

УДК: 631.4

DOI: 10.18522/2308-9709-2026-55-1

ВЛИЯНИЕ ГУМИНОВЫХ УДОБРЕНИЙ НА РОСТОВЫЕ ПРОЦЕССЫ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ ЗАГРЯЗНЕНИИ МЕДЬЮ

Владимир Владимирович Бесчетников, Ольга Степановна Безуглова

Академия биологии и медицины им. Д.И. Ивановского, Ростов-на-Дону,
Россия, e-mail: lola314@mail.ru

Аннотация

Для изучения изменений на клеточном уровне в растениях озимой пшеницы на начальных стадиях роста в условиях загрязнения ионами меди и применения гуминовых удобрений был проведен вегетационный эксперимент с использованием песчаной культуры и с питательной смесью Прянишникова. В статье представлены морфометрические и цитометрические наблюдения корней и листовых пластинок 14-дневных всходов озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L., сорт ДонЭко). Результаты показывают, что исследованные гуминовые удобрения оказали положительное влияние на рост и развитие проростков в условиях медного стресса, эффективно смягчая воздействие токсиканта. Гуматы оказали существенное влияние на корневую систему растений: количество корней и их длина, причем и при сочетанном внесении гуматов с солью меди, и без нее. В то же время загрязнение медью приводит к существенным деформациям кортекса и стелы корня, а также изменению формы клеток эпиблемы. Данный токсический эффект снижается при внесении в субстрат гуминовых удобрений. Листовые пластины растений оказались менее подвержены воздействию избыточного содержания меди в субстрате, а их внешняя структура осталась на приемлемом уровне без существенных деформаций.

Ключевые слова. Озимая пшеница (*Triticum aestivum* L.), корневая система, листья, загрязнение медью, морфологические изменения, гуминовые удобрения, защита растений.

THE EFFECT OF HUMIC FERTILIZERS ON WINTER GROWTH PROCESSES UNDER COPPER STRESS

Vladimir Beschetnikov, Olga Bezuglova

D.I. Ivanovsky Academy of Biology and Medicine, Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russia, e-mail: lola314@mail.ru

Abstract

A pot experiment using a sand culture with Pryanishnikov's nutrient mixture was conducted to study cellular-level changes in winter wheat plants during initial growth stages under copper ion contamination and the application of humic fertilizers. The article presents morphometric and cytometric observations of the roots and leaf blades of 14-day-old winter wheat seedlings (cv. DonEco). The results demonstrate that the tested humic fertilizers exerted a positive effect on seedling growth and development under copper stress, effectively mitigating the toxicant's impact. Humates significantly influenced the root system, increasing both root length and number regardless of copper presence. While copper contamination caused substantial deformations of the root cortex and stele, as well as alterations in epiblema cell shape, these toxic effects were reduced by the addition of humic fertilizers. The leaf blades were less susceptible to excess copper, maintaining their structural integrity without significant deformation.

Keywords. Winter wheat (*Triticum aestivum* L.); Root system morphology; Copper toxicity; Abiotic stress mitigation; Humic fertilizers; Plant growth promotion; — указывает на положительный эффект удобрений.

Введение

Многочисленные исследования гуминовых соединений посвящены изучению их положительного воздействия на возделываемые сельскохозяйственные культуры. Было установлено, что интенсивность проявления положительного эффекта отличается не только в пределах семейств и родов, но и между отдельными сортами культурных растений (Христева, 1951). Исследования (Flaig, 1965; Фокин, 1975; Vaughan and Malcom, 1985) показали, что в ходе обработки растений гуминовыми препаратами, мечеными при помощи радиоуглерода, низкомолекулярные гуминовые вещества способны проникать через листовые пластины и корневые волоски. Проникновение высокомолекулярных соединений через клеточную мембрану значительно затруднено, однако предполагается, что крупные молекулы способны распадаться на менее крупные фрагменты и проникать внутрь клетки растения (Vaughan and Ord, 1981; Kulikova et al., 2014). Экспериментально было

доказано многостороннее влияние гуминовых веществ на свойства сельскохозяйственных растений и на их способность к поглощению элементов питания. В частности, гуминовые соединения влияют на проницаемость клеточных стенок растений (Горовая и др., 1995; Asli and Neumann, 2010), тем самым способствуя усвоению элементов питания (Безуглова, 2011). Важным последствием обработки растений гуматами, равно как и внесения их в почву, является усиление корнеобразования, подмеченное еще Л.А.Христовой (1953), и неоднократно подтвержденное в работах других исследователей (Неганова, 2011; Хардинова, Верхошенцева, 2013; Савич и др., 2015, Canellas et al., 2015),). Усиленное развитие корневой системы сопровождается не только ростом урожайности, но и повышенной устойчивостью к засушливым условиям (Van Oosten et al., 2017), что в современных условиях особенно актуально. Немаловажен и тот факт, что такая корневая система более устойчива к поражению корневыми заболеваниями (Нечаев и др., 2014). При систематическом внесении препаратов, содержащих гуминовые соединения, наблюдается оптимизация водного обмена растений (Хардинова и др., 2017), что опять же имеет существенный вес в условиях аридизации климата.

