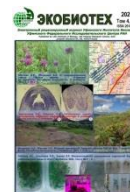




ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

http://ecobiotech-journal.ru



МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ И ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЙ ОТВЕТ РАСТЕНИЙ НА ОБРАБОТКУ УГЛЕВОДОРОДОКИСЛЯЮЩИМИ БАКТЕРИЯМИ НА ФОНЕ НЕФТЯНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Коршунова Т.Ю.*, Высоцкая Л.Б.,
Архипова Т.Н., Кузина Е.В., Рафикова Г.Ф.,
Четверикова Д.В., Бакаева М.Д.,
Четвериков С.П.

Уфимский Институт биологии Уфимского федерального
исследовательского центра РАН, Уфа
*E-mail: korshunovaty@mail.ru

В полевом эксперименте изучено влияние углеводородокисляющих ауксинпродуцирующих бактерий *Enterobacter* sp. UOM 3 и *Pseudomonas humanensis* IB C7 на некоторые морфологические и биохимические показатели стресса у растений ячменя, связанного с нефтяным загрязнением почвы. Поллютант на протяжении всего опыта оказывал ингибирующий эффект на длину и массу корней и побегов растений ячменя, а также на размеры листьев. В таких условиях бактериализация каждым из штаммов вызывала удлинение побегов, возрастание сырой массы корней и побегов, а также увеличение индекса листовой поверхности по сравнению с необработанными растениями в контаминированной почве. Кроме того, штамм *P. humanensis* IB C7 положительно влиял и на длину корней. На фоне нефтяного загрязнения обнаружено увеличение содержания АБК в растениях, в большей степени в корнях, чем в побегах. Применение бактерий уменьшало количество гормона до значений, сопоставимых с этим показателем в растениях в чистой почве. Уровень хлорофилла в растениях, растущих в присутствии нефти, был ниже, чем в контрольном варианте, но инокуляция микроорганизмами способствовала его повышению. Минимальное количество флавоноидов выявлено в контрольных растениях. При загрязнении оно увеличивалось и было выше у обработанных растений. Таким образом, установлено, что бактериализация снижает для растений ячменя отрицательные последствия, вызванные попаданием нефти в почву. Это проявлялось в улучшении некоторых морфологических признаков инокулированных растений и сопровождалось изменением ряда их физиолого-биохимических характеристик.

Ключевые слова: нефтяное загрязнение ♦ растения ячменя ♦ бактериализация ♦ *Enterobacter* sp. ♦ *Pseudomonas humanensis* ♦ абсцизовая кислота ♦ хлорофилл ♦ флавоноиды ♦ индекс азотного баланса

MORPHOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL- BIOCHEMICAL RESPONSE OF PLANTS TO TREATMENT WITH HYDROCARBON BACTERIA ON THE BACKGROUND OF OIL CONTAMINATION

Korshunova T.Yu.*, Vysotskaya L.B.,
Arkhipova T.N., Kuzina E.V., Rafikova G.F.,
Chetverikova D.V., Bakaeva M.D.,
Chetverikov S.P.

Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Centre
of the Russian Academy of Sciences, Ufa
*E-mail: korshunovaty@mail.ru

In the field experiment, the effect of hydrocarbon-oxidizing auxin-producing bacteria *Enterobacter* sp. UOM 3 and *Pseudomonas humanensis* IB C7 on some morphological and biochemical indicators of stress in barley plants was studied. Stress is caused by oil entering the soil. Throughout the experiment, the pollutant had an inhibitory effect on the length and weight of roots and shoots of barley plants, as well as on the size of leaves. Under such conditions, bacterialization by each of the strains caused an elongation of shoots, an increase in the wet weight of roots and shoots, and an increase in the leaf surface index compared to untreated plants in contaminated soil. In addition, the *P. humanensis* IB C7 strain had a positive effect on root length. In the presence of oil, an increase in the ABA content in plants was found, to a greater extent in the roots than in the shoots. The use of bacteria reduced the amount of the hormone to values comparable to that in plants in clean soil. The level of chlorophyll in plants growing in the presence of oil was lower than in the control variant, but inoculation with microorganisms contributed to its increase. The minimum amount of flavonoids was found in control plants. In the presence of oil, the amount of flavonoids increased and was higher in the treated plants. Thus, it was found that bacterization reduces the negative consequences for barley plants caused by the ingress of oil into the soil. This was manifested in the improvement of some morphological characteristics of inoculated plants and was accompanied by a change in a number of their physiological and biochemical characteristics. Key words: oil pollution, barley plants, bacterization, *Enterobacter* sp., *Pseudomonas humanensis*, abscisic acid, chlorophyll, flavonoids, nitrogen balance index.

