктивность растений картофеля [21]. Показано, что НК ГВ-уг/Ag оказывают стимулирующее влияние на активность пероксидазы картофеля. Обработка растений НК ГВ-гр/Ag приводит к увеличению прироста растений по сравнению с контролем [15]. Таким образом, получены результаты, свидетельствующие об отсут-

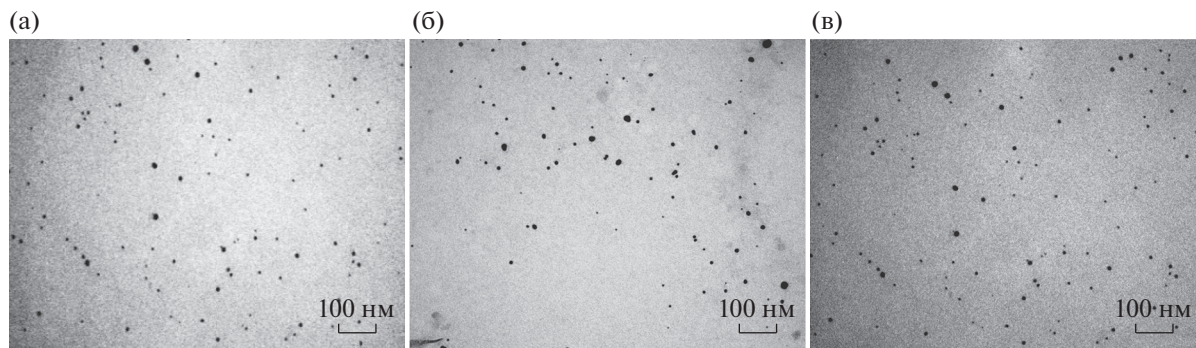


Рис. 1. ПЭМ-изображения НК ГВ: а – НК ГВ-сл/Ag 10.5% Ag, б – НК ГВ-гр/Ag 9.8% Ag, в – НК ГВ-уг/Ag 12.0% Ag.

ствии негативного эффекта НК ГВ/Ag на растения, а в некоторых случаях даже стимуляции, и выраженном антибактериальном действии на фитопатогенную бактерию *Cms*.

Важным аспектом применения агентов, используемых в сельском хозяйстве, является минимизация их влияния на окружающую среду и ее обитателей. Часто используемые пестициды оказывают негативное влияние на обитателей почвы и подземных вод. В связи с этим в настоящей работе изучено воздействие ГВ и НК ГВ на жизнеспособность ризосферных микроорганизмов. Для более полной картины влияния ГВ и НК ГВ на почвенную микрофлору в качестве объектов для исследования были выбраны две ризосферные бактерии *R. erythropolis* и *P. oryzihabitans*, обладающие различной морфологией (размер, взаимное расположение клеток, строение клеточной стенки, наличие поверхностных структур, наличие жгутиков, капсулы, способность к спорообразованию, окраска) и физиолого-биохимическими свойствами. Бактерии р. *Pseudomonas* встречаются в филлосфере, эктосфере и эндосфере растений и изучаются в качестве эпифитной микрофлоры, повышающей иммунную защиту растений [31, 32]. Бактерии *R. erythropolis* способны осуществлять в почве полезные функции – выполнять биодеструкцию углеводов и биоремедиацию почвы [33, 34]. Показано, что *R. erythropolis* обладают также фитостимулирующей активностью [35]. Повышение жизнеспособности исследуемых микроорганизмов благодаря внесению в почву ГВ и НК ГВ могло бы стать важным дополнением при их применении на практике.

На первом этапе изучения влияния НК Ag на ризосферные бактерии была исследована бактериостатическая активность НК (рис. 2). Показано, что в контрольных образцах наблюдаются типичные логарифмические кривые роста микроорганизмов. Обнаружено, что водный раствор нитрата серебра (серебросодержащий прекурсор изучаемых НК) оказывает ингибирующее на рост

воздействие на обе исследуемые бактерии уже в первые сутки наблюдения, значительно снижая прирост бактериальной биомассы (рис. 2). Наблюдаемый эффект сохранялся у родококка до 48 ч инкубации. У псевдомонад ингибирование прироста по сравнению с контролем отмечено до 52 ч. В конце эксперимента оптическая плотность бактерий, инкубируемых с нитратом серебра, достигала уровня контроля. Аналогичный эффект наблюдался в [15] при инкубации *Clavibacter sepe-donicus* с нитратом серебра. Вероятно, в начале эксперимента бактерии активно поглощали нитрат серебра, что приводило к их гибели вследствие нарушения трансмембранного потенциала, транспорта ионов через мембрану, а также подавления механизмов деления клеток. При этом фрагменты погибших клеток также на протяжении всего эксперимента продолжали быть резервуаром связывания ионов серебра. По-видимому, после двух суток инкубации псевдомонад и уже в первые сутки инкубации родококка все ионы серебра были поглощены микробными клетками, а оставшиеся бактерии начали активное размножение благодаря наличию питательных веществ в среде культивирования.