Еще один аспект полезного действия гуминовых веществ – повышение устойчивости растений к ряду неблагоприятных факторов, таких как: пестициды, засухи, заморозки, засоление и др. (Христева, 1973; Грехова, Матвеева, 2014; Наими и др., 2021, Seven and Akinci, 2026)). Протекторная роль гуминовых веществ распространяется и на тяжелые металлы (Антонова и др., 2003). Так, высокие концентрации Cd, Cu и Pb оказали негативное влияние на показатели роста кукурузы (Тсегай, Сухенко, 2024). В то же время связывая тяжелые металлы, гуматы препятствуют их попаданию в растения (Штуц, Епифанович, 2015) или снижают их токсичность для растений (Степанов, Якименко, 2016).

Таким образом, гуминовые вещества играют важную роль в процессах питания растений, обеспечивая их стрессоустойчивость к экстремальным природным условиям, особенно часто возникающим в агроценозах в силу использования минеральных удобрений, пестицидов, а также снижения содержания в почве органического вещества – гумуса. Таким образом, поступление гуминовых веществ в растения доказано экспериментально, однако в этом вопросе еще много малоизученных аспектов.

Цель данной работы: показать какие изменения происходят на клеточном уровне в растениях при поступлении в них тяжелых металлов (в частности меди), и как влияют на этот процесс гуминовые удобрения.

Объекты и методы. В исследованиях были задействованы два гуминовых удобрения разных по источнику получения и по своим свойствам. Если широко известный на рынке Лигногумат калийный (далее Лигногумат) получают из отхода при производстве целлюлозы лигносульфоната, то Life Force Humate Balance (далее НВ) – это балластное гуминовое удобрение, получаемое из леонардита.

Влияние гуминовых удобрений на растения исследовали на семенах пшеницы обыкновенной (*Triticum aestivum*, L.) сорта "ДонЭко". Выбор был обусловлен тем, что на Юге России – это ведущая сельскохозяйственная культура.

В качестве поллютанта использовали медь, которую вносили в контейнеры в форме водорастворимого сульфата меди (CuSO_4) в дозе 100 мг/кг в пересчёте на медь, что соответствует 33-кратному превышению уровня предельно допустимой концентрации подвижной меди в почве (СанПиН 1.2.3685-21). Воздействие данного металла вызывает особый интерес, так как он одновременно является и одним из важнейших микроэлементов для растения, но и в то же время одним из наиболее распространённых техногенных загрязнителей, который может встречаться в очень высоких концентрациях и оказывать серьёзное угнетающее воздействие на культурные растения (Bogdanov et al, 2025).

Вегетационный опыт проводили при помощи гидропонного метода выращивания растений, субстрат – промытый от ила и прокалённый кварцевый песок. В качестве питательного раствора использовалась питательная смесь Прянишникова (Журбицкий, 1968)). Первая порция субстрата массой 300 г помещалась в полипропиленовый контейнер объёмом 300 мл, на её поверхности производился равномерный высев пророщенных по ГОСТ 12038-84 семян пшеницы с одинаковой длиной корня в количестве 8 штук на контейнер, после чего проростки засыпались второй порцией песка массой 100 г (общая масса субстрата на контейнер – 400 г) и субстрат заправлялся 100 мл приготовленной питательной смеси Прянишникова, содержащей макро- и микроэлементы. Необходимое количество питательного раствора на контейнер рассчитывали на основе методики определения влагоёмкости песка (ГОСТ 12038-84). Перед проращиванием семена были подвержены стерилизации в 5 % растворе гипохлорита натрия в течение 5 минут и после этого тщательно промывались дистиллированной водой 5 раз.

Схема опыта включала 6 вариантов:

1) Контроль (без удобрений); 2) Лигногумат; 3) НВ; 4) Cu 100 мг; 5) лигногумат + Cu 100 мг; 6) НВ + Cu 100 мг. Опыт проводили в 3-кратной повторности.