Keywords: oil pollution ♦ barley plants ♦ bacterization ♦ *Enterobacter* sp. ♦ *Pseudomonas humanensis* ♦ abscisic acid ♦ chlorophyll ♦ flavonoids ♦ nitrogen balance index
Поступила в редакцию: 21.05.2021

DOI: 10.31163/2618-964X-2021-4-2-72-80

ВВЕДЕНИЕ

Среди биотехнологических методов очистки окружающей среды от нефтяного загрязнения все большую популярность приобретает фиторемедиация в связи с ее экологической безопасностью, малозатратностью и эстетической привлекательностью [Yavari et al., 2015; Farraji et al., 2016]. Однако ее широкое применение ограничивается степенью устойчивости растений к воздействию поллютанта, т.е. их способностью выживать в неблагоприятных условиях, а также наращивать биомассу и степень проективного покрытия, необходимые для аккумуляции и/или разрушения ксенобиотика [Копчик, 2014; Wang et al., 2017].

В ряду морфологических признаков адаптации растений к стрессу наиболее важными считаются характеристики корневой системы, соотношение биомассы корней и побегов, число и размер листьев, структура фотосинтетического аппарата, строение и форма хлоропластов [Liu et al., 2017; Potocka et al., 2018; Jia et al., 2021]. В основе физиологических процессов приспособления растений к изменяющимся условиям окружающей среды лежат многочисленные биохимические реакции с участием трех групп метаболитов – фитогормонов, осмотически активных и антиоксидантных соединений [Rao et al., 2019; Zhang et al., 2019].

Использование микроорганизмов, способствующих преодолению растениями стресса, вызванного присутствием углеводов в почве, представляется перспективным приемом повышения эффективности фиторемедиации. Поэтому целью работы было изучение влияния углеводородокисляющих ауксинпродуцирующих бактерий на некоторые морфологические и биохимические показатели стресса у растений ячменя в условиях нефтяного загрязнения почвы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевой эксперимент осуществляли с 02.06.2020 по 10.07.2020 г. на территории Уфимского района Республики Башкортостан. Тип почвы – чернозем глинисто-иллювиальный. Пахотный горизонт содержал 3,7% $C_{орг}$, 6,6% гумуса и имел рН водной вытяжки 5,7. Средняя температура воздуха и среднее количество осадков в период проведения опыта находились в границах среднестатистических норм за последние 5 лет.

Объектом изучения служили растения ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сорта Челябинский 99. Ранее этот вид проявил себя как устойчивый к действию нефти и высокочувствительный к бактеризации углеводородокисляющими микроорганизмами [Высоцкая и др., 2019; Бакаева и др., 2020]. Лабораторная всхожесть семян составляла 92%.

На загрязненном товарной нефтью участке почвы (среднее содержание загрязнителя 2,7%) были разбиты делянки площадью по 1,5 м² по три повторности на каждый вариант опыта. В работе были использованы штаммы *Enterobacter* sp. UOM 3 и *Pseudomonas humanensis* IB C7 из коллекции Уфимского института биологии УФИЦ РАН, разлагающие нефть, нефтепродукты и синтезирующие индол-3-уксусную кислоту (ИУК) [Четвериков и др., 2019; Вакаева et al., 2020].

Вариант 1. Почва + растения ячменя (контроль);

Вариант 2. Почва + нефть + растения ячменя;

Вариант 3. Почва + нефть + растения ячменя + *Enterobacter* sp. UOM 3;

Вариант 4. Почва + нефть + растения ячменя + *P. hunanensis* IB C7.

Непосредственно перед посевом семена ячменя для вариантов 3 и 4 инокулировали жидкой культурой бактерий (титр $2 \cdot 10^9$ КОЕ/мл, КОЕ – колониобразующие единицы) таким образом, чтобы на одно семя приходилось около 10^6 КОЕ. Семена для вариантов 1 и 2 обрабатывали водой. Далее семена сразу высаживали на глубину 4-5 см либо в чистую, либо в нефтезагрязненную почву, исходя из нормы высева 30 г/м^2 (600 шт./м^2). После посева участки с вариантами 3 и 4 поливали разбавленной культурой бактерий (250 мл инокулята с титром $2 \cdot 10^9$ КОЕ/мл на 5 л воды).

На 15 сутки эксперимента измеряли длину и сырую массу корней и побегов, а в конце опыта – высоту побегов.

Содержание абсцизовой кислоты (АБК) в побегах и корнях оценивали на 15 сутки опыта методом ИФА с использованием соответствующих антител. Экстракцию гормона из растительных тканей осуществляли так, как описано [Veselov et al., 1992] и [Kudoyarova et al., 2017].

В конце эксперимента содержание хлорофилла ($a+b$), флавоноидов в листьях, а также индекс азотного баланса (NBI) измеряли с помощью прибора DUALEX SCIENTIFIC+ (FORCE-A, France) согласно рекомендациям производителя.

После завершения опыта индекс листовой поверхности оценивали, анализируя фотографии посредством программы ImageJ (v. 1.48, National Institutes of Health, USA, <http://imagej.nih.gov/ij/>).

