

УДК 631.417:631.46:631.417.2:631.416:631.811

DOI: 10.52531/1682-1696-2023-23-3-46-58

Обзорная статья

# ВЕРОЯТНЫЙ МЕХАНИЗМ ВЛИЯНИЯ ГУМИНОВЫХ ВЕЩЕСТВ НА ПРОДУКЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС ЗЕЛЕННЫХ РАСТЕНИЙ

А.И. Попов<sup>1</sup>, В.Н. Зеленков<sup>2,3</sup>,  
Т.В. Теплякова<sup>4</sup>, М.В. Марков<sup>5</sup>

<sup>1</sup> САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ  
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

<sup>2</sup> ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-  
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ  
ОВОЩЕВОДСТВА – ФИЛИАЛ ФГБНУ  
«ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР  
ОВОЩЕВОДСТВА»

<sup>3</sup> ФГБНУ ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-  
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ ЛЕКАР-  
СТВЕННЫХ И АРОМАТИЧЕСКИХ РАСТЕНИЙ

<sup>4</sup> ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР ВИ-  
РУСОЛОГИИ И БИОТЕХНОЛОГИИ «ВЕКТОР»

<sup>5</sup> МОСКОВСКИЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ  
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Original article

## PROBABLE MECHANISM OF INFLUENCE OF HUMIC SUBSTANCES ON THE PRODUCTION PROCESS OF GREEN PLANTS

A.I. POPOV<sup>1</sup>, V.N. ZELENKOV<sup>2,3</sup>,  
T.V. TEPLYAKOVA<sup>4</sup>, M.V. MARKOV<sup>5</sup>

<sup>1</sup> SAINT PETERSBURG STATE UNIVERSITY

<sup>2</sup> ALL-RUSSIAN SCIENTIFIC RESEARCH  
INSTITUTE OF VEGETABLE GROWING –  
THE BRANCH OF FSBSI, FEDERAL SCIENTIFIC  
CENTER OF VEGETABLE GROWING

<sup>3</sup> ALL-RUSSIAN RESEARCH INSTITUTE OF  
MEDICINAL AND AROMATIC PLANTS

<sup>4</sup> STATE RESEARCH CENTER OF VIROLOGY  
AND BIOTECHNOLOGY “VECTOR”

<sup>5</sup> MOSCOW STATE PEDAGOGICAL UNIVERSITY

Гуминовые вещества, являясь, по сути черным щелоком (продукт щелочного гидролиза органического вещества природных объектов) и представляют собой сложную смесь различных органических соединений. Они способны ускорять циркуляцию питательных веществ внутри растений, увеличивать проницаемость клеточных мембран, проявлять детоксикологические свойства, оптимизировать в растениях соотношение органических и минеральных анионов, использовать некоторые органические компоненты гуминовых веществ, как нутриенты в питании растений и вызывать индукцию экспрессии генов.

**Ключевые слова:** гуминовые вещества, черный щелок, щелочной гидролиз, зеленые растения, процесс растениеводства, коллоидные системы природных полимеров, органо-минеральные соединения, органические питательные вещества растений

### ВВЕДЕНИЕ

Для эффективного решения проблем, связанных с устойчивым получением урожайности сельскохозяйственных культур, необходимо восстановить звенья функционирования трофической системы почва-растение, которые были утрачены при сельскохозяйственном использовании территории. Особую

Humic substances, being, in fact, black liquor (a product of alkaline hydrolysis of organic matter of natural objects) and are a complex mixture of various organic compounds. They are able to accelerate the circulation of nutrients within plants, increase the permeability of cell membranes, exhibit detoxological properties, optimize the ratio of organic and mineral anions in plants, use some organic components of humic substances as nutrients in plant nutrition and induce the induction of gene expression.

**KEYWORDS:** humic substances, black liquor, alkaline hydrolysis, green plants, plant production process, colloidal systems of natural polymers, organo-mineral compounds, plant organic

остроту данное направление приобретает в условиях сильного антропогенного пресса на агроэкосистемы [11, 12, 24, 33]. Эффективные и экономически оправданные воздействия на продукционный процесс зеленых сосудистых растений оказывают, так называемые, гуминовые вещества (ГВ) [8, 15, 24, 31, 43, 44, 57, 67, 73]. Чаще всего ГВ выделяются из различных природных объектов (почв, компостов, бурых углей, торфов и проч.) с помощью водных щелочных или нейтральных растворов солей, а также комбинации водных растворов щелочей и пирофосфата натрия [1, 2, 7, 14, 21, 56,

© 2023, А.И. Попов, В.Н. Зеленков, Т.В. Теплякова,  
М.В. Марков

Поступила в редакцию 10.08.2023

68, 77, 80]. По мнению М.Н.В. Hayes [58], до сих пор не найдено удовлетворительной системы растворителей, которая была бы способна извлекать все вещества гуминовой природы (если, конечно, таковые присутствуют в природных объектах), сорбированные неорганическими коллоидами. Существует мнение [63, 64, 70], что выделение, так называемых гуминовых веществ, любыми водными щелочными растворами и их последующее фракционирование не является правильным, поскольку вместе с ГВ в жидкую фазу переходят и негуминовые вещества, такие как компоненты живых организмов и их постмортальных остатков, а также простые и сложные индивидуальные соединения. Недостатком всех видов извлечения и дальнейшего фракционирования ГВ является попадание одних и тех же материалов в разные фракции, что нежелательно [68]. Кроме того, общепринято, что ГВ, выделяемые из природных объектов (почв, торфов, сапропелей, компостов и проч.), соответствуют такому, присутствующим в этих же объектах. Но так ли это?

Цель публикации – на основе анализа научной литературы, охарактеризовать вещественный состав, так называемых гуминовых веществ, извлекаемых из природных объектов щелочными растворами, и объяснить возможный механизм действия растворов ГВ на продукционный процесс высших зелёных растений.

## АНАЛИЗ ПРОБЛЕМЫ

Существует мнение [22], что во время щелочного извлечения гуминовых веществ из почвенного органического материала (ПОМ) вместе с ними выделяются и индивидуальные соединения, а при дальнейшем разделении ГВ происходят, вероятно, сопутствующие реакции (например, гидролиз ГВ, включения части низкомолекулярных соединений (продуктов деструкции) в молекулы высокомолекулярных биополимеров.. Существует мнение [20], что преобладающая (если не вся) часть фульвокислот представлена сравнительно низкомолекулярными органическими соединениями, появляющимися в растворе при выполнении аналитических процедур в результате частичного гидролиза разнообразных высокомолекулярных соединений, в том числе ГВ и гумина.

Как показали исследования, проведенные в начале XX-го века, в состав НА гуминовых кислот входят: смоляные кислоты и их эфиры, глицериды жирных кислот (жиры), агростерин, фитостерин, парафиновая, лигноцереновая и агроцереновая кислоты, а в состав ГА фульвокислот ('креновых и апокреновых' кислот): диоксистеариновая кислота, пиколин-карбоновая кислота, пентозаны, ксантин, гипоксантин, цитозин, гистидин и аргинин [78]. Причем, гуминовые кислоты одной почвы могут иметь иной компонентный состав, чем таковые другой. Точно также в разных почвах состав фульвокислот различаются между собой. При

этом, органические соединения, выделенные из ПОМ водными щелочными растворами, можно разделить на две группы: одна группа – это соединения, которые плохо разлагаются микроорганизмами (например, смолы, воскообразные вещества, отчасти жиры, пентозаны), а вторая группа – промежуточные продукты распада белков (аминокислоты, дигидростариновая кислота), неуклеопротеидов (цитозин, ксантин, гипоксантин), алкалоидов и эфирных масел [5].

Как считал А.М. Трусов [40], гумусовые вещества создаются самими же исследователями из каких-либо почвенных органических соединений, а не находятся как таковые в почве. Например, смоляные кислоты, которые определяются в гуминовой кислоте не являются ее составными частями. Это продукт результата действия щелочи на почвенный гумус. Так, некоторые бурые вещества, которые извлекаются щелочными растворами из почвы, образовались при действии щелочи на ПОВ, а не находились как таковые в почве. При этом, при действии щелочи на ПОВ, из одних органических соединений образуются смоляные кислоты, а другие (например, дубильные вещества, хлорофиллы и инкрустирующие вещества) буреют. Дополнительные факты, подтверждающие точку зрения А.М. Трусова, появились лишь в конце 20-го и в начале 21-го веков.