После окончания опыта (14 суток) проводили замер морфометрических показателей, таких как: длина корней и побегов, количество листьев; а также производили отбор и фиксацию растительного материала для проведения микроскопического анализа (Fedorenko et al., 2021). Для этого у исследуемых растений были аккуратно отсечены лезвием фрагменты корня в зоне всасывания и листовой пластины размером около 1–1,5 мм², незамедлительно помещены в первичный фиксатор, в качестве которого выступал 2,5 % раствор глутарового альдегида. Дополнительную фиксацию материала проводили при помощи 2 % раствора тетраоксида осмия (OsO₄) в натрий-фосфатном буфере (рН=7.3). Для заливки в блоки использовалась эпоксидная смола Эпон-812. Подготовка полутонких срезов (300–700 нм) осуществлялась на ультрамикротоме EMU C6 фирмы Leica (Германия). Окрашивание срезов производили смесью метиленового синего и толуидинового синего. Для световой микроскопии использовали микроскоп Микмед-6 производства фирмы ЛОМО (Россия). Съёмка фотографий проводилась при увеличении 40–400 крат.

Результаты морфометрических показателей были обработаны методами математической статистики (Дмитриев, 1995; Доспехов, 1985).

Результаты исследований

Успех онтогенеза любого растения наиболее сильно зависит от протекания начальной стадии развития, когда количество клеток корня и побега немногочисленно, их питание всецело зависит от количества запасённых в семени ресурсов, а клеточная стенка ещё не обладает достаточной прочностью для формирования барьера между мембраной и внешней средой. Известно, что гуминовые вещества способны проявлять ростостимулирующие свойства (Nazarov et al., 2020; Ertani et al., 2011), за счёт которых можно ускорить развитие корневой системы и побегов, тем самым повысив шансы проростков на выживание на ранней стадии развития. По этой причине интерес вызывает отслеживание морфометрических показателей растений.

Результаты проведения морфометрического анализа проростков озимой пшеницы представлены на рисунке 1.

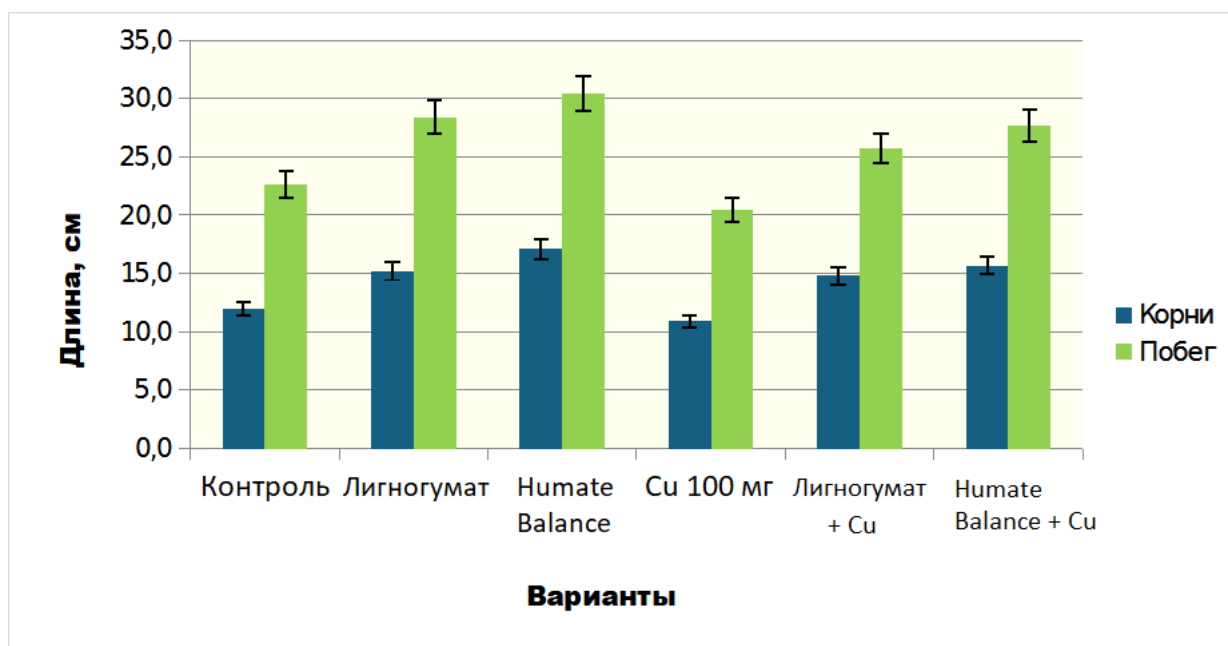


Рис. 1 – Средняя длина корней и побегов озимой пшеницы (*Triticum aestivum*, L.) сорта "ДонЭко"

Данные свидетельствуют, что поллютант, медь, вносимый в субстрат в дозировке 100 мг/кг, оказал отрицательное воздействие на рост корневой системы и побегов озимой пшеницы, снизив значение рассматриваемых показателей в среднем на 9,2 % по сравнению с контролем (рисунок 1).