Статистическую обработку данных проводили с использованием стандартных программ MS Excel. На рисунках и в таблицах данные представлены как среднее \pm стандартная ошибка. Достоверность различий оценивали с помощью t-критерия Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Параметры роста растений. Нефть на протяжении всего эксперимента оказывала ингибирующий эффект на все анализируемые показатели роста и развития растений ячменя что, вероятно, связано как с ее непосредственным токсическим действием [Macoustra et al., 2015; Panchenko et al., 2016], так и с косвенным влиянием за счет уменьшения влагоудерживающей способности и аэрируемости почвы, изменения ее химических и физических свойств, а также доступности микро- и макроэлементов [Akunwumi et al., 2014; Devatha et al., 2019]. На начальной стадии развития растений длина корней и побегов в варианте с нефтью была меньше контрольных значений в 1,6 и 2,6 раза соответственно (рис. 1). Нефть в меньшей степени подавляла рост корней, чем побегов. Поскольку присутствие углеводов снижает доступность воды и питательных элементов для растений, поддержание роста корней – важная реакция растений, обеспечивающая их адаптацию к данным стрессовым факторам. С другой стороны, развитие корней является необходимым условием для успешной колонизации ризосферы бактериями, в т.ч. углеводородокисляющими. При внесении штамма *P. hunanensis* IB C7 длина корней увеличивалась по сравнению с нефтезагрязненным вариантом без бактериальной обработки. Инокуляция бактериями *Enterobacter* sp. UOM 3 и *P. hunanensis* IB C7 вызывала удлинение побегов на 12-13%.

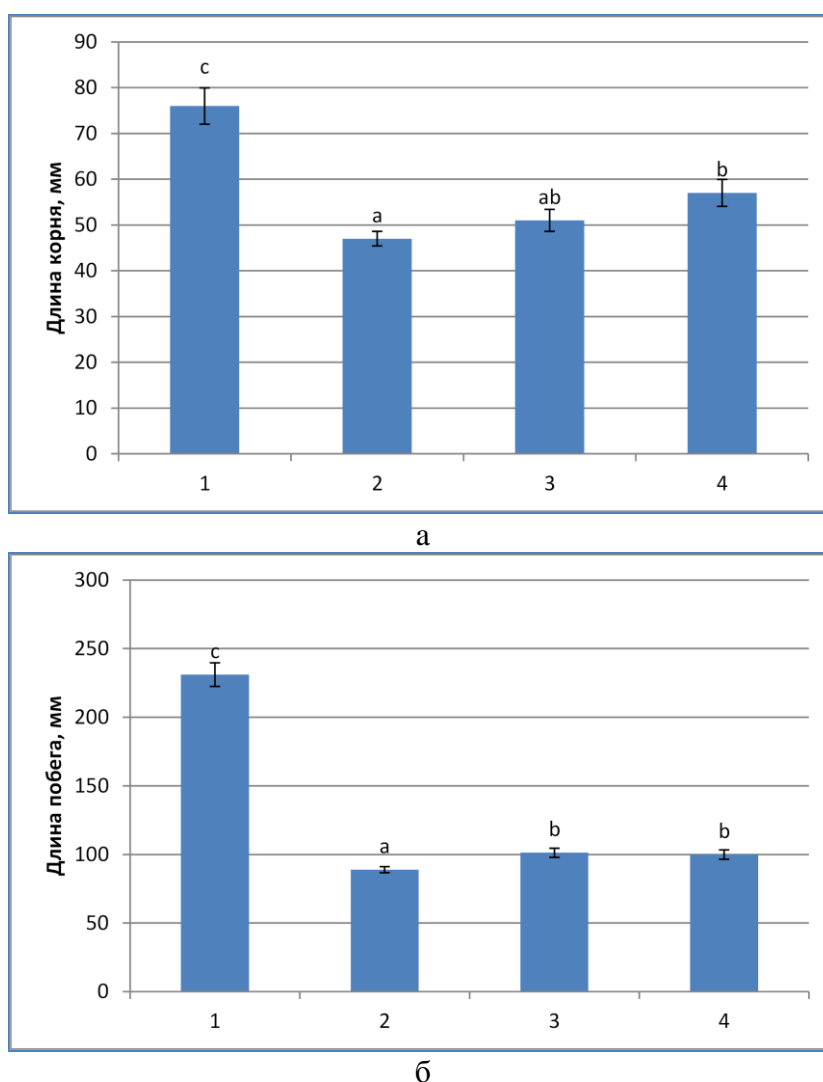


Рис. 1. Длина корней (а) и побегов (б) растений ячменя. Статистически отличающиеся средние значения для каждого показателя ($n=15$) отмечены разными буквами ($p \leq 0,05$). Цифрами отмечены варианты опыта: 1 – контроль, 2 – нефть, 3 – нефть + *Enterobacter* sp. UOM 3, 4 – нефть + *P. hunanensis* IB C7.