Как следует из обзора Oriz V. с соавторами [69], вследствие щелочного воздействия на основные компоненты не древесной фитомассы, такие, как: лигнин, полисахариды и разные экстрактивные вещества, в водную жидкую фазу переходят олигомеры лигнина и сахаридов, образуя тёмноокрашенный коллоидный раствор, так называемый черный щёлок. Следует заметить, что в черном щёлке присутствуют продукты не только деструкции лигнина, но и продукты его последующей реполимеризации [39, 54, 74, 82]. При этом, все производные лигнина можно осадить путем добавления минеральной кислоты [69]. Заметим, ГК тоже выпадают в осадок при подкислении среды экстракции. В результате щелочного гидролиза биологического материала, содержащего белки, нуклеиновые кислоты, углеводы, липиды и т. д., водный раствор приобретает кофейный цвет и содержит молекулы небольших пептидов, аминокислоты, олиго- и моносахара, а также мыла (натриевые или калиевые соли высших карбоновых кислот) [84]. К тому же щелочной гидролиз белков приводит к образованию остатков лантанина и лизиноаланина, к разрушению аргинина, лизина и цистина [18], а также к хемосинтезу глицина и  $\alpha$ -амино-*n*-масляной кислоты [51]. Интересно, что такие высокомолекулярные соединения, как ДНК и Fe-инозитфосфаты, теряют свою агрегативную устойчивость при подкислении щелочной вытяжки и оказываются в составе фракции гуминовых кислот, а низкомолекулярные кислоторастворимые компоненты, такие, как сахарофосфаты, Са-инозитфосфаты и др., попадают в состав фракции фульвовых кислот [16, 17].

Следует отметить, что разделение ГВ на ГК и ВК зависит от концентрации [30]. Так, если концентрация ГВ ниже критической концентрации мицелл (ККМ), то ГК сохраняют свою агрегативную устойчивость в водном растворе с рН = 1-2. И наоборот, чем концентрация ГВ выше ККМ, тем больше ГК выпадает в осадок в водном сильнокислом растворе.

Наше представление о выделении и разделении гуминовых веществ природных объектов приведено на рис. 1. Иными словами, гуминовые вещества (точнее черный щелок) – сложная смесь, состоящая из (1) моно- и олигомеров (продукты, унаследованные от исходного материала и/или образующиеся в результате щелочного гидролиза природных полимеров), (2) коллоидные системы природных полимеров (лигнин, полисахариды, жиры, воски, смолы, кероген и т.д.), (3) органоминеральные соединения, включая коллоидные системы, и (4) неорганические ионы и различные соединения, включая коллоидные системы.

То есть, раствор черного щелока представляют собой винегрет, состоящий из множества универсальных конструктивных и функциональных блоков. Эти блоки являются основой питания живых организмов, в соответствии с мнением А.М. Уголева [41]. По нашему мнению, именно это и является объяснением биологической активности 'гуминовых' препаратов. Понимание механизма воздействия 'гуминовых' пре-



РИС. 1.

Схема выделения и разделения гуминовых веществ природных объектов

А. И. ПОПОВ, В. Н. ЗЕЛЕНКОВ,  
Т. В. ТЕПЛЯКОВА, М. В. МАРКОВ  
ВЕРОЯТНЫЙ МЕХАНИЗМ ВЛИЯНИЯ ГУМИНОВЫХ  
ВЕЩЕСТВ НА ПРОДУКЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС ЗЕЛЕННЫХ  
РАСТЕНИЙ

паратов на растения позволило нам разработать концептуальную модель, отражающую влияние органических соединений, входящих в 'гуминовые вещества' (ОС-ГВ) на биохимические, физико-химические и биофизические процессы, которые происходят в растениях. Модель построена на основе анализа научной литературы и собственных экспериментальных данных.

Согласно предлагаемой нами модели, биологическое влияние ГВ на растения обуславливается их разносторонними свойствами [3, 4, 8, 10, 19, 26, 60, 66, 76]. При этом, по мнению группы итальянских ученых [84, 85], черный щелок – ГВ может оказывать действие на физиологию растений посредством сложных транскрипционных (генно-регуляторных) сетей. За счет регулирования экспрессии некоторых генов, большинство которых вовлечены в клеточный цикл, а также в меристемную и цитоскелетную организацию, эти соединения оказывают влияние на физиологию и метаболизм растений.

Развивая научные положения, связанные с раскрытием механизмов биологической активности черного щелока (гумусовых веществ), нами разработана концептуальная модель участия ГВ в биохимических и биофизических процессах, происходящих в зелёных сосудистых растениях (рис. 2) [29]. В соответствии с предлагаемой моделью, физиологическая активность



РИС. 2.

Концептуальная модель участия гуминовых веществ в биохимических, физико-химических и биофизических процессах, происходящих в зелёных сосудистых растениях при некорневой обработке

черного щелока обусловлена: наличием в этих соединениях разнообразных функциональных групп, коллоидными свойствами и компонентным составом.

Черный щелок – кислотно-основный комплекс, точное набор полиамфолитов. Разнообразные функциональные группы этих соединений обуславливают их участие в химических реакциях окисления-восстановления (в том числе и обратимых) и реакционную способность этих соединений в целом. Реакционная способность черного щелока проявляется в возможности образования этими соединениями разнообразных металлоорганических комплексов, включая хелатные; во влиянии на осмотическое давление; в фермент-субстратных взаимодействиях; в детоксикации ксенобиотических веществ и соединений, а также в некоторых других процессах [26].

Участие ГВ в различных восстановительно-окислительных (редокс) процессах оптимизирует дыхание растений и отчасти фотосинтез [6, 8, 13, 34, 42, 43]. В то же время активизация фотосинтеза ОС-ГВ может быть обусловлена не столько с проявлением редокс-свойств черного щелока, сколько с ускорением транспорта и циркуляции пищевых веществ внутри растений [26]. В результате, чем интенсивнее дыхание растений и фотосинтез, тем лучше протекает биосинтез различных органических соединений.

Экспериментально установлено [75], что ГВ приводили к усилению реакций с образованием макроэргических связей, гидролиз которых сопровождается с выделением значительного количества энергии. Гумат калия интенсифицировал эндогенное дыхание и активность цитохромоксидазы в гомогенате из корней озимой пшеницы (*Triticum vulgare* Vill.) [79].

Вследствие того, что органические соединения, входящие в так называемые ГВ, способны образовывать хелатные соединения, эти вещества способствуют поступлению в растения биофильных элементов и в виде катионов, в частности железа, калия, меди, кальция, магния и других макро- и микроэлементов [6, 35, 36, 43, 44, 65], и в виде, например: фосфатов, нитратов, сульфатов [47, 65, 87]. Влияние ГВ на поглощение растениями нитратов может объясняться как гормоноподобным действием [55], так и геномными модификациями, вызываемыми гумусовыми кислотами [48]. Так, было найдено влияние ГВ на экспрессию белков-носителей нитратов [88]. Как было показано на примере кукурузы (*Zea mays* L.) ГВ могут непосредственно влиять на транскрипцию генов, отвечающих за поступление нитрат-ионов в корни растений [76].

Помимо этого, ГВ могут служить поставщиками органических анионов. Известно, что для благоприятного роста растений в клетках последних должно наблюдаться определенное соотношение органических и минеральных анионов [23]. Вероятно, органические

анионы, входящие в состав черного щелока (ГВ), способны выполнять в растениях роль противоионов для катионов (например, для  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $NH_4^+$  и др.), оптимизируя соотношение анионов и приводя к снижению содержания нитратов в продукции растениеводства [10].

С позиции коллоидной химии черный щелок – набор разнообразных высокодисперсных коллоидных частиц разной структуры, которые обладают заряженной поверхностью и как следствие поверхностно-активными свойствами частиц. Заряд поверхности коллоидных частиц ГВ создает условия для проявления ОС-ГВ сорбционной и ионообменной активностей, а также проявления электростатических взаимодействий. Эти соединения также проявляют поверхностно-активные свойства [4] в связи с чем ОС-ГВ, попав в растения, гидрофилизируют стенки проводящей системы и облегчают пиноцитоз, влияют на биоэлектрические реакции и осмотическое давление, оказывают ионофорное действие, что в итоге ускоряет передвижение и циркуляцию питательных веществ в растениях. Чем лучше транспорт и круговорот питательных веществ в растениях, тем выше скорость фотосинтеза, тем больше поступает в растения соединений минерального питания, а как следствие – ускоряется рост и развитие сельскохозяйственных культур. Сельскохозяйственные культуры более полно используют внесенные в почву удобрения. Иначе говоря, возрастает коэффициент использования удобрений [23, 26].

Биостимулирующая активность ГВ была наибольшей во фракциях с относительно небольшой молекулярной массой [67, 72, 86], причем, относительно низкомолекулярные гумусовые соединения поступают в клетки растений легче, чем их более высокомолекулярные аналоги. Низкомолекулярная фракция ГВ передвигается по симпласту и непосредственно влияет на метаболизм растений, а более высокомолекулярная фракция ГВ передвигается по апопласту и влияет на процессы, связанные с функционированием клеточной стенки растений [67]. Относительно низкомолекулярная фракция ГВ тоже может передвигаться по апопласту, оказывая при этом воздействие на плазмалемму [86]. Экспериментально установлено, что величина модуля упругости клеточных стенок корней растений зависит от содержания водорастворимых ГВ в корневой системе растений [9].