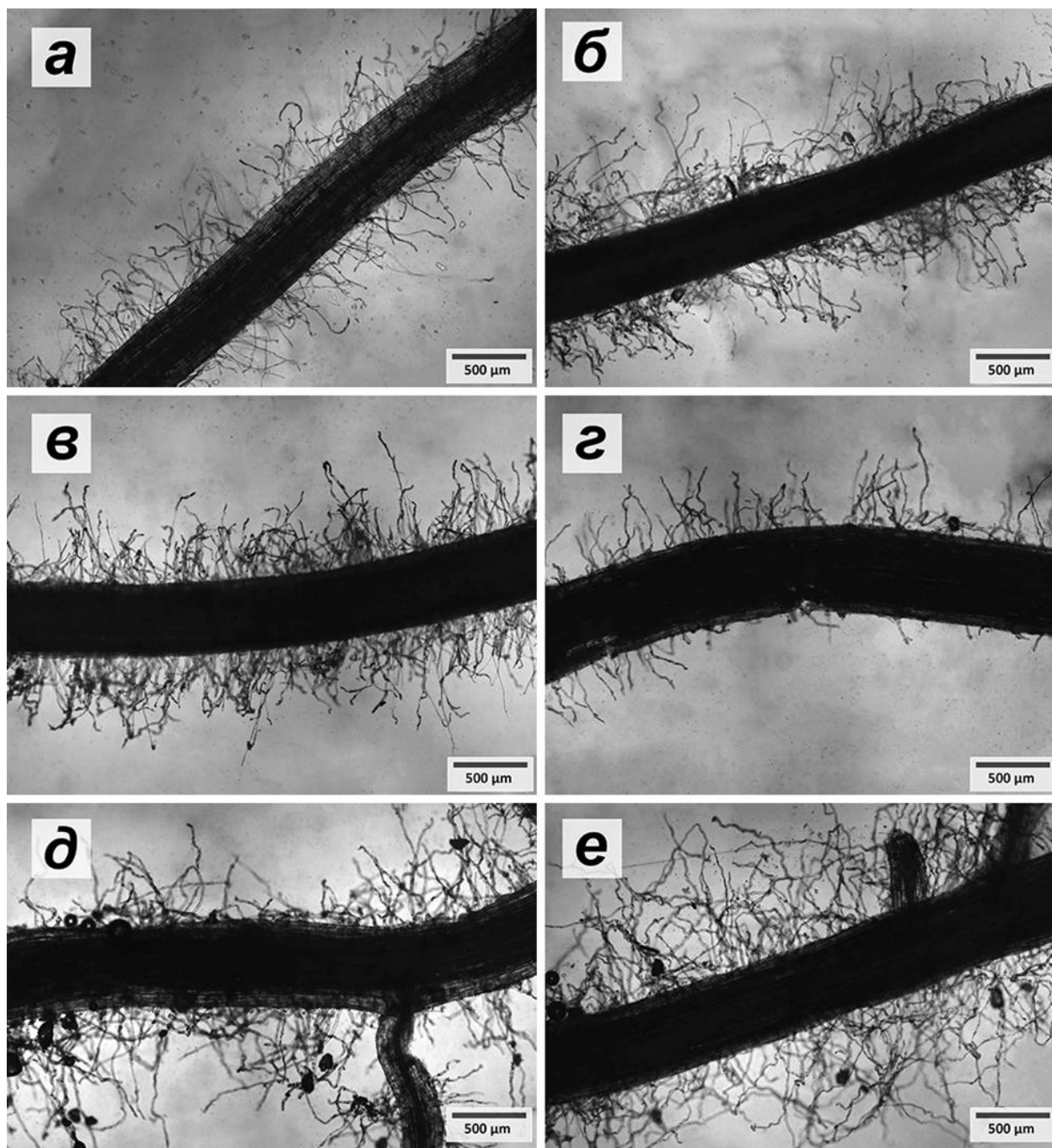
При совместном внесении поллютанта и исследуемых гуминовых удобрений негативное воздействие повышенного содержания меди на растения снизилось, что привело к увеличению общего показателя длины корня и длины побега по сравнению с контролем на 17,1 и 25,4 % для Лигногумата и Humate Balance соответственно. Это может быть связано как с непосредственным взаимодействием между гуминовыми веществами и их способностью переводить ионы тяжёлых металлов в менее доступные формы (ЛИТРА), так и за счёт ростостимулирующих свойств (ЛИТРА). Наилучшие результаты морфометрического анализа наблюдаются на вариантах с внесением гуматов без загрязнения, где ростостимулирующие свойства гуминовых веществ проявляются в полной мере. Здесь, как и в случае с сочетанным внесением, наибольший прирост корней и побегов наблюдается на варианте с внесением Humate Balance (+37,3 % от контроля). Добавление Лигногумата в субстрат также оказало ростостимулирующее воздействие на опытную культуру, однако оно оказалось на 7,5–8,9 % ниже, чем при добавлении Humate Balance.