Под влиянием нефти сырая масса корней и побегов растений ячменя снизилась на 27 и 80% соответственно. Однако при использовании бактерий, особенно штамма *P. hunanensis* IB C7, наблюдалось увеличение этих показателей по сравнению с таковыми в загрязненной почве без обработки (табл. 1). Кроме того, в условиях стресса в растениях происходило перераспределение ресурсов в пользу корневой системы, вследствие чего отношение ее массы к массе надземной части увеличилось с 0,11 в контроле до 0,37-0,49 в загрязненной почве (табл. 1).

Таблица 1. Масса надземных и подземных органов растений ячменя

Вариант опыта	Сырая масса, мг		Масса корня/масса побега
	корня	побега	
1	34.4±2.0 ^b	318.4±7.5 ^c	0.11±0.012 ^a
2	25.1±1.1 ^a	64.9±1.0 ^a	0.39±0.080 ^b
3	30.1±2.1 ^{ab}	80.3±4.3 ^{ab}	0.37±0.058 ^b
4	41.9±0.8 ^c	85.9±2.8 ^b	0.49±0.043 ^b

Статистически отличающиеся средние значения для каждого показателя ($n=15$) отмечены разными буквами ($p \leq 0,05$). Варианты опыта: 1 – контроль, 2 – нефть, 3 – нефть + *Enterobacter* sp. UOM 3, 4 – нефть + *P. hunanensis* IB C7.

Определение высоты надземной части растений в конце эксперимента показало, что, в целом, закономерности в изменении параметров побегов, наблюдаемые в начале вегетации, сохранились (рис. 2). Ингибирующий эффект нефти на рост растений ячменя со временем не снижался: высота растений, выращенных в контаминированной почве, была в 3 раза ниже, чем в чистой. Однако при обработке штаммами *Enterobacter* sp. UOM 3 и *P. hunanensis* IB C7 этот показатель увеличился на 30,8 и 42,6% соответственно.

Обнаруженное ранее в лабораторных опытах свойство бактерий *Enterobacter* sp. UOM 3 и *P. hunanensis* IB C7 увеличивать длину и массу побегов и корней на фоне углеводородного стресса, связанное с их способностью разлагать поллютант и вырабатывать гормоны-фитостимуляторы (в частности, ИУК) [Четвериков и др., 2019; Бакаева и др., 2020; Baakaeva et al., 2020; Vysotskaya et al., 2021] имеет очень большое значение при проведении фиторемедиации. Оно также проявилось и в полевых условиях.

К моменту окончания опыта растения ячменя образовали 7 листьев. Подавление роста побега в условиях дефицита воды при нефтяном загрязнении привело к формированию более мелких листьев, что проявилось в снижении индекса листовой поверхности в 2,4 раза по сравнению с контрольными растениями в чистой почве (рис. 2). Это согласуется с данными наших предыдущих исследований [Vysotskaya et al., 2021]. Уменьшение размеров листьев снижает испарение и, тем самым, позволяет поддерживать их оводненность при торможении притока воды из корней. Внесение бактерий способствует увеличению индекса листовой поверхности на 45-50%.

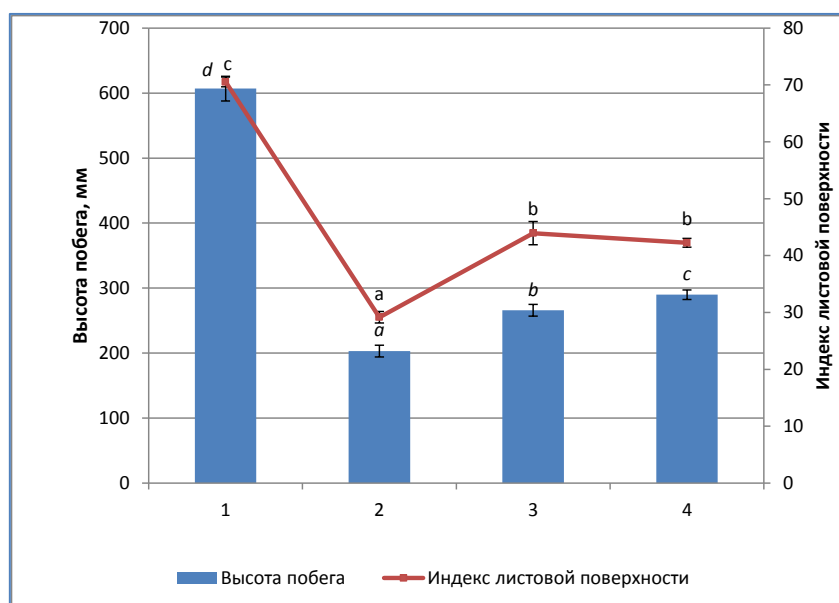


Рис. 2. Высота побегов и индекс листовой поверхности растений ячменя.

Статистически отличающиеся средние значения для каждого показателя ($n=50$) отмечены разными буквами ($p \leq 0,05$). Цифрами отмечены варианты опыта: 1 – контроль, 2 – нефть, 3 – нефть + *Enterobacter* sp. UOM 3, 4 – нефть + *P. hunanensis* IB C7.