Компонентный состав ОС-ГВ, несомненно, сказывается не только на трофичности, но и на некоторых других биологических свойствах этих специфических соединений. Некоторые компоненты гумусовых соединений, представляющие собой структурные фрагменты биологических макромолекул, могут также поглощаться и усваиваться растениями. В этом случае растения «экономят» энергию, а чем больше величина «сэкономленной» энергии, тем больше выраба-

тывается фитонцидов и фитоалексинов – активных средств защиты растений. В результате растительные культуры меньше болеют [26].

В благоприятном влиянии органических соединений гуминовых веществ (ОС-ГВ) на растения некоторые исследователи [32, 50, 52, 75] находят аналогию с действием фитогормонов – ауксинов (в большей мере), гиббереллинов и прочее. Причем, так называемые гуминовые кислоты обладают выраженной ауксиноподобной активностью в более широком диапазоне концентраций, чем собственно ауксины [45]. Возможно, ОС-ГВ способны синергетически или антагонистически взаимодействовать со многими регуляторами роста растений [71, 83]. Кроме того, ОС-ГВ способны активировать синтетический репортер ауксина DR5::GUS и усиливать транскрипцию раннего ауксин-зависимого гена IAA19 [84, 85].

ГК так же, как и индолуксусная кислота, индуцируют развитие боковых корней посредством согласованной активации плазмалеммы и насоса тонопласта H<sup>+</sup> [89]. Помимо ауксин-подобной активации ГВ может быть задействована гиббереллиноподобная сигнализация для прерывания покоя семян [53]. Как было обнаружено [49, 53, 61], ГВ может снижать вызванный солью стресс у некоторых растений (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., *Phaseolus vulgaris* L, *Zea mays* L). Таким образом, ГВ задерживают опосредованную солью деградацию переносчика натрия высокоаффинным транспортером K<sup>+</sup> 1 (НКТ1), T1), что приводит к усилению выхода натрия [62].

ГВ (черный щелок) способны принимать участие в детоксикации ксенобиотиков в зеленых сосудистых растениях [46]. Так, ГВ способны повышать устойчивость растений к действию ионизирующей радиации и пестицидов [6], снижать ингибирующее последствие

А. И. ПОПОВ, В. Н. ЗЕЛЕНКОВ,  
Т. В. ТЕПЛЯКОВА, М. В. МАРКОВ  
ВЕРОЯТНЫЙ МЕХАНИЗМ ВЛИЯНИЯ ГУМИНОВЫХ  
ВЕЩЕСТВ НА ПРОДУКЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС ЗЕЛЕННЫХ  
РАСТЕНИЙ

ствие остаточных количеств гербицидов и уменьшать накопление их в конечной продукции растениеводства [46]. Роль черного щелока в защите растений от воздействия пестицидов может быть многообразной – от выполнения функции сорбента до роли индуктора систем детоксикации [37].

Всё вышперечисленные примеры влияния черного щелока на физиолого-биохимические процессы в растениях будут способствовать улучшению роста, развития и продуктивности растений, а также увеличению их устойчивости к стрессам. В качестве примера приведены обобщённые (за 25-летний период) результаты полевых производственных опытов с растворами ГВ, проводимых в разных климатических зонах (рис. 3) [29].

Биологическая активность ГВ играет важную роль как в обеспечении высокой биологической продуктивности системы почва–растение, так и в повышении устойчивости этой системы к неблагоприятным воздействиям. Была выявлена следующая закономерность при применении некорневых обработок растворами ГВ: (1) при высоком производственном потенциале почв и благоприятных агрометеорологических условиях наблюдалось относительно невысокое увеличение урожайности сельскохозяйственных культур; (2) при экстремальных агрометеорологических обстоятельствах, но при хорошей обеспеченности почвы основными элементами минерального питания растений (НРК), эффект был максимальным [15, 25, 27].

Следует добавить, что некорневая обработка растворами ГВ материнских растений является одним из путей улучшения посевных свойств семян зерновых. В результате проведённых исследований [38] было выявлено, что некорневая обработка ярового ячменя растворами ГВ привела к улучшению динамических свойств семян – всхожести и энергии прорастания.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Биологическая активность ГВ обусловлена: наличием в этих соединениях разнообразных функциональных групп, коллоидными свойствами и компонентным составом. Гуминовые вещества способны: ускорять циркуляцию питательных веществ внутри растений, увеличивать проницаемость клеточных мембран, тем самым облегчать поступление и передвижение питательных веществ в культурных растения, снимать стресс у сельскохозяйственных культур после применения пестицидов, оптимизировать в растениях соотношения органических и минеральных анионов, использовать некоторые компоненты ГВ, представляющие собой структурные фрагменты биологических макромолекул, и вызывать индукцию экспрессии генов.

Таким образом, в самом общем виде модель универсальна для высших зеленых растений и иллюстрирует, что биологическая активность ГВ является ин-

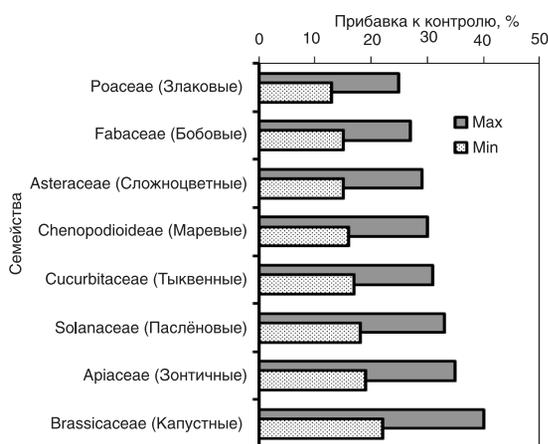


Рис. 3.

Увеличение урожайности (% к контролю) для разных семейств сельскохозяйственных культур при применении некорневых обработок гуминовыми препаратами. Авторские данные по результатам 25-летних исследований