Помимо негативного влияния тяжёлых металлов, оказываемого на общую длину корневой системы, важно учитывать воздействие поллютанта на более тонкую и хрупкую структуру корня – корневые волоски.

Корневые волоски, являясь выростами наружной ткани корня – эпиблемы, обеспечивают увеличение площади поверхности корня в сотни раз и формируют так называемую зону всасывания. Данный сегмент корня ответственен за основное поступление воды и растворённых в ней минеральных веществ внутрь растения, следовательно снижение количества и размера корневых волосков может существенно сказаться на темпах роста и развития растения.

На рисунке 2 приведены микрофотографии корней озимой пшеницы в зоне всасывания при увеличении в 40 крат. На полученных снимках заметны различия в количестве корневых волосков и их длине. Хорошо видно, что и Лигногумат и Humate Balance стимулируют развитие и рост корневых волосков: их явно больше, по сравнению с контрольным вариантом.

Наличие солей меди заметно снижает количество корневых волосков и их длину подобно другим тяжёлым металлам (Sofa et al., 2013, 2022) . Однако введение в раствор гуминовых удобрений не только компенсирует результат от токсического действия тяжелого металла, но и провоцирует заметное увеличение численности и длины волосков по сравнению с контролем. Таким образом, внесение гуминовых удобрений в субстрат, как и в случае с макроморфометрическими показателями, помогло снизить стресс от поллютанта и улучшить состояние корневой системы проростков озимой пшеницы как по сравнению с загрязнением, так и с контролем.