Содержание АБК. Среди фитогормонов важная роль в ответе на стресс принадлежит абсцизовой кислоте. Ее влияние на водный обмен связано со способностью стимулировать закрытие устьиц и повышать поглотительную способность корней за счет активации водных каналов [Кудоярова и др., 2011; Sharipova et al., 2019]. На фоне нефтяного загрязнения обнаружено увеличение ее содержания в растениях (рис. 3), что является характерным признаком водного дефицита [Kudoyarova et al., 2015; Vishwakarma et al., 2017]. Заметнее это проявилось в корнях, где содержание гормона выросло в 3,1 раза. Максимальный уровень

АБК как в корнях, так и в побегах зафиксирован в растениях, не инокулированных микроорганизмами. Бактеризация уменьшала содержание АБК до значений, сопоставимых с контролем. Это говорит об ослаблении абиотического стресса, вызванного присутствием нефти в почве. Следствием снижения уровня абсцизовой кислоты в результате интродукции штаммов явилось увеличение массы корней и побегов, а также высоты и индекса листовой поверхности растений ячменя.

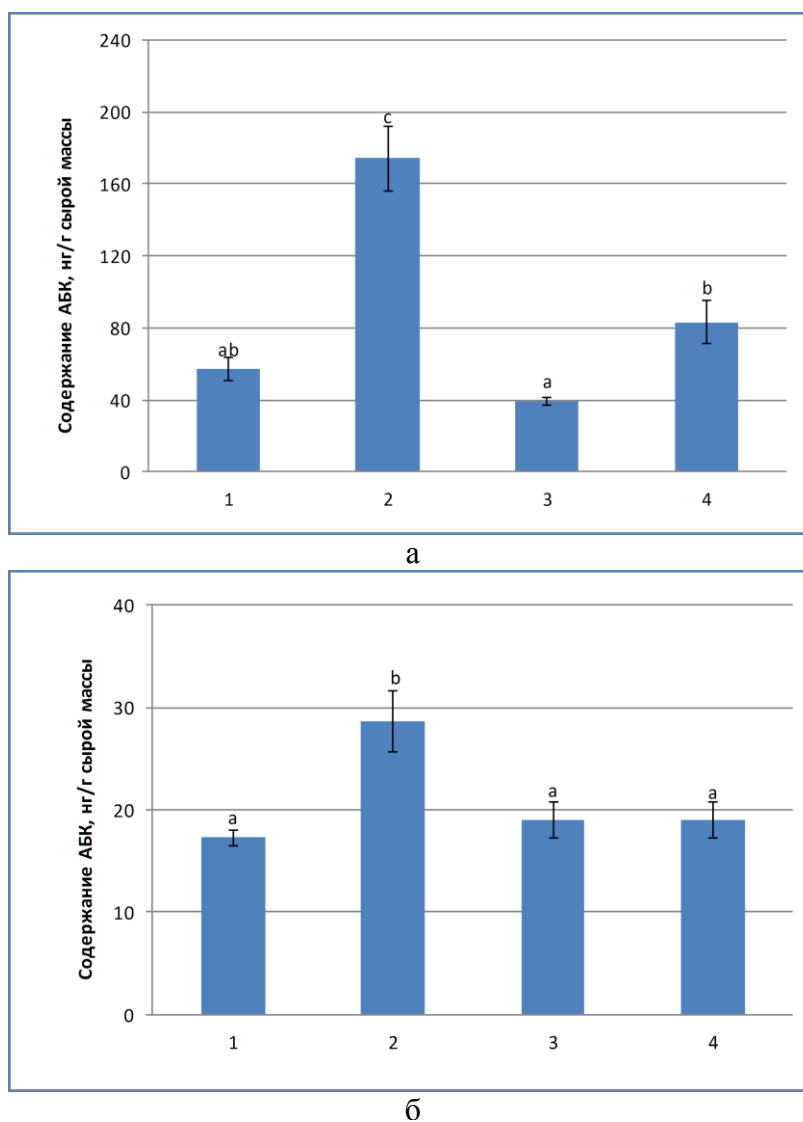


Рис. 3. Содержание абсцизовой кислоты в корнях (а) и побегах (б) растений ячменя. Статистически отличающиеся средние значения ($n=9$) отмечены разными буквами ($p \leq 0,05$). Цифрами отмечены варианты опыта: 1 – контроль, 2 – нефть, 3 – нефть + *Enterobacter* sp. UOM 3, 4 – нефть + *P. humanensis* IB C7.