Для ГВ-сл отмечалась стимуляция прироста бактерий родококка в первые сутки инкубации по сравнению с контролем. У псевдомонад наблюдается аналогичный эффект, но чуть позже, в точке наблюдения 28 ч инкубации. НК ГВ-уг/Ag усиливал размножение псевдомонад в течение всего периода наблюдений. Обработка остальными агентами исследуемых ризосферных бактерий не оказывала влияния на их размножение (рис. 3). Запаздывание эффектов воздействия ГВ и НК ГВ на бактерии в динамике у *P. oryzihabitans* в сравнении с *R. erythropolis*, по-видимому, связано с морфологией клеточной стенки бактерий, а также с различной скоростью физиологических процессов в клетках исследуемых микроорганизмов.

Значимой характеристикой успешного существования большинства важных для сельского хозяйства бактерий и биоремедиации является их

способность к биопленкообразованию [36, 37]. В составе биопленок микроорганизмы проявляют большую устойчивость к стрессам [38]. Проведенные исследования показали, что водный раствор нитрата серебра достоверно снижает биопленкообразование ризосферных бактерий (рис. 3). Подобным эффектом обладают ГВ-уг и ГВ-гр в отношении биопленкообразования родококков. В составе негативный эффект этих ГВ нивелируется. ГВ-сл и НК на их основе не оказывают воздействия на исследуемый показатель (рис. 3а). Воздействие ГВ и НК ГВ на биопленкообразование псевдомонад отличается от аналогичных результатов, полученных на родококке. Снижение показателя отмечено под влиянием ГВ-сл и НК ГВ-гр/Ag (рис. 3а). Известно, что грамположительные (например, *Rhodococcus*) бактерии способны сорбировать гумусовые кислоты в больших количествах, чем грамотрицательные (например, *Pseudomonas*) [39]. Из литературы известно, что внесение в почву ГП способствует росту микробиологической активности, повышению потребления органических и минеральных субстратов, усилению минерализации органических веществ. В результате таких процессов повышается общая численность микроорганизмов и их отдельных групп [6]. Наибольшее воздействие ГП оказывают на микроорганизмы, относящиеся к группе азотфиксаторов, аммонификаторов и нитрификаторов, целлюлозоразлагающие и маслянокислые бактерии, почвенные микромицеты [7, 39]. Большинство ГП проявляет определенную биологическую активность по отношению к бактериям, причем в зависимости от состава и происхождения гуматов наблюдается селективность откликов микроорганизмов [40]. ГВ из бурого угля оказывают токсическое действие, подавляя на 25–35% рост тест-культуры *Escherichia coli*, а ГВ из торфа, наоборот, стимулируют рост этой культуры на 10–33% относительно контроля [41]. Также имеются данные о том, что ГВ в концентрациях, рекомендованных для промышленного применения ($200 \text{ мг/л} \times 10^{-2}$, 10^{-3}), ингибируют рост бактерий *Pseudomonas* spp. и *Bacillus subtilis* в 1.5–2 раза [42]. Механизм ингибирующего влияния ГВ на микроорганизмы может быть связан с изменением ферментативной активности бактериальной клетки и изменением проницаемости микробных мембран [7]. Кроме того, потенциальная токсичность ГВ может быть обусловлена их специфической молекулярной структурой и высокой адсорбционной активностью [5]. ГВ как природные структуры, обладающие высокими сорбционными свойствами [29], потенциально могут обладать способностью концентрировать экотоксиканты физической, химической и биологической природы.