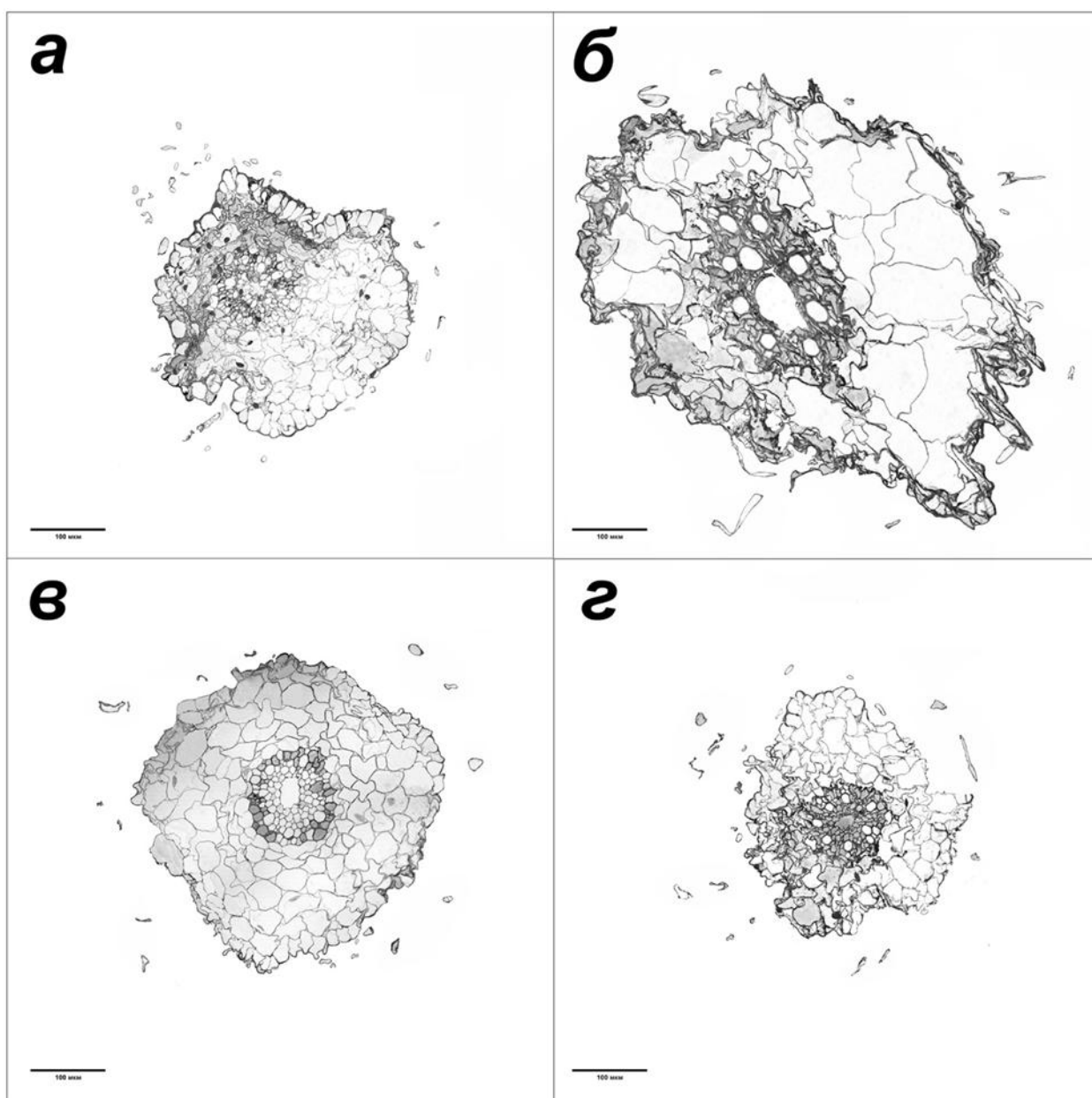


*Рис. 2 – Микрофотографии корневых волосков озимой пшеницы (*Triticum aestivum*, L.) сорта "ДонЭко": а – Контроль; б – Лигногумат; в – Humate Balance; г – Cu 100 мг; д – Лигногумат + Cu 100 мг; е – Humate Balance + Cu 100 мг. Масштабный отрезок – 500 мкм.*

Хорошо известно, что тяжёлые металлы при попадании в растения из-за своих химических свойств способны аккумулироваться в клетках тканей, что

впоследствии приводит к нарушению их структуры и развития органелл (Soumya et al., 2022, Reale et al., 2006). По этой причине наряду с изучением внешнего строения и морфологии органов растений необходимо учитывать и внутренние анатомические и цитоморфометрические изменения. Для этих целей активно используется микроскопический метод исследования клеток, который позволяет изучать структуры большинства биологических объектов на микроуровне в потоке проходящего света.

На рисунке 3 можно отметить существенное различие в строении и размерах поперечного сечения корней озимой пшеницы.



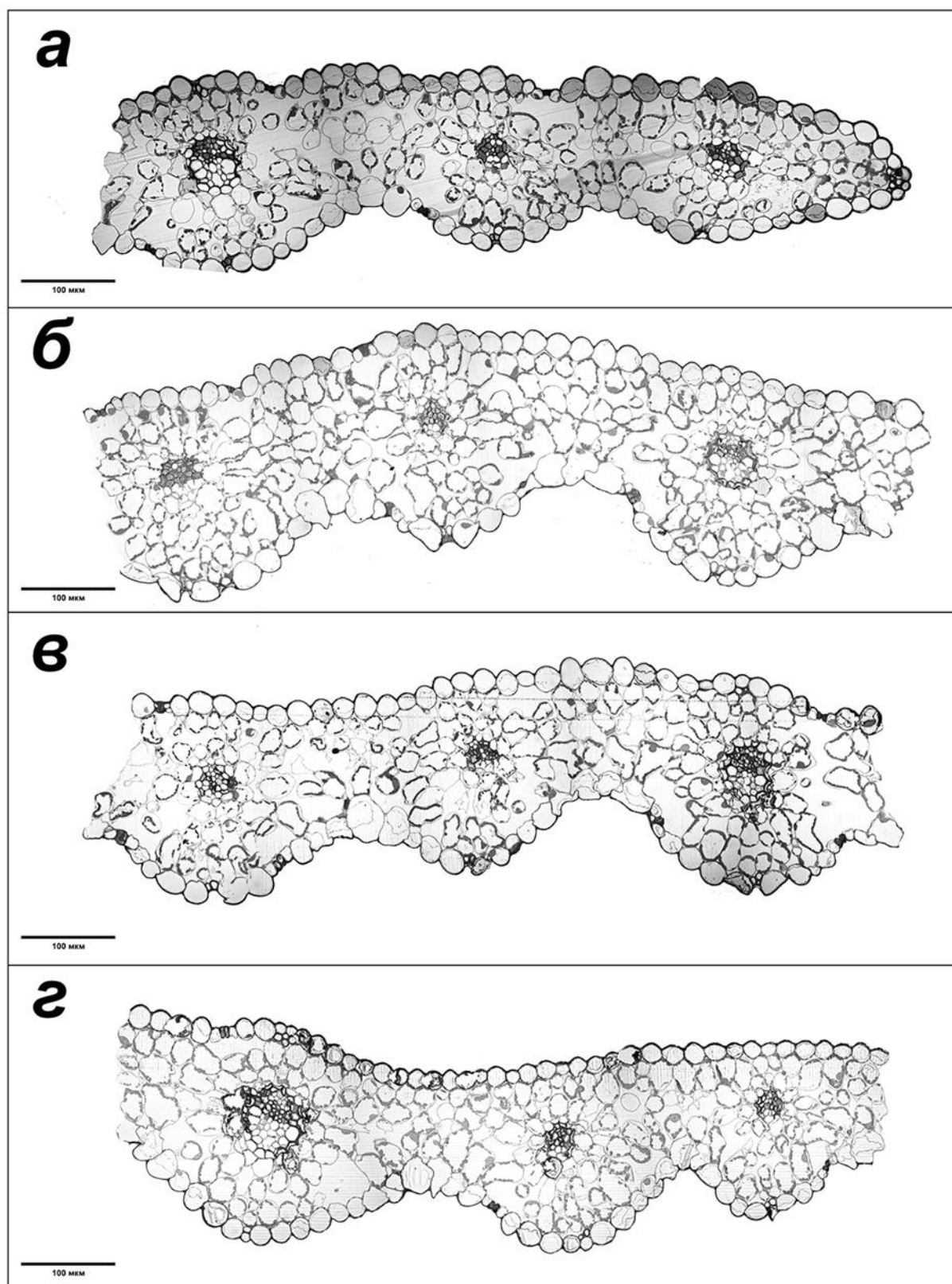
*Рис.3 – Поперечный срез корня озимой пшеницы (*Triticum aestivum*, L.) сорта "ДонЭко": а – Контроль; б – Cu 100 мг; в – Лигногумат + Cu 100 мг; г – Humate Balance + Cu 100 мг. Масштабный отрезок – 100 мкм.*