Интенсивность фотосинтеза напрямую связана с количеством хлорофилла. Во многих работах показано ингибирующее действие углеводов на фотосинтез и содержание этого пигмента, в частности [Tomar, Jajoo, 2014; Kreslavski et al., 2017]. Его уровень в растениях, растущих в присутствии нефти, был в 1,8 раза ниже, чем в контрольном варианте (табл. 2). Инокулированные штаммами *Enterobacter* sp. UOM 3 и *P. humanensis* IB C7 растения легче переносили стрессовые условия, о чем косвенно свидетельствует увеличение у них на 22,2 и 33,3% (соответственно) содержания пигмента по сравнению с вариантом с загрязнением, но без бактеризации.

Эффективным средством защиты растений от окислительного стресса являются антиоксиданты – вещества, способные реагировать со свободнорадикальными соединениями. К таковым относятся флавоноиды – обширный класс низкомолекулярных многоатомных фенолов. Их накопление определяет морфологические изменения, позволяющие растениям пережить неблагоприятные условия среды [Buer et al., 2013; Peer et al., 2013]. Минимальный уровень флавоноидов выявлен в листьях контрольных растений – 0,65 у.е. (табл. 2). В присутствии нефти у необработанных растений он увеличился до 0,74 у.е., однако был ниже, чем в вариантах с бактериализацией на 6,8-9,5%.

Таблица 2. Содержание хлорофилла, флавоноидов в растениях ячменя и индекс азотного баланса

Варианты опыта	Хлорофилл (мкг/см ²)	Флавоноиды (у.е.)	NBI (у.е.)
1	32±0.6 ^d	0.65±0.02 ^a	51±1.4 ^c
2	18±0.7 ^a	0.74±0.01 ^b	26±1.0 ^a
3	22±0.9 ^b	0.81±0.01 ^c	27±0.8 ^a
4	24±0.5 ^c	0.79±0.01 ^c	31±0.6 ^b

Статистически отличающиеся средние значения для каждого показателя (n=70) отмечены разными буквами (p≤0,05). Варианты опыта: 1 – контроль, 2 – нефть, 3 – нефть + *Enterobacter* sp. UOM 3, 4 – нефть + *P. hunanensis* IB C7.

Содержание флавоноидов увеличивается при низкой доступности азота и, как правило, обратно пропорционально содержанию хлорофилла [Padilla et al., 2014]. Соотношение между количеством хлорофилла и флавоноидов наглядно описывается индексом азотного баланса растений, который является показателем изменения соотношения C:N в листьях и может служить индикатором азотного статуса растений [Padilla et al., 2014; Cerovic et al., 2015]. Растения, выращенные в нефтезагрязненной почве, имели самое низкое значение NBI (26 у.е.), значительно отличающееся от значений в контрольных растениях (51 у.е.), что свидетельствует о низкой доступности азота в результате нефтяного загрязнения (табл. 2). Некоторое повышение NBI после инокуляции штаммом *P. hunanensis* IB C7 может быть связано с наличием у него азотфиксирующей способности [Bakaeva et al., 2020].

Таким образом, в ходе полевого эксперимента установлено, что обработка ауксинпродуцирующими бактериями-нефтедеструкторами *P. hunanensis* IB C7 и *Enterobacter* sp. UOM 3 снижает для растений ячменя отрицательные последствия, вызванные нефтяным загрязнением почвы. Это проявлялось в улучшении некоторых морфологических признаков инокулированных растений (увеличение длины и массы побегов, массы корней и площади листовой поверхности) и сопровождалось изменением ряда физиолого-биохимических характеристик (повышением содержания хлорофилла и флавоноидов, а также снижением количества АБК).

ФИНАНСОВАЯ ПОДДЕРЖКА

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме № АААА-А18-118022190100-9, а также при финансовой поддержке гранта РФФИ № 18-29-05025.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бакаева М.Д., Кузина Е.В., Рафикова Г.Ф., Высоцкая Л.Б., Архипова Т.Н., Ахтямова З.А., Четвериков С.П., Логинов О.Н. Применение продуцирующих ауксины бактерий при фиторемедиации загрязнённой нефтью почвы // Теоретическая и прикладная экология.