Наличие бактерицидного эффекта у НК определяли по ширине зоны ингибирования вокруг

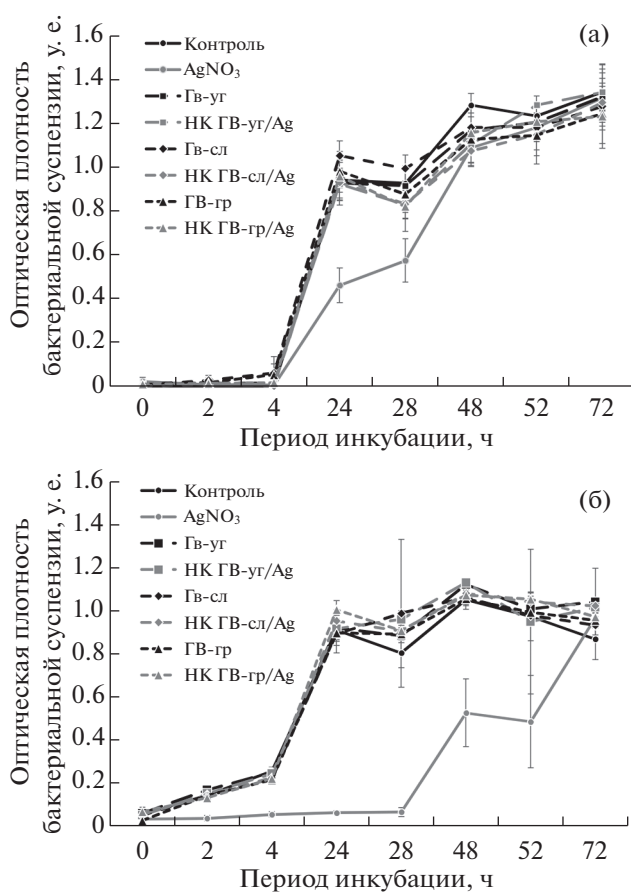


Рис. 2. Влияние обработки НК ГВ/Ag на динамику роста ризосферных бактерий *R. erythropolis* (а) и *P. oryzihabitans* (б).

лунок в чашке с питательной средой. ГВ и НК на их основе не обладали бактерицидным эффектом в отношении *P. oryzihabitans*. Зона ингибирования роста наблюдалась только вокруг лунки с нитратом серебра. У *R. erythropolis* обнаружен ярко выраженный участок отсутствия роста под влиянием нитрата серебра, а также НК на основе углей и грязей. Величина зоны ингибирования достигала 4 ± 0.05 мм. Во всех остальных вариантах эксперимента обнаружено незначительное ингибирование роста бактерий (рис. 4).

Несмотря на одинаковое содержание серебра в вариантах обработки бактерий нитратом серебра и НК ГВ/Ag, нитрат серебра оказывал значительно большее антибактериальное воздействие на ризосферные бактерии (рис. 4). Различия между исследуемыми микроорганизмами по наличию бактерицидных свойств ГВ и НК ГВ, вероятно, связаны с различным строением клеточной стенки изучаемых бактерий. Известно, что грамотрицательные бактерии более устойчивы к стрессовым факторам благодаря наличию непроницаемой клеточной стенки, состоящей из пептидогликанового и липополисахаридного слоев, а также наруж-