тегральным отображением свойств этих соединений. Гуминовые вещества, вследствие их прямого влияния на биохимические и биофизические процессы растений, позволяют ускорить рост и развитие сельскохозяйственных культур.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. **АЛЕКСАНДРОВА Л.Н.** Гумусовый режим пахотных дерново-подзолистых почв и пути его регулирования. Гумус и почвообразование / Научные труды Ленинградского сельскохозяйственного института. Ленинград-Пушкин, 1977. № 329. С. 3–16.
2. **АЛЕКСАНДРОВА Л.Н.** Органическое вещество почвы и процессы его трансформации. Л.: Наука, 1980.
3. **АЗАНОВА-ВАФИНА Ф.Г.** О комплексном характере действия физиологически активных гумусовых веществ на растения / Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1992. №10(946). С. 61–69.
4. **ВАХМИСТРОВ Д.Б., МИШУСТИНА Н.Е., ЗВЕРКОВА О.А., ДЕБЕНЕЦ Е.Ю.** Поверхностная активность гуминовых кислот – одна из причин их стимулирующего действия на рост растений // Физиология растений. 1989. № 36. С. 980–989.
5. **ГЛИНКА К.Д.** Почвоведение. 5-е издание. Государственное издательство сельскохозяйственной и колхозно-кооперативной литературы, М.–Л. 1932.
6. **ГОРОВАЯ А.И., ОРЛОВ Д.С., ЩЕРБЕНКО О.В.** Гуминовые вещества: Строение, функции, механизм действия, протектор, свойства, экологическая роль. Киев: Naukova dumka. 1995.
7. **ГРИШИНА Л.А., ОРЛОВ Д.С.** Система показателей гумусного состояния почв. Советские почвоведы к 6-му Международному конгрессу почвоведов в Канаде 1978 г. Проблемы почвоведения. М.: Наука. 1978. С. 42–47.
8. **ГУМИНЬСКИ С.** Современные точки зрения на механизм физиологических эффектов, вызываемых в растительных организмах гумусовыми соединениями // Почвоведение. 1968. № 9. С. 62–69
9. **ЕРМАКОВ Е.И., КТИТОРОВА И.Н., СКОБЕЛЕВА О.В.** Влияние гумусовых кислот на механические свойства клеточных стенок // Физиология растений, 2000. №47(4). С. 591–599.
10. **ЕРМАКОВ Е.И., ПОПОВ А.И.** Аспекты управления круговоротом органического вещества в системе почва-растение // Вестник Россельхозакадемии. 2001. № 1. С. 58–62.
11. **ЕРМАКОВ Е.И., ПОПОВ А.И.** Некорневая обработка растений гуминовыми веществами, как экологически гармоничная корректировка продуктивности и устойчивости агроэкосистем // Вестник Россельхозакадемии. 2003. № 4. С. 7–11.
12. **ЕРМАКОВ Е.И., ПОПОВ А.И.** Развитие представлений о влиянии гуминовых веществ на метаболизм и продуктивность растений // Вестник Россельхозакадемии. 2003. №2. С. 16–20.
13. **КОМИССАРОВ И.Д., КЛИМОВА А.А.** Влияние гуминовых кислот на фотосинтез и дыхание растений. Гуминовые препараты / Научные труды Тюменского сельскохозяйственного института. Тюмень. 1971. Т. 14. С. 200–212.
14. **КОНОНОВА М.М.** Органическое вещество почвы, его природа, свойства и методы изучения. М.: Изд-во АН СССР. 1963.
15. **КУЗНЕЦОВ В.И., ПОПОВ А.И.** Оптимизация потенциальных возможностей управления и регулирования урожая сельскохозяйственных культур. Системы высокоурожайного земледелия и биотехнологии как основа инновационной модернизации АПК в условиях климатических изменений / Материалы Всероссийской научно-практической конференции (16–17 марта 2011 г., г. Уфа). В двух частях. Часть II. Уфа: НВП «БашИнком», ФГОУ ВПО Башкирский государственный аграрный университет, 2011. С. 39–54.
16. **МАКАРОВ М.И.** Соединения фосфора в гумусовых кислотах почвы // Почвоведение. 1997. №4. С. 458–466.
17. **МАКАРОВ М.И.** Фосфор органического вещества почв. М.: ГЕОС. 2009.
18. **МАКСИМЮК Н.Н., МАРЬЯНОВСКАЯ Ю.В.** О преимуществах ферментативного способа получения белковых гидролизатов // Фундаментальные исследования. 2009. №1. 34 с.
19. **ОВЧИННИКОВА Т.Ф.** Влияние гидрогумата гуминового препарата из торфа на пролиферативную активность и метаболизм дрожжевых микроорганизмов. Гуминовые вещества в биосфере / Научные доклады высшей школы, Биологические науки. 1991. №10(334). С. 87–90.
20. **ОРЛОВ Д.С.** Почвенные фульвокислоты: история изучения, значение и реальность // Почвоведение, 1999. № 9. С. 1165–1171.
21. **ОРЛОВ Д.С., БИРЮКОВА О.Н., РОЗАНОВА М.С.** Пересмотренная система параметров статуса гумусовых почв и их евразийские генетических горизонты // Евразийское почвоведение. 2004. №37 (8). С. 798–805.
22. **ОРЛОВ Д.С., БИРЮКОВА О.Н., СУХАНОВА Н.И.** Органическое вещество почв Российской Федерации. М.: Наука. 1996.
23. **ОСМОЛОВСКАЯ Н.Г., ИВАНОВА И.Л.** Регуляция ионного баланса в листьях фасоли и свёклы при аммонийном и нитратном питании // Физиология растений. М.: Наука. 1989. № (36)5. С. 1028–1034.
24. **ПОПОВ А.И.** Биологическая коррекция продуктивности агрофитоценозов // Вестник С.-Петербургского университета. Биология. 2006. Серия 3. №1. С. 136–147.
25. **ПОПОВ А.И.** Биологическая коррекция продук-

- тивности растений – третий эволюционный шаг // Вестник РАЕН. 2014. №5. С. 3–7.
26. **Попов А.И.** Гуминовые вещества: свойства, строение, образование. Под ред. Е.И. Ермакова, СПб. : Изд-во Санкт-Петербургского государственного университета, 2004.
  27. **Попов А.И.** Некорневая обработка сельскохозяйственных культур растворами гуминовых веществ–как активатор продукционного процесса сельскохозяйственных культур. Экологические проблемы современного овощеводства и качество овощной продукции / Сборник научных трудов по материалам Международной научно-практической конференции «Овощи–Качество–Здоровье» (23–24 сентября 2014 г.). Ред. С.С. Литвинова. Ч. 1. М.: ФГБНУ Всероссийский научно-исследовательский институт овощеводства. 2014. С. 452–456.
  28. **Попов А.И., Зеленков В.Н., Иванова М.И., Латушкин В.В., Новиков В.Б., Елисева А.Г., Леонова И.Б.** Продуктивность растений салата листового в зависимости от вида субстрата-почвозаменивателя в условиях замкнутой системы фитотрона ИСР-1 // Актуальная биотехнология. 2018. №3(26). С. 395–399.
  29. **Попов А.И., Панина Е.П., Ергенова С.Е.** Механизмы действия гуминовых веществ на растения / Гумус и почвообразование. СПб.: Санкт-Петербургский государственный университет, 2015. С. 19–26.
  30. **Попов А.И., Сазанова Е.В., Холостов Г.Д., Бирилко Д.А.** Поправки к некоторым показателям гумусового состояния почв. Гуминовые вещества в биосфере. Материалы 7-й Всероссийской научной конференции с международным участием, посвящённой 90-летию со дня рождения профессора Д.С. Орлова, и 3-й Международной научной школы «Методы оценки биологической активности гуминовых продуктов» (Москва, 4–8 декабря 2018 г.). М.: МАКС ПРЕСС. 2018. С. 27–28.
  31. **Попов А.И., Суханов П.А.** Гуминовые препараты – эффективное средство биологической коррекции минерального питания сельскохозяйственных культур, их роста и развития // Информационно-аналитический бюллетень Комитета по сельскому хозяйству правительства Ленинградской области. СПб.: Агро-Пилот. 2002. №18–19. С. 23–41.
  32. **Попов А.И., Чертов О.Г.** О трофической функции органического вещества почв // Вестник С.-Петербургского университета. Серия биол. 1993. №3(17). С. 100–109.
  33. **Попов А.И., Чертов О.Г.** Гуминовые вещества – важное звено в функционировании системы почва-растение. Гумус и почвообразование / Сборник научных трудов С.-Петербургского государственного аграрного университета. СПб., 1997. С. 24–31.
  34. **Прат С.** Влияние гуминовых соединений на метаболизм растений // Вестник Московского университета. 1965. Сер. 6. №1. С. 26–32.
  35. **Прозоровская А.А.** Влияние гуминовой кислоты и её производных на поступление азота, фосфора, калия и железа в растения. Органо-минеральные удобрения. Сборник химико-технологических и агрохимических работ / Труды Научного института удобрений и инсектофунгицидов. 1936. № 127. С. 143–161.
  36. **Рассказова Л.В.** Использование растениями кальция и магния, связанных с органическим веществом. Особенности культурного почвообразовательного процесса и моделирование плодородия почв Нечернозёмной зоны РСФСР / Сборник научных трудов Северо-Западного научно-исследовательского Института сельского хозяйства, Ленинград, 1989. С. 61–66.
  37. **Сосновская О.Н., Приходько Л.А., Булгакова М.П.** Формирование растениями систем детоксикации агразина в зависимости от условий питания и присутствия ФАВ гумусовой природы. Теория действия физиологически активных веществ / Труды Днепропетровского сельскохозяйственного института. Днепропетровск. 1983. №8. С. 44–47.
  38. **Стефанова Н.А., Попов А.И.** Влияние некорневой обработки гуминовыми веществами на посевные качества семян ячменя // Информационно-аналитический бюллетень. Комитета по сельскому хозяйству правительства Ленинградской области. СПб.: Агро-Пилот. 2002. № 18–19. С. 63–64.
  39. **Тарабанько В.Е., Ильина И.И., Петухов Д.В., Первышина Е.П.** О механизме окислительного расщепления углерод-углеродной связи лигнинов в щелочной среде // Химия растительного сырья. 1997. № 3. С. 51–58.
  40. **Трусов А.Г.** Материалы к изучению почвенного гумуса. Часть 1-я. Процессы образования «гуминовой кислоты». Экспериментальное исследование. Петроград: Типография ММ Стасюлевича. 1917.
  41. **Уголев А.М.** Теория адекватного питания и трофология. Наука и технический прогресс. Л.: Наука. 1991.
  42. **Флейг В.** О влиянии гумусовых веществ на обмен веществ растений. Междунар. конгресс по торфу. Ленинград, СССР. 1963.
  43. **Христева Л.А.** Действие физиологически активных гуминовых кислот на растения при неблагоприятных внешних условиях // Гуминовые удобрения: Теория и практика их применения. Днепропетровск. 1973. № 4. С. 5–23.
  44. **Христева Л.А.** Участие гуминовых кислот и других органических веществ в питании высших растений // Почвоведение. 1953. №10. С. 46–50.
  45. **Чуков С.Н., Талашкина В.Д., Надпорожская М.А.** Физиологическая активность ростовых