Наибольшая площадь сечения корня относится к варианту с внесением избытка меди в субстрат, однако стоит заметить, что корень на данном варианте сильно деформирован (рисунок 3б), включая, центральный цилиндр (стелу), а клетки кортекса, экзодермы и эпиблемы сильно варьируются по форме и размеру, что вероятно связано с накоплением соединений меди на поверхности клеточных стенок и мембран (Fedorenko et al, 2021).

Схожая ситуация наблюдается на контрольном варианте (рисунок 3а) и варианте с внесением меди и Humate Balance (рисунок 3г). На данных вариантах кора корня также искажена и не имеет радиальной симметрии, однако стела, а также прилегающие к ней клетки эндодермы не подверглись деформации и имеют схожую друг с другом форму и размер. Также на обоих вариантах можно отметить хорошо различимую эпиблему, клетки которой плотно прилегают друг другу. Однако строение ксилемы на варианте с внесением Humate Balance имеет схожее с таковым на варианте с загрязнением медью, но проводящие пучки расположены более симметрично и менее деформированы. Наиболее симметричным из рассматриваемых оказался поперечный срез корня пшеницы, выращенной на варианте Лигногумат + медь (рисунок 3в). Отмеченный эффект наиболее вероятно связан как с общим различием химического состава исходного сырья (Ertani et al., 2019), так и с соотношением соединений ауксиновой и гиббереллиновой природы в конечном продукте (Ertani et al., 2011).

Основным источником для получения углерода и энергии для растений является процесс фотосинтеза, который протекает в хлорохиме листовой пластины. Медь является важным микроэлементом в жизни растений, этот элемент входит в состав хлорофилла и большого количества ферментов, поэтому необходимо рассмотреть влияние её избыточного содержания в субстрате на внутреннюю организацию листьев.

На рисунке 4 представлены снимки поперечного среза фрагментов листовой пластины озимой пшеницы. На всех фотографиях можно отметить анатомическое строение тканей листовой пластины характерное для однодольных растений без существенных деформаций. Клетки верхнего и нижнего эпителия на всех вариантах имеют округлую форму, расположены плотным рядом и не имеют повреждений. Деление клеток мезофилла на палисадную (столбчатую) и губчатую паренхиму выражено слабо и прослеживается только на вариантах с внесением меди (рисунок 4б) и сочетанным внесением меди с НВ (рисунок 4г). Проводящие пучки и устьица хорошо различимы и также не имеют повреждений.



*Рис. 4 – Поперечный срез листовой пластины озимой пшеницы (*Triticum aestivum*, L.) сорта "ДонЭко": а – Контроль; б – Cu 100 мг; в – Лигногумат + Cu 100 мг; г – Humate Balance + Cu 100 мг. Масштабный отрезок – 100 мкм.*

Обсуждение

Результаты проведения морфометрического анализа проростков озимой пшеницы были обработаны статистически с помощью критерия Стьюдента (таблица 1).