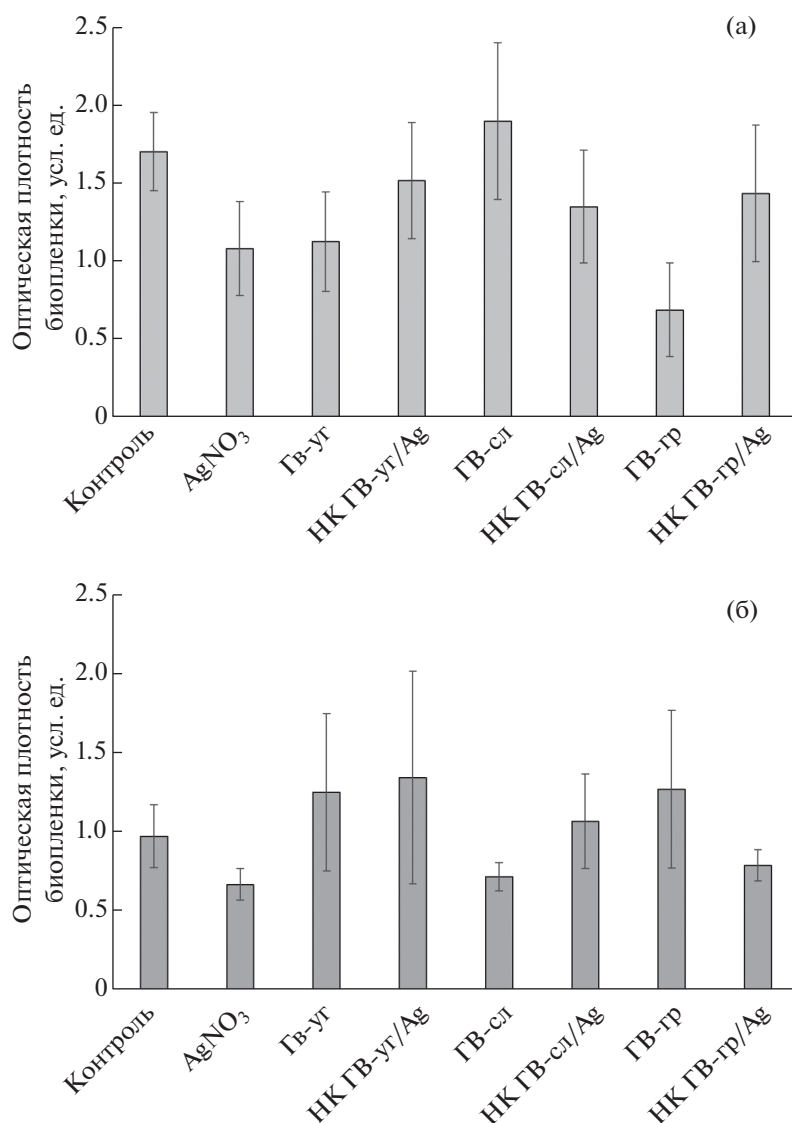


Рис. 3. Влияние обработки НК ГВ/Ag на биоленкообразование ризосферных бактерий *R. erythropolis* (а) и *P. oryzae* (б).

ной мембраны [43]. Большинство патогенных микроорганизмов, устойчивых к антибиотикам, являются грамотрицательными бактериями, к которым также относятся сапрофитные, условно-патогенные и патогенные бактерии р. *Pseudomonas*, вызывающие заболевания растений, животных и человека.

Таким образом, при исследовании трех различных типов ГВ, выделенных из углей, грязей и сланцев, и ряда НК ГВ/Ag эффекты воздействия изучаемых агентов на жизнеспособность бактерий в динамике различались у *R. erythropolis* и *P. oryzae*. Так, ГВ-сл стимулируют рост родококка в первые сутки наблюдения, а у псевдомонад этот эффект отмечен позже, на вторые сутки эксперимента. Вероятно, это связано со стро-

ением клеточной стенки, а также с физиолого-биохимическими особенностями исследуемых микроорганизмов. Несмотря на отсутствие у ГВ бактериостатических эффектов, выявлено снижение биоленкообразования бактерий под их влиянием. ГВ-уг и ГВ-гр снижают биоленкообразование родококков, а ГВ-сл — псевдомонад. Подтверждено, что водный раствор нитрата серебра (предшественника НЧ серебра), содержащий диффузионно-подвижные и потому токсичные ионы серебра, обладает выраженным антибактериальным эффектом на ризосферные микроорганизмы. Он оказывает ингибирующее влияние на рост микроорганизмов и образование бактериями биоленок. Внесение ГВ в состав НК приводит к сохранению бактерицидного эффекта НК ГВ-уг/Ag и НК ГВ-гр/Ag по отношению к ро-

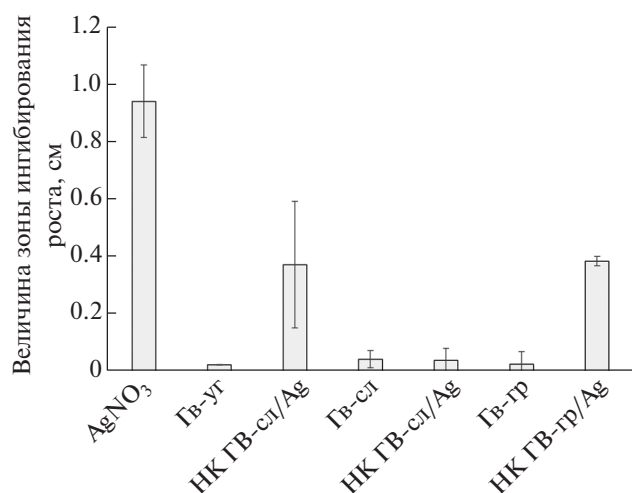


Рис. 4. Влияние обработки НК ГВ/Ag на рост ризосферных бактерий *R. erythropolis* (метод кругов).

дококкам. Отмечено снижение биопленкообразования грамотрицательных бактерий – псевдомонад – только под влиянием НК ГВ-гр/Ag. НК ГВ-уг/Ag, наоборот, усиливает размножение псевдомонад в течение всего периода наблюдений.