- стимуляторов и гуминовых кислот почв. Евразийское почвоведение. 1995. №2. С. 169–174.
46. ЯРЧУК И.И., БУГАКОВА М.П. Физиологически активные вещества гумусовой природы как экологический фактор детоксикации остаточных количеств гербицидов // Гуминовые вещества в биосфере. Научные доклады высшей школы, Биол. науки, 1991. №10. (334). С. 75–80.
  47. ALBUZIO A, FERRARI G, NARDI S. Effects of HS on nitrate uptake and assimilation in barley seedlings. *Can. J. Soil Sci.*, 1986. N66. P. 731–736.
  48. ATTINÀ E., NOSTRO G., SIDARI M., CACCO G. Changes in gene structure and its expression induced by HS in plant tissues. First Workshop of Int. Soil Sci Society, Working Group. MO, Canada, 1992. P. 11–15.
  49. AYDIN A., KANT C., TURAN M. Humic acid application alleviates salinity stress of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants decreasing membrane leakage // *African Journal of Agricultural Research*, 2012. N7. P. 1073–1086.
  50. BOTTOMLEY W.B. Some effects of organic growth-promotion substances (auximones) on the growth of *Lemma minor* in mineral cultural solutions // *Proc. of the Royal Society of London, Biology*, 1917. N 89. P. 481–505.
  51. BREMNER J. Alkaline Decomposition of Amino acids. *Nature*. 1951. N168. P. 518.
  52. CACCO G., DELL'AGNOLA G. Plant growth regulator activity of soluble humic complexes // *Can. J. Soil Sci.* 1984. N64. P. 225–228.
  53. CHA J.Y., KIM T.W., CHOI J.H., JANG K.S., KHALEDA L., KIM W.Y., JEON J.R. Fungal laccase-catalyzed oxidation of naturally occurring phenols for enhanced germination and salt tolerance of *Arabidopsis thaliana*: A green route for synthesizing humic-like fertilizers // *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2017. N 65. P. 1167–1177.
  54. CORDOSO M., OLIVEIRA E.D., PASSOS M.L. Chemical composition and physical properties of black liquors and their effects on liquor recovery operation in Brazilian pulp mills. *Fuel*, 2009. N88(4). P. 756–763.
  55. DELL'AGNOLA G., NARDI S. Hormone-like effect of enhanced nitrate uptake induced by depolycondensed humic fractions obtained from *Allolobophora rosea* and *A. caliginosa* faeces // *Biol. Fertil. Soils*, 1987. N4. P. 115–118.
  56. FLAIG W., BEUTELSPACHER H., RIETZ E. Chemical Composition and Physical Properties of Humic Substances. *Soil Components. Organic Components*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1975. Vol. 1. P. 1–111.
  57. HAFEZ M., RASHAD M., POPOV A.I. The biological correction of agro-photosynthesis of soil plant productivity // *Journal of Plant Nutrition*. Published online. 2020. DOI: 10.1080/01904167.2020.1799008.
  58. HAYES M.H.B. Solvent Systems for the Isolation of Organic Components from Soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 2006. N70. P. 986–994.
  59. HILLITZER A. Uber den einfluss der humusstoffe auf das wurzelwachstum. *Beihefte Bot. Ztbl.* 1932. N49. P. 467–480.
  60. JEON J-R., YOON H.Y., SHIN G-I., JEONG S.Y., CHA J-Y., KIM W-Y. Structure and action mechanism of humic substances for plant stimulations // *Journal of the Korean Society of Grassland and Forage Science*. 2018. N38(3). P. 175–179.
  61. KHALED H., FAWY H.A. .Effect of different levels of humic acids on the nutrient content, plant growth, and soil properties under conditions of salinity // *Soil and Water Research*. 2011. N6. P. 21–29.
  62. KHALEDA L., PARK H.J., YUN D.J., JEON J.R., KIM M.G., ET. AL. Humic acid confers HIGH-AFFINITY K<sup>+</sup> TRANSPORTER 1-mediated salinity stress tolerance in *Arabidopsis* // *Molecules and Cells*. 2017. N40. P. 966–975.
  63. KLEBER M., LEHMANN J. Humic Substances Extracted by Alkali Are Invalid Proxies for the Dynamics and Functions of Organic Matter in Terrestrial and Aquatic Ecosystems // *Journal of Environmental Quality*, 2019. N48(2). P. 207–216.
  64. LEHMANN J., KLEBER M. The contentious nature of soil organic matter // *Nature*, 2015. N528. P. 60–68.
  65. MAGGIONI A., VARANINI Z., NARDI S., PINTON R.. Action of soil humic matter on plant roots: stimulation of ion uptake and effects on (Mg<sup>2+</sup>, K<sup>+</sup>) ATPase activity. // *Sci. Total Env.* 1987. N62. P. 355–363.
  66. NARDI S., CONCHERI G., DELL'AGNOLA G. Biological activity of humic substances // *Humic Substances in Terrestrial Ecosystems*. Ed A. Piccolo. Elsevier, Amsterdam. 1996. P. 361–406.
  67. NARDI S., PIZZEGHELLO D., MUSCOLO A., VIANELLO A. Physiological effects of HS on higher plants—review // *Soil Biol. Biochem.* 2002. N34(11). P. 1527–1536.
  68. OLK D.C., BLOOM P.R., PERDUE E.M., MCKNIGHT D.M., CHEN Y. ET AL. Environmental and Agricultural Relevance of Humic Fractions Extracted by Alkali from Soils and Natural Waters // *Journal of Environmental Quality*, 2019. N48(2). P. 217–232.
  69. ORIEZ V., PEYDECASTAING J., PONTALIER P-Y. Lignocellulosic Biomass Mild Alkaline Fractionation and Resulting Extract Purification Processes: Conditions, Yields, and Purities // *Clean Technologies and Environmental Policy*. Springer Verlag. 2020. N2(1). P. 91–115.
  70. PAUL E.A. The nature and dynamics of soil organic matter: Plant inputs, microbial transformations, and organic matter stabilization // *Soil Biology and Biochemistry*. 2016. N98. P. 109–126.
  71. POAPST P.A., SCHNITZER M. Fulvic acid and adventitious root formation // *Soil Biol. Biochem.* 1971. N3. P. 215–219.

72. POST B., HEMPFLING R., KLAMBERG H., SCHULTEN H.-R. Zur Charakterisierung von Boden-Huminstoffen. *Fresenius Z. Anal. Chem.* 1988. N331. P. 273–281.
73. PRISA D. Qualitative and physiological effect of humic substances on *Hawortia tessellata* and *Hawortia papillosa* // International Journal of Scientific Research in Multidisciplinary Studies, 2020. N6(3). P. 1–5.
74. Production of Biofuels and Chemicals from Lignin. Biofuels and Biorefineries. Book 6. Eds Zhen Fang and RL Smith Jr. Springer Verlag, Singapore. 2016.
75. ŘEŘÁBEK J. The relation of humic acids to the inhibition of plant straight growth // *Naturwissenschaften*. 1963. N50. P. 309–310.
76. QUAGGIOTTI S., RUPERTI B., PIZZEGHELLO D., FRANCIOSO O., TUGNOLI V., NARDI S. Effect of low molecular size humic substances on nitrate uptake and expression of genes involved in nitrate transport in maize (*Zea mays* L.). *J. Exp. Bot.* 2004. N55(398). P. 803–813.
77. SCHNITZER M. Humus Substances: Chemistry and Reactions // Soil Organic Matter. Eds M Schnitzer and SU Khan. Development of Soil Sci. Ottawa. 1978. N8. P. 1–64.
78. SCHREINER O., SHOREY E.C. Chemical nature of soil organic matter. Bulletin of the Bureau of Soils. US Department of Agriculture. Government Printing Office, Washington. 1910. V. 74.
79. ŠMIDOVÁ M. Über den Einfluss von Na-Humat auf die Oxydations-Reduktions-Prozesse in den Wurzeln von Winterweizenpflanzen. Studies about Humus. Symp. Humus and Plant (Phaha and Brno 28 September 6 October, 1961 yr.). Eds: Acad S Prát and prof. V. Rypáček. Publishing House of the Czechoslovak Academy of Science, Prague, 1962. P. 291–304.
80. SWIFT R.S. Organic matter characterization. Methods of soil analysis. Part 3. Chemical methods. Ed DL Sparks. SSSA Book Series no. 5. Soil Science Society of America and American Society Agronomy, Madison, WI, 1996. P. 1011–1069.
81. THACKER H.L. Chapter 6: Alkaline hydrolysis. Carcass disposal: a comprehensive review. National Agricultural Biosecurity Center Consortium USDA APHIS Cooperative Agreement Project Carcass Disposal Working Group, National Agricultural Biosecurity Center, Kansas State University, Kansas. 2004.
82. THRING R.W., CHORNET E., BOUCHARD J., VIDAL P.F., OVEREND R.P. Characterization of lignin residues derived from the alkaline hydrolysis of glycol lignin // *Canadian Journal of Chemistry*, 1990. N68(1): P. 82–89.
83. TICHÝ V. Physiological and morphological responses of plants to the presence of humus substances. *Scr. Fac. Sci. Nat. Univ. Purk. Brun.*, 1982. N12. P. 401–406.
84. TREVISAN S., BOTTON A., VACCARO S., VEZZARO A., QUAGGIOTTI S., NARDI S. Humic substances affect *Arabidopsis* physiology by altering the expression of genes involved in primary metabolism, growth and development. *Environmental and Experimental Botany*. 2011. N74. P. 45–55.
85. TREVISAN S., PIZZEGHELLO D., RUPERTI B., FRANCIOSO O., SASSI A., ET AL. Humic substances induce lateral root formation and expression of the early auxin-responsive IAA19 gene and DR5 synthetic element in *Arabidopsis*. *Plant Biology*, 2010. N12(4). P. 604–614.
86. VAUGHAN D. Effetto delle sostanze umiche sui processi metabolici delle piante. Sostanze Umiche effetti sul terreno e sulle piante. Eds R.G. Burns, G. Dell'Agnola, S. Miele, S. Nardi, G. Savaini, M. Schitzer, P. Sequi, D. Vaughan, SA Visser. Ramo Editoriale degli Agricoltori, Roma, 1986. P. 59–81.
87. VAUGHAN D., MACDONALD I.R. Effects of humic acid on protein synthesis and ion uptake in beet discs. *J. Exp. Botany*, 1971. N22. P. 400–410.
88. VAUGHAN D., MALCOLM R.E., ORD B.G. Influence of humic substances on biochemical processes in plants. *Soil Organic Matter and Biological Activity*. Eds D. Vaughan, R.E. Malcolm.: Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Boston, Lancaster, The Netherlands, 1985. P. 77–108.
89. ZANDONADI D.B., CANELLAS L.P., FAÇANHA A.R. Indolacetic and humic acids induce lateral root development through a concerted plasmalemma and tonoplast H<sup>+</sup> pumps activation. *Planta*, 2007. N225. P. 1583–1595.