2020. № 1. С. 144–150. DOI: [10.25750/1995-4301-2020-1-144-150](https://doi.org/10.25750/1995-4301-2020-1-144-150)
2. Высоцкая Л.Б., Архипова Т.Н., Кузина Е.В., Рафикова Г.Ф., Ахтямова З.А., Иванов Р.С., Тимергалина Л.Н., Кудоярова Г.Р. Сравнение реакции растений различных видов на нефтяное загрязнение // Биомика. 2019. № 1. С. 86–100. DOI: [10.31301/2221-6197.bmcs.2019-06](https://doi.org/10.31301/2221-6197.bmcs.2019-06)
 3. Копчик Г.Н. Проблемы и перспективы фиторемедиации почв, загрязненных тяжелыми металлами (обзор литературы) // Почвоведение. 2014. № 9. С. 1113–1130. DOI: [10.7868/S0032180X1409007X](https://doi.org/10.7868/S0032180X1409007X)
 4. Кудоярова Г.Г., Курдиш И.К., Мелентьев А.И. Образование фитогормонов почвенными и ризосферными бактериями как фактор стимуляции роста растений // Известия УНЦ РАН. 2011. № 3–4. С. 5–11.
 5. Четвериков С.П., Бакаева М.Д., Коршунова Т.Ю., Кузина Е.В., Рафикова Г.Ф., Четверикова Д.В., Высоцкая Л.Б., Логинов О.Н. Новый штамм *Enterobacter* sp. UOM 3 – деструктор нефти и продуцент индолилуксусной кислоты // Естественные и технические науки. 2019. № 7 (133). С. 37–40. DOI: [10.25633/ETN.2019.07.13](https://doi.org/10.25633/ETN.2019.07.13)
 6. Akunwumi I.I., Diwa D., Obianigwe N. Effects of crude oil contamination on the index properties, strength and permeability of lateritic clay // Int. J. Appl. Sci. Eng. Res. 2014. V. 3. P. 816–824.
 7. Bakaeva M., Kuzina E., Vysotskaya L., Kudoyarova G., Arkhipova T., Rafikova G., Chetverikov S., Korshunova T., Chetverikova D., Loginov O. Capacity of *Pseudomonas* strains to degrade hydrocarbons, produce auxins and maintain plant growth under normal conditions and in the presence of petroleum contaminants // Plants. 2020. 9 (3): 379. DOI: [10.3390/plants9030379](https://doi.org/10.3390/plants9030379)
 8. Buer C.S., Kordbacheh F., Truong T.T., Hocart C.H., Djordjevic M.A. Alteration of flavonoid accumulation patterns in transparent testa mutants disturbs auxin transport, gravity responses, and imparts long-term effects on root and shoot architecture // Planta. 2013. V. 238. P. 171–189. DOI: [10.1007/s00425-013-1883-3](https://doi.org/10.1007/s00425-013-1883-3)
 9. Cerovic Z.G., Ghazlen N.B., Milhade C., Obert M., Debuisson S., Le Moigne M. Nondestructive diagnostic test for nitrogen nutrition of grapevine (*Vitis vinifera* L.) based on dual-ex leaf-clip measurements in the field // J. Agric. Food Chem. 2015. V. 63. P. 3669–3680. DOI: [10.1021/acs.jafc.5b00304](https://doi.org/10.1021/acs.jafc.5b00304)
 10. Devatha C.P., Vishnu V.A., Purna C.R.J. Investigation of physical and chemical characteristics on soil due to crude oil contamination and its remediation // Appl. Water Sci. 2019. 9: 89. DOI: [10.1007/s13201-019-0970-4](https://doi.org/10.1007/s13201-019-0970-4)
 11. Farraji H., Zaman N.Q., Tajuddin R.M., Faraji H. Advantages and disadvantages of phytoremediation: A concise review // Int. J. Environ. Tech. Sci. 2016. V. 2. P. 69–75.
 12. Jia W., Ma M., Chen J., Wu S. Plant morphological, physiological and anatomical adaptation to flooding stress and the underlying molecular mechanisms // Int. J. Mol. Sci. 2021. 22(3): 1088. DOI: [10.3390/ijms22031088](https://doi.org/10.3390/ijms22031088)
 13. Kreslavski V.D., Brestic M., Zharmukhamedov S.K., Lyubimov V.Y., Lankin A.V., Jajoo A., Allakhverdiev S.I. Mechanisms of inhibitory effects of polycyclic aromatic hydrocarbons in photosynthetic primary processes in pea leaves and thylakoid preparations // Plant Biol. 2017. V. 19. P. 683–688. DOI: [10.1111/plb.12598](https://doi.org/10.1111/plb.12598)
 14. Kudoyarova G.R., Dodd I.C., Veselov D.S., Rothwell S.A., Veselov S.Y. Common and specific responses to availability of mineral nutrients and water // J. Exp. Bot. 2015. V. 66. P. 2133–2144. DOI: [10.1093/jxb/erv017](https://doi.org/10.1093/jxb/erv017)
 15. Kudoyarova G.R., Vysotskaya L.B., Arkhipova T.N., Kuzmina L.Yu., Galimsyanova N.F., Sidorova L.V., Gabbasova I.M., Melentiev A.I., Veselov S.Yu. 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. DOI: [10.1007/s11738-017-2556-9](https://doi.org/10.1007/s11738-017-2556-9)
16. Liu Y., Li P., Xu G.C., Xiao L., Ren Z.P., Li Z.B. Growth, morphological, and physiological responses to drought stress in *Bothriochloa ischaemum* // *Front. Plant Sci.* 2017. 8: 230. DOI: [10.3389/fpls.2017.00230](https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00230)