Ранее было выявлено существенное положительное влияние ГВ и НК ГВ/Ag на вегетацию и продуктивность растений картофеля. Показано наличие яркого антибактериального эффекта НК ГВ/Ag в отношении фитопатогена *Clavibacter michiganensis*, вызывающего кольцевую гниль. Происхождение ГВ в составе НК (их различная химическая структура и функциональный состав) оказывает воздействие на селективность откликов микроорганизмов: зафиксировано разнонаправленное действие ГВ на исследуемые микроорганизмы, по-видимому, связанное с различной морфологией этих бактерий и принадлежностью к разным семействам. Негативные эффекты исследуемых веществ в большей степени выражены у грамположительных бактерий *R. erythropolis*. При этом в первые двое суток роста ризосферных бактерий наблюдалась стимуляция размножения микроорганизмов под влиянием ГВ-сл, а НК на его основе стимулировал даже прирост *P. oryzae*. Выявлено, что НК ГВ/Ag подавляют жизнеспособность фитопатогенных бактерий, не оказывая подобного воздействия на микроорганизмы, обитающие в почве.

Работа выполнена с использованием коллекций ЦКП “Биоресурсный центр” Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Горвая А.И., Орлов Д.С., Щербенко О.В. Гуминовые вещества. Киев: Наукова думка, 1995. 304 с.
2. Попов А.И., Зеленков В.Н., Теплякова Т.В. // Вестн. РАЕН. 2016. Т. 16. № 5. С. 9.
3. Shah Z.H., Rehman H.M., Akhtar T. et al. // Front. Plant Sci. 2018. V. 9. Art. 263. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00263>
4. Попов И.А. Гуминовые вещества: свойства, строение, образование. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2004. 248 с.
5. Савченко И.А., Корнеева И.Н., Лукаша Е.А. и др. // Журнал МедиАль. 2019. № 1. С. 54. <https://doi.org/10.21145/2225-0026-2019-1-54-60>
6. Безуглова О.С., Полиенко Е.А., Говорцов А.В. // Изв. Оренбург. гос. аграр. ун-та. 2016. № 4 (60). С. 11.
7. Пищик В.Н., Бойцова Л.В., Воробьев Н.И. // Агрохимия. 2019. № 3. С. 85. <https://doi.org/10.1134/S0002188119030116>
8. Bulgarelli D., Schlaeppi K., Spaepen S. et al. // Annu. Rev. Plant Biol. 2013. V. 64. P. 807. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050312-120106>
9. Феоктисова Н.В., Марданова А.М., Хадиева Г.Ф. и др. // Ученые записки Казанского университета. Серия: Естественные науки. 2016. № 2. С. 207.
10. Степанов А.А., Шульга П.С., Госсе Д.Д. и др. // Вестн. МГУ. Сер. 17: Почвоведение. 2018. № 2. С. 30.
11. Курдей Т.А. // Изв. вузов. Прикладная химия и биотехнология. 2017. Т. 7. № 4. С. 102. <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2017-7-4-110-115>
12. Leventoglu H., Erdal I. // J. Plant Nutr. 2014. V. 37. P. 2074. <https://doi.org/10.1080/01904167.2014.920373>
13. Романова А.П., Титова В.В., Макаева А.М. // Животноводство и кормопроизводство. 2018. Т. 101. № 2. С. 327.
14. Жемчужин С.Г., Спиридонов Ю.Я., Клейменова И.Ю. и др. // Агрохимия. 2019. № 5. С. 89. <https://doi.org/10.1134/S0002188119050120>
15. Perfileva A.I., Graskova I.A., Nozhkina O.A. et al. // Nanotechnologies in Russia. 2019. V. 14. № 9–10. P. 489. <https://doi.org/10.1134/S1995078019050112>
16. Camara M.C., Campos E.V.R., Monteiro R.A. et al. // J. Nanobiotechnology. 2019. V. 17. Art. 100. <https://doi.org/10.1186/s12951-019-0533-8>
17. Kumar S., Nehra M., Dilbaghi N. et al. // J. Control. Release. 2019. V. 294. P. 131. <https://doi.org/10.1016/j.jconrel.2018.12.012>
18. He X., Deng H., Hwang H.M. // J. Food. Drug. Anal. 2019. V. 27. № 1. P. 1. <https://doi.org/10.1016/j.jfda.2018.12.002>
19. Федотов М.А., Фолманис Г.Э., Гицер П.К. и др. // VII Всероссийская конференция по наноматериалам: сб. мат. М., 2020. С. 281.
20. Sampathkumar K., Tan K.X., Loo S.C.J. // Science. 2020. V. 23. № 5. P. 101055. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2020.101055>