## REFERENCES

1. ALEKSANDROVA L.N. Humus regime of arable sod-podzolic soils and ways of its regulation. *Humus and soil formation*. Scientific Proceedings of the Leningrad Agricultural Institute. Leningrad-Pushkin, 1977;329:3–16. (In Russian).
2. ALEKSANDROVA L.N. Organic matter of soil and processes of its transformation. Leningrad: Nauka. 1980. (In Russian).
3. AZANOVA-VAFINA F.G. On the complex character of the action of physiologically active humus substances on plants. *Scientific reports of the higher school*. Biological Sciences, 1992;10(946):61–69. (In Russian).
4. VAKHMISTROV D.B., MISHUSTINA N.E., ZVERKOVA O.A., DEBENETS E.J. Surface activity of humic acids is one of the reasons for their stimulating effect on plant growth. *Physiologiya rastenii*. 1989;36:980–989. (In Russian).
5. GLINKA K.D. Soil Science. 5<sup>th</sup> edition. State Publishing House of Agricultural and Collective Farm and Cooperative Literature, Moscow-Leningrad. 1932. (In Russian).
6. GOROVAYA A.I., ORLOV D.S., SCHERBENKO O.V. Humic substances: Structure, functions, mechanism of action, protector, properties, ecological role. Kiev: Naukova dumka. 1995. (In Russian).

7. GRISHINA L.A., ORLOV D.S.. The system of indicators of humus condition of soils. Soviet Soil Scientists for the 6th International Congress of Soil Scientists in Canada 1978. Problems of soil science. Moscow: Nauka. 1978:42–47. (In Russian).
8. GUMINSKY S. Modern points of view on the mechanism of physiological effects caused in plant organisms by humus compounds. *Pochvovedenie*. 1968;(9):62–69. (In Russian).
9. ERMAKOV E.I., KTI TOROVA I.N., SKOBELEVA O.V. Influence of humic acids on the mechanical properties of cell walls. *Phyziologiya rastenii (Plant Physiology)*, 2000;47(4):591–599. (In Russian).
10. ERMAKOV E.I., POPOV A.I. Aspects of management of organic matter cycle in the plant-soil system. *Vestnik Rosselkhozakademii*, 2001;(1):58–62. (In Russian).
11. ERMAKOV E.I., POPOV A.I. Non-root treatment of plants with humic substances as ecologically harmonious adjustment of productivity and sustainability of agroecosystems. *Vestnik Rosselkhozakademii*. 2003;(4):7–11. (In Russian).
12. ERMAKOV E.I., POPOV A.I. Development of ideas about the influence of humic substances on plant metabolism and productivity. *Vestnik Rosselkhozakademii*. 2003;(2):16–20. (In Russian).
13. KOMISSAROV I.D., KLIMOVA A.A. Effect of humic acids on photosynthesis and respiration of plants. *Humic preparations*. Scientific works of the Tyumen Agricultural Institute. Tyumen, 1971; 14:200–212. (In Russian).
14. KONONOVA M.M. Organic matter of soil, its nature, properties, and methods of study. Moscow: USSR Academy of Sciences Publishing House. 1963. (In Russian).
15. KUZNETSOV V.I., POPOV A.I. Optimization of the potential of crop yield management and regulation. Systems of high-yield agriculture and biotechnology as the basis for innovative modernization of the agroindustrial complex under climate change. Proceedings of the All-Russian Scientific and Practical Conference (March 16–17, 2011, Ufa). In two parts. Part II. Ufa: NVP “BashInkom”, FGOU VPO Bashkir State Agrarian University. 2011:39–54. (In Russian).
16. MAKAROV M.I. Phosphorus compounds in soil humic acids. *Pochvovedenie*. 1997;(4):458–466. (In Russian).
17. MAKAROV M.I. Phosphorus of soil organic matter. GEOS, Moscow. 2009. (In Russian).
18. MAKSIMYUK N.N., MARYANOVSKAYA S.V. On the advantages of the enzymatic method of obtaining protein hydrolysates. *Fundamental research*. 2009;(1):34–35. (In Russian).
19. OVCHINNIKOVA T.F. Influence of humic hydrogumate from peat on proliferative activity and metabolism of yeast microorganisms. *Humic substances in the biosphere*. Scientific reports of the higher school, Biological Sciences, 1991;10;(334):87–90. (In Russian).
20. ORLOV D.S. Soil fulvic acids: History of study, importance and reality. *Pochvovedenie*. 1999;(9):1165–1171. (In Russian).
21. ORLOV D.S., BIRYUKOVA O.N., ROZANOVA M.S. Revised system of the humus status parameters of soils and their genetic horizons eurasian soil. *Eurasian Soil Science*, 2004;37(8):798–805. (In Russian).
22. ORLOV D.S., BIRYUKOVA O.N., SUKHANOVA N.I. Organic matter of soils of the Russian Federation. Moscow: Nauka. 1996. (In Russian).
23. OSMOLOVSKAYA N.G., IVANOVA I.L. Regulation of ionic balance in bean and beet leaves under ammonium and nitrate nutrition. *Phyziologiya rastenii*. Moscow: Nauka. 1989;(36)5:1028–1034. (In Russian).
24. POPOV A.I. Biological correction of agrophytocenosis productivity. *Vestnik St. Petersburg University. Series 3. Biology*, 2006;1:136–147. (In Russian).
25. POPOV A.I. Biological correction of plant productivity – the third evolutionary step. *Bulletin of the Russian Academy of Natural Sciences*. 2014;(5):3–7. (In Russian).
26. POPOV A.I. Humic substances: properties, structure, formation. Ed EI Ermakov, Publishing house of St. Petersburg State University, St. Petersburg. (In Russian).
27. POPOV A.I. Root treatment of crops with humic solutions as an activator of the productive process of crops. Ecological problems of modern vegetable production and quality of vegetable products. Collection of scientific papers on the materials of the International Scientific-Practical Conference “Vegetables-Quality-Health” (September 23–24, 2014). Ed. SS Litvinova. Vol. 1. FGBNU All-Russian Research Institute of Vegetable Growing, Moscow. 2014;452–456. (In Russian).
28. POPOV A.I., ZELENKOV V.N., IVANOVA M.I., LATUSHKIN B.B., NOVIKOV V.B. ET AL. Productivity of leaf lettuce plants depending on the substrate-soil substitute in the closed system of phytotron ISR-1. *Actual Biotechnology*. 2018;3(26):395–399. (In Russian).
29. POPOV A.I., PANINA E.P., ERGENOVA S.E. Mechanisms of humic substances action on plants. Humus and soil formation. St. Petersburg State Agrarian University, St. Petersburg. 2015;19–26. (In Russian).
30. POPOV A.I., SAZANOVA E.V., KHOLOSTOV G.D., BIRILKO D.A. Corrections to some indicators of the humus state of soils. Humic substances in the biosphere. Proceedings of the 7th All-Russian Scientific Conference with international participation, dedicated to the 90th anniversary of Prof. DS Orlov and the 3rd International Scientific School “Methods of evaluation of biological activity of humic products” (Moscow, December 4–8, 2018). MAX PRESS, Moscow. 2018:27–28. (In Russian).
31. POPOV A.I., SUKHANOV P.A. Humic preparations – effective means of biological correction of mineral nutrition of crops, their growth and development. *Agro-Pilot, Informational and Analytical Bulletin of the*