 17. Macoustra G.K., King C.K., Wasley J., Robinson S.A., Jolley D.F. Impact of hydrocarbons from a diesel fuel on the germination and early growth of subantarctic plants // *Environ. Sci.: Proc. Imp.* 2015. V. 17. P. 1238–1248. DOI: [10.1039/C4EM00680A](https://doi.org/10.1039/C4EM00680A)
 18. Padilla F.M., Pena-Fleitas M.T., Gallardo M., Thompson R.B. Evaluation of optical sensor measurements of canopy reflectance and of leaf flavonols and chlorophyll contents to assess crop nitrogen status of muskmelon // *Eur. J. Agron.* 2014. V. 58. P. 39–52. DOI: [10.1016/j.eja.2014.04.006](https://doi.org/10.1016/j.eja.2014.04.006)
 19. Panchenko L., Muratova A., Turkovskaya O. Comparison of the phytoremediation potentials of *Medicago falcata* L. and *Medicago sativa* L. in aged oil-sludge-contaminated soil // *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2016. V. 24. P. 3117–3130. DOI: [10.1007/s11356-016-8025-y](https://doi.org/10.1007/s11356-016-8025-y)
 20. Peer W.A., Cheng Y., Murphy A.S. Evidence of oxidative attenuation of auxin signaling // *J. Exp. Bot.* 2013. V. 64 (9). P. 2629–2639. DOI: [10.1093/jxb/ert152](https://doi.org/10.1093/jxb/ert152)
 21. Potocka I., Szymanowska-Pułka J. Morphological responses of plant roots to mechanical stress // *Ann. Botany.* 2018. V. 122 (5). P. 711–723. DOI: [10.1093/aob/mcy010](https://doi.org/10.1093/aob/mcy010)
 22. Rao D.E., Chaitanya K.V. Morphological and physiological responses of seven different soybean (*Glycine Max* L. Merr.) cultivars to drought stress // *J. Crop Sci. Biotechnol.* 2019. V. 22. P. 355–362. DOI: [10.1007/s12892-019-0088-0](https://doi.org/10.1007/s12892-019-0088-0)
 23. Sharipova G., Veselov D., Kudsoyarova G., Fricke W., Dodd I., Katsuhara M., Furuichi T., Ivanov I., Veselov S. Exogenous application of abscisic acid (ABA) increases root and cell hydraulic conductivity and abundance of some aquaporin isoforms in the ABA deficient barley mutant Az34 // *Ann. Bot.* 2016. V. 118 (4). P. 777–785. DOI: [10.1093/aob/mcw117](https://doi.org/10.1093/aob/mcw117)
 24. Tomar R.S., Jajoo A. Fluoranthene, a polycyclic aromatic hydrocarbon, inhibits light as well as dark reactions of photosynthesis in wheat (*Triticum aestivum*) // *Ecotoxic. Environ. Safety.* 2014. V. 109. P. 110–115. DOI: [10.1016/j.ecoenv.2014.08.009](https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2014.08.009)
 25. Veselov S.Y., Kudoyarova G.R., Egutkin N.L., Guili-Zade V.Z., Mustafina A.R., Kof E.M. Modified solvent partitioning scheme providing increased specificity and rapidity of immunoassay for indole-3-acetic acid // *Physiol. Plant.* 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)
 26. Vishwakarma K., Upadhyay N., Kumar N., Yadav G., Singh J., Mishra R.K., Kumar V., Verma R., Upadhyay R.G., Pandey M., Sharma S. Abscisic acid signaling and abiotic stress tolerance in plants: a review on current knowledge and future prospects // *Front. Plant Sci.* 2017. 8: 161. DOI: [10.3389/fpls.2017.00161](https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00161)
 27. Vysotskaya L.B., Kudoyarova G.R., Arkhipova T.N., Kuzina E.V., Rafikova G.F., Akhtyamova Z.A., Ivanov R.S., Chetverikov S. P., Chetverikova D.V., Bakaeva M.D., Korshunova T.Yu., Loginov O.N. The influence of the association of barley plants with petroleum degrading bacteria on the hormone content, growth and photosynthesis of barley plants grown in the oil-contaminated soil // *Acta Physiol. Plant.* 2021. 43: 67. DOI: [10.1007/s11738-021-03240-2](https://doi.org/10.1007/s11738-021-03240-2)
 28. Wang S., Xu Y., Lin Z., Zhang J., Norbu N., Liu W. The harm of petroleum-polluted soil and its remediation research // *AIP Conf. Proceed.* 2017. 1864: 020222. DOI: [10.1063/1.4993039](https://doi.org/10.1063/1.4993039)
 29. Yavari S., Malakahmad A., Sapari, N.B. A review on phytoremediation of crude oil spills // *Water Air Soil Pollut.* 2015. 226: 279. DOI: [10.1007/s11270-015-2550-z](https://doi.org/10.1007/s11270-015-2550-z)
 30. Zhang Y., Yu T., Ma W., Tian C., Sha Z., Li J. Morphological and physiological response of *Acer catalpifolium* Rehd. Seedlings to water and light stresses // *Global Ecol. Conservation.* 2019. V. 19. e00660. DOI: [10.1016/j.gecco.2019.e00660](https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00660)