21. *Graskova I.A., Perfilieva A.I., Nozhkina O.A. et al.* // Doklady Biochemistry and Biophysics. 2018. V. 483. P. 321.
<https://doi.org/10.31857/S086956520003459-7>
22. *Dolmaa G., Aleksandrova G.P., Lesnichaya M.V. et al.* // Mongolian J. Chem. 2013. V. 14. P. 51.
<https://doi.org/10.5564/mjc.v14i0.199>
23. *Александрова Г.П., Лесничая М.В., Долмаа Г. и др.* // Изв. РАН. Сер. хим. 2017. № 1. С. 143.
24. *Третьякова М.С.* Перспективы использования эндо- и ризосферных микроорганизмов для восстановления загрязненных нефтью почв: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 2018. 22 с.
25. *Silva F.* // Rev. Chilena Infectol. 2015. V. 32. № 4. P. 445.
<https://doi.org/10.4067/S0716-10182015000500011>
26. *Sagdic O., Aksoy A., Ozkan G.* // Acta Alimentaria. 2006. V. 35. № 4. P. 487.
<https://doi.org/10.1556/aalim.35.2006.4.12>
27. *Шагинян И.А., Алексеева Г.В., Чернуха М.Ю. и др.* // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. 2007. № 1. С. 3.
28. *Александрова Г.П., Лесничая М.В., Долмаа Г. и др.* // География и природные ресурсы. 2016. № 6. С. 70.
[https://doi.org/10.21782/GIPR0206-1619-2016-6\(70-75\)](https://doi.org/10.21782/GIPR0206-1619-2016-6(70-75))
29. *Долмаа Г., Александрова Г.П.* Биологическая активность гуминовых веществ и их наноконструктов. Saarbrücken: LAP Lambert, 2017. 244 с.
30. *Perfileva A.I., Nozhkina O.A., Graskova I.A. et al.* // Russian Chemical Bulletin. 2018. V. 67. P. 157.
<https://doi.org/10.1007/s11172-018-2052-4>
31. *Заикина И.А.* Эпифитная микрофлора здоровых растений. Пенза: РИО ПГСХА, 2007. Ч. 2. С. 40.
32. *Бороздина И.Б.* // Вестн. ВГУ. Сер.: Химия. Биология. Фармация. 2010. № 2. С. 67.
33. *Fatahi A., Sadeghi S.* // Lett. Appl. Microbiol. 2017. V. 64. P. 370.
<https://doi.org/10.1111/lam.12729>
34. *Cheng Y., Zang H., Wang H. et al.* // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2018. V. 157. P. 111.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.03.074>
35. *Третьякова М.С., Беловежец Л.А., Маркова Ю.А. и др.* // Агрохимия. 2017. № 12. С. 46.
<https://doi.org/10.7868/S0002188117120079>
36. *Nozhevnikova A.N., Botchkova E.A., Plakunov V.K.* // Microbiology. 2015. V. 84. № 6. P. 731.
<https://doi.org/10.1134/s0026261715060107>
37. *Velmourougane K., Prasanna R., Saxena A.K.* // J. Basic Microbiol. 2017. V. 57. № 7. P. 548.
<https://doi.org/10.1002/jobm.201700046>
38. *Yin W., Wang Y., Liu L. et al.* // Int. J. Mol. Sci. 2019. V. 20. № 14. P. 3423.
<https://doi.org/10.3390/ijms20143423>
39. *Тихонов В.В., Якушев А.В., Завгородняя Ю.А. и др.* // Почвоведение. 2010. № 3. С. 333.
<https://doi.org/10.1134/S1064229310030087>
40. *Lipsa F.D., Ulea E., Morari E.C. et al.* // Lucrări Științifice. Seria Agronomie. 2012. V. 55. № 2. P. 253.
41. *Каниськин М.А., Изосимов А.А., Терехова В.А. и др.* // Теоретическая и прикладная экология. 2011. № 1. С. 87.
42. *Pishchik V.N., Vorobyov N.I., Walsh O.S. et al.* // Plant Nutr. 2016. V. 39. № 8. P. 1074.
<https://doi.org/10.1080/01904167.2015.1061551>
43. *Емцев В.Т., Мишустин Е.Н.* Основы микробиологии. М.: Юрайт, 2019. 253 с.