- Committee on Agriculture of the Government of the Leningrad Region*. St. Petersburg, 2002;(18–19):23–41. (In Russian).
32. **ПОПОВ, А.И., ЧЕРТОВ, О.Г.** On the trophic function of soil organic matter. *Bulletin of St. Petersburg University. A series of biol.* 1993;3(17):100–109. (In Russian).
  33. **ПОПОВ А.И., ЧЕРТОВ О.Г.** Humic substances – an important link in the functioning of the ‘soil-plant’ system. Humus and soil formation. Collection of scientific works of St. Petersburg State Agrarian University. St. Petersburg. 1997;24–31. (In Russian).
  34. **PRÁT S.** Effect of humic compounds on plant metabolism. *Vestnik of Moscow University*. 1965;6;(1):26–32. (In Russian).
  35. **PROZOROVSKAYA A.A.** Effect of humic acid and its derivatives on the intake of nitrogen, phosphorus, potassium and iron in plants. Organo-mineral fertilizers. Collection of chemical-technological and agrochemical works. Proceedings of the Scientific Institute of Fertilizers and Insectofungicides. 1936;127:143–161. (In Russian).
  36. **RASSKAZOVA L.V.** The use of calcium and magnesium by plants associated with organic matter. Peculiarities of the cultural soil-formation process and modeling of soil fertility in the Non-Chernozem zone of the RSFSR. Collection of Scientific Works of the North-West Research Institute of Agriculture, Leningrad, 1989;61–66. (In Russian).
  37. **SOSNOVSKAYA O.N., PRIKHODKO L.A., BULGAKOVA M.P.** Formation by plants of atrazine detoxification systems depending on nutritional conditions and the presence of FAV of humus nature. Theory of action of physiologically active substances. Proceedings of the Dnepropetrovsk Agricultural Institute. Dnepropetrovsk. 1983;(8):44–47. (In Russian).
  38. **STEFANOVA N.A., POPOV A.I.** Effect of foliar treatment with humic substances on sowing qualities of barley seeds. *Agro-Pilot. Information and analytical bulletin. Committee on Agriculture of the Government of the Leningrad Region*. St. Petersburg. 2002;18–19:63–64. (In Russian).
  39. **TARABANKO V.E., ILYINA I.I., PETUKHOV D.V., PERVYSHINA E.P.** On the mechanism of oxidative cleavage of carbon-carbon bonding of lignins in alkaline medium. *Khimya rastitnogo syr'ya*. 1997;(3):51–58. (In Russian).
  40. **TRUSOV A.M.** Materials for the study of soil humus. Part 1. Processes of formation of “humic acid”. Experimental study. Typography of MM Stasulevich, Petrograd. 1917. (In Russian).
  41. **UGOLYOV A.M.** Adequate nutrition theory and trophology. Science and technical progress. Leningrad: Nauka. 1991. (In Russian).
  42. **FLAIG W.** On the effect of humus substances on plant metabolism. International Congress on Peat. Leningrad, USSR. 1963. (In Russian).
  43. **KHRISTEVA L.A.** Action of physiologically active humic acids on plants under adverse environmental conditions. *Humic fertilizers: Theory and practice of their application*. Dnepropetrovsk, 1973;(4):5–23. (In Russian).
  44. **KHRISTEVA L.A.** Participation of humic acids and other organic substances in the nutrition of higher plants. *Pochvovedenie (Soviet Soil Sci.)*, 1953;(10):46–50. (In Russian).
  45. **CHUKOV S.N., TALASHKINA V.D., NADPOROZHSKAYA M.A.** Physiological activity of growth stimulants and humic acids of soils. *Pochvovedenie*. 1995;(2):169–174. (In Russian).
  46. **YARCHUK A.I., BULGAKOVA M.P.** Physiologically active substances of humus nature as an ecological factor of detoxification of herbicide residues. *Humic substances in the biosphere*. Scientific reports of higher school, Biol. sci. 1991;10;(334):75–80. (In Russian).
  47. **ALBUZIO A., FERRARI G., NARDI S.** Effects of HS on nitrate uptake and assimilation in barley seedlings. *Can. J. Soil Sci.* 1986;66:731–736.
  48. **ATTINÀ E., NOSTRO G., SIDARI M., CACCO G.** Changes in gene structure and its expression induced by HS in plant tissues. First Workshop of Int. Soil Sci Society, Working Group. MO, Canada. 1992:11–15.
  49. **AYDIN A., KANT C., TURAN M.** Humic acid application alleviates salinity stress of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants decreasing membrane leakage. *African Journal of Agricultural Research*. 2012;7:1073–1086.
  50. **BOTTOMLEY W.B.** Some effects of organic growth-promotion substances (auximones) on the growth of *Lemma minor* in mineral cultural solutions. *Proc. of the Royal Society of London, Biology*, 1917;89:481–505.
  51. **BREMNER J.** Alkaline Decomposition of Amino acids. *Nature*. 1951;168:518.
  52. **CACCO G., DELL'AGNOLA G.** Plant growth regulator activity of soluble humic complexes. *Can. J. Soil Sci.* 1984;64:225–228.
  53. **CHA J.Y., KIM T.W., CHOI J.H., JANG K.S., KHALEDA L., ET AL.** Fungal laccase-catalyzed oxidation of naturally occurring phenols for enhanced germination and salt tolerance of *Arabidopsis thaliana*: A green route for synthesizing humic-like fertilizers. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2017;65:1167–1177.
  54. **CORDOSO M., OLIVEIRA E.D., PASSOS M.L.** Chemical composition and physical properties of black liquors and their effects on liquor recovery operation in Brazilian pulp mills. *Fuel*. 2009;88(4):756–763.
  55. **DELL'AGNOLA G., NARDI S.** Hormone-like effect of enhanced nitrate uptake induced by depolycondensed humic fractions obtained from *Allolobophora rosea* and *A. caliginosa* faeces. *Biol. Fertil. Soils*. 1987;4:115–118.
  56. **FLAIG W., BEUTELSPACHER H., RIETZ E.** Chemical Composition and Physical Properties of Humic Substances. *Soil Components*. Vol. 1. *Organic Compo-*

- ments. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. 1975:1–111.
57. HAFEZ M., RASHAD M., POPOV A.I. The biological correction of agro-photosynthesis of soil plant productivity. *Journal of Plant Nutrition*. Published online. 2020. DOI: 10.1080/01904167.2020.1799008
  58. HAYES M.H.B. Solvent Systems for the Isolation of Organic Components from Soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 2006;70:986–994.
  59. HILLITZER A. Über den einfluss der humusstoffe auf das wurzelwachstum. *Beihfte Bot. Ztbl.* 1932;49:467–480.
  60. JEON J.-R., YOON H.-Y., SHIN G.-I., JEONG S.-Y., CHA J.-Y., KIM W.-Y. Structure and action mechanism of humic substances for plant stimulations. *Journal of the Korean Society of Grassland and Forage Science*. 2018; 38(3):175–179.
  61. KHALED H., FAWY H.A. Effect of different levels of humic acids on the nutrient content, plant growth, and soil properties under conditions of salinity. *Soil and Water Research*. 2011;6:21–29.
  62. KHALEDA L., PARK H.J., YUN D.J., JEON J.R., KIM M.G., ET AL. Humic acid confers High-Affinity K<sup>+</sup> Transporter 1-mediated salinity stress tolerance in *Arabidopsis*. *Molecules and Cells*. 2017;40:966–975.
  63. KLEBER M., LEHMANN J. Humic Substances Extracted by Alkali Are Invalid Proxies for the Dynamics and Functions of Organic Matter in Terrestrial and Aquatic Ecosystems. *Journal of Environmental Quality*. 2019; 48;(2):207–216.
  64. LEHMANN J., KLEBER M. The contentious nature of soil organic matter. *Nature*. 2015;528:60–68.
  65. MAGGIONI A., VARANINI Z., NARDI S., PINTON R. Action of soil humic matter on plant roots: stimulation of ion uptake and effects on (Mg<sup>2+</sup>, K<sup>+</sup>) ATPase activity. *Sci. Total Env.* 1987;62:355–363.
  66. NARDI S., CONCHERI G., DELL'AGNOLA G. Biological activity of humic substances. *Humic Substances in Terrestrial Ecosystems*. Ed A. Piccolo. Elsevier, Amsterdam. 1996:361–406.
  67. NARDI S., PIZZEGHELLO D., MUSCOLO A., VIANELLO A. Physiological effects of HS on higher plants –review. *Soil Biol. Biochem.* 2002;34;(11):1527–1536.
  68. OLK D.C., BLOOM P.R., PERDUE E.M., MCKNIGHT D.M., CHEN Y. ET AL. Environmental and Agricultural Relevance of Humic Fractions Extracted by Alkali from Soils and Natural Waters. *Journal of Environmental Quality*. 2019;48;(2):217–232.
  69. ORIEZ V., PEYDECASTAING J., PONTALIER P.-Y. Lignocellulosic Biomass Mild Alkaline Fractionation and Resulting Extract Purification Processes: Conditions, Yields, and Purities. *Clean Technologies and Environmental Policy*. Springer Verlag. 2020;2;(1):91–115.
  70. PAUL E.A. The nature and dynamics of soil organic matter: Plant inputs, microbial transformations, and organic matter stabilization. *Soil Biology and Biochemistry*. 2016;98:109–126.
  71. POAPST P.A., SCHNITZER M. Fulvic acid and adventitious root formation. *Soil Biol. Biochem.* 1971; 3:215–219.
  72. POST B., HEMPFILING R., KLAMBERG H., SCHULTEN H.-R. Zur Charakterisierung von Boden-Huminstoffen. *Fresenius Z. Anal. Chem.* 1988;331: 273–281.
  73. PRISA D. Qualitative and physiological effect of humic substances on *Hawortia tessellata* and *Hawortia papillosa*. *International Journal of Scientific Research in Multidisciplinary Studies*. 2020;6;(3):1–5.
  74. Production of Biofuels and Chemicals from Lignin. Biofuels and Biorefineries. Book 6. Eds Zhen Fang and RL Smith Jr. Springer Verlag, Singapore. 2016.
  75. ŘEŘÁBEK J. The relation of humic acids to the inhibition of plant straight growth. *Naturwissenschaften*. 1963;50:309–310.
  76. QUAGGIOTTI S., RUPERTI B., PIZZEGHELLO D., FRANCIOSO O., TUGNOLI V., NARDI S. Effect of low molecular size humic substances on nitrate uptake and expression of genes involved in nitrate transport in maize (*Zea mays* L.). *J. Exp. Bot.* 2004;55(398):803–813.
  77. SCHNITZER M. Humus Substances: Chemistry and Reactions. Soil Organic Matter. Eds M Schnitzer and SU Khan. Development of Soil Sci. Ottawa. 1978;(8): 1–64.
  78. SCHREINER O., SHOREY E.C. Chemical nature of soil organic matter. Bulletin of the Bureau of Soils. US Department of Agriculture. Government Printing Office, Washington. 1910;74.
  79. ŠMIDOVÁ M. Über den Einfluss von Na-Humat auf die Oxydations-Reduktions-Prozesse in den Wurzein von Winterweizenpflanzen. *Studies about Humus*. Symp. Humus and Plant (Phaha and Brno 28 September – 6 October, 1961 yr.). Eds: Acad S Prát and prof. V. Rypáček. Publishing House of the Czechoslovak Academy of Science, Prague. 1962:291–304.
  80. SWIFT R.S. Organic matter characterization. Methods of soil analysis. Chemical methods. Ed DL Sparks. SSSA Book Series no. 5. Soil Science Society of America and American Society Agronomy, Madison, WI. 1996; (3):1011–1069.
  81. THACKER H.L. Chapter 6: Alkaline hydrolysis. Carcass disposal: a comprehensive review. National Agricultural Biosecurity Center Consortium USDA APHIS Cooperative Agreement Project Carcass Disposal Working Group, National Agricultural Biosecurity Center, Kansas State University, Kansas. 2004.
  82. THRING R.W., CHORNET E., BOUCHARD J., VIDAL P.F., OVEREND R.P. Characterization of lignin residues derived from the alkaline hydrolysis of glycol lignin. *Canadian Journal of Chemistry*. 1990; 68(1):82–89.
  83. TICHÝ V. Physiological and morphological responses of plants to the presence of humus substances. *Scr. Fac. Sci. Nat. Univ. Purk. Brun.* 1982;12:401–406.

84. **TREVISAN S., BOTTON A., VACCARO S., VEZZARO A., QUAGGIOTTI S., NARDI S.** Humic substances affect Arabidopsis physiology by altering the expression of genes involved in primary metabolism, growth and development. *Environmental and Experimental Botany*. 2011;74:45–55.
85. **TREVISAN S., PIZZEGHELLO D., RUPERTI B., FRANCIOSO O., SASSIA., PALME K., QUAGGIOTTI S., NARDI S.** Humic substances induce lateral root formation and expression of the early auxin-responsive IAA19 gene and DR5 synthetic element in Arabidopsis. *Plant Biology*. 2010;12;(4):604–614.
86. **VAUGHAN D.** Effetto delle sostanze umiche sui processi metabolici delle piante. Sostanze Umiche effetti sul terreno e sulle piante. Eds R.G. Burns, G. Dell'Agnola, S. Miele, S. Nardi, G. Savaini, M. Schitzer, P. Sequi, D. Vaughan, S.A. Visser. Ramo Editoriale degli Agricoltori, Roma. 1986:59–81.
87. **VAUGHAN D., MACDONALD I.R.** Effects of humic acid on protein synthesis and ion uptake in beet discs. *J. Exp. Botany*. 1971;22:400–410.
88. **VAUGHAN D., MALCOLM R.E., ORD B.G.** Influence of humic substances on biochemical processes in plants. *Soil Organic Matter and Biological Activity*. Eds D. Vaughan and RE Malcolm.: Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Boston, Lancaster, The Netherlands. 1985;77–108.
89. **ZANDONADI D.B., CANELLAS LP., FAÇANHA A.R.** Indolacetic and humic acids induce lateral root development through a concerted plasmalemma and tonoplast H<sup>+</sup> pumps activation. *Planta*. 2007;225: 1583–1595.

**А. И. ПОПОВ, В. Н. ЗЕЛЕНКОВ,  
Т. В. ТЕПЛЯКОВА, М. В. МАРКОВ**  
ВЕРОЯТНЫЙ МЕХАНИЗМ ВЛИЯНИЯ ГУМИНОВЫХ  
ВЕЩЕСТВ НА ПРОДУКЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС ЗЕЛЕННЫХ  
РАСТЕНИЙ

**Попов Александр Иванович,**  
д.с.-х.н., профессор кафедры почвоведения и экологии почв  
Санкт-Петербургского государственного университета

☎ 199178, г. Санкт-Петербург, 16-линия, д. 29,  
199178, St. Petersburg, 29, 16<sup>th</sup> Line,  
тел.: +7 (921) 409-30-87, e-mail: paihumic@gmail.com

**Зеленков Валерий Николаевич,**  
к.х.н., д.с.-х.н., профессор, г.н.с. отдела химии при-  
родных соединений ФГБНУ Всероссийского научно-  
исследовательского института лекарственных и  
ароматических растений, г.н.с. Всероссийского научно-  
исследовательского института овощеводства – филиал  
ФГБНУ Федерального научного центра овощеводства

☎ 117216, г. Москва, ул. Грина, д. 7  
117216, Moscow, Grina str., 7  
тел.: +7(910)-451-37-45, e-mail: zelenkov-raen@mail.ru

**Теплякова Тамара Владимировна,**  
д.б.н., профессор, зав. лабораторией Государственного на-  
учного центра вирусологии и биотехнологии «Вектор»

☎ 630659, Новосибирская обл., р.п. Кольцово, ГНЦ ВБ  
«Вектор»  
630659, Novosibirsk region, settlement Koltsovo, SSC VB  
"Vector"  
тел.: +7 (903) 902-10-95, e-mail: teplyakova@vector.nsc.ru

**Марков Михаил Витальевич,**  
д.б.н., профессор Московского педагогического государ-  
ственного университета

☎ 119991, г. Москва, ул. Малая Пироговская, 1/1  
119991 Moscow, 1/1 Malaya Pirogovskaya Str.,  
тел.: +7(903) 630-95-95, e-mail: markovsmail@gmail.com