Таблица 1 – Матрица достоверности различий по вариантам опыта с озимой пшеницей (критерий Стьюдента, $t_{кр}$ при $p < 0,05 = 2,01$)

Варианты (корни)	Контроль	Лигногумат	Humate Balance	Cu 100 мг	Лигногумат + Cu	Humate Balance + Cu
Контроль		5.1	7.5	2.6	2.1	2.1
Лигногумат	5.4		3.2	7.2	3.5	3.1
Humate Balance	6.7	1.7		9.4	5.8	5.3
Cu 100 мг	2.4	7.3	8.5		2.7	2.5
Лигногумат + Cu	2.8	4	5.4	2.5		0
Humate Balance + Cu	2.8	2.4	3.7	3.3	1	
Варианты (побеги)	Контроль	Лигногумат	Humate Balance	Cu 100 мг	Лигногумат + Cu	Humate Balance + Cu

Проверка на достоверность различий показала, что прибавка рассматриваемых показателей для исследуемых гуминовых удобрений оказалась статистически значимой по сравнению с контролем как для корней, так и для побегов. Подобная же тенденция наблюдается при сравнении загрязнённого и сочетанных вариантов. Однако, статистически достоверная разница не наблюдается при сравнении вариантов с использованием гуматов между собой. Иными словами, хотя Humate Balance и показал некоторое преимущество по сравнению с Лигногуматом в стимулирующем воздействии на проростки пшеницы и в снятии стресса при загрязнении питательной среды медью, однако эти различия были не существенны.

Анализ изменений микроморфометрического показателя – состояния корневых волосков (таблица 2) – показал, что на варианте с загрязнением медью средняя длина волосков составила 389,5 мкм, что почти на 18.7 % меньше по сравнению с контролем, а отношение длины корневых волосков к

толщине корня составило 0,69. Также на данном варианте наблюдается наименьшее значение показателя количества корневых волосков, которое составило 55 ед./мм², что может быть связано с угнетением медью функций ризодермы. Внесение гуминовых веществ в субстрат позволило заметно снизить данный негативный эффект, что может быть обусловлено как ускорением дифференцировки клеток корня (Schmidt et al., 2007), так и с улучшением усваивания питательных веществ, необходимых для роста клеток (Graber, 2015).

Таблица 2 – Влияние гуминовых удобрений на морфометрические параметры корневых волосков озимой пшеницы (*Triticum aestivum*, L.) сорта "ДонЭко"

№	Вариант	Средняя длина корневых волосков		Отношение длины корневых волосков к толщине корня	Количество корневых волосков	
		Абсол. значение, мкм	% от контроля		Абсол. значение, ед./мм ²	% от контроля
1	Контроль	479	100.00	1.03	75	100.00
2	Лигногумат	636	132.78	1.04	80	106.67
3	Humate Balance	614.7	128.33	1.26	107	142.67
4	Cu 100 мг	389.5	81.32	0.69	55	73.33
5	Лигногумат + Cu 100 мг	938.3	195.89	1.62	74	98.67
6	Humate Balance + Cu 100 мг	1202.3	251.00	2.19	85	113.33

Сравнивая между собой два гуминовых удобрений, можно отметить, что Humate Balance характеризуется заметно большей стимулирующей активностью на рост корневых волосков по сравнению с Лигногуматом, что выражается в значительно большем их количестве по сравнению как с контролем (на 42,67 %), так и с вариантом 4 – загрязнение медью (40%), в то время как введение Лигногумата в раствор обеспечило прибавку численности корневых волосков по сравнению с контролем только на 6,67%, а по сравнению с вариантом 4 – на 25,34%.

В таблице 3 приведены данные по изучению цитоморфометрических показателей корня озимой пшеницы. Присутствие меди в питательной смеси сопровождается значительным ростом всех показателей: площади сечения корня, площади центрального цилиндра, площади коры и среднего размера клеток коры. Введение в среду гуминового удобрения изменяет эти параметры, нормализуя их. При этом на варианте с Лигногуматом показатели весьма близки к контрольным значениям, но тем не менее заметно превышают их. Показатели состояния корня на варианте с Humate Balance значительно ниже, чем на контроле.

Таблица 3 – Цитоморфометрические показатели корня озимой пшеницы (*Triticum aestivum*, L.) сорта "ДонЭко"

№	Вариант	Площадь сечения корня, мкм ²	Площадь ЦЦ, мкм ²	Площадь коры, мкм ²	Отношение площади сечения корня к площади ЦЦ	Отношение площади коры к площади ЦЦ	Средний размер клетки коры	
							Абсол. знач., мкм ²	% от контроля
1	Контроль	84600	7940	76660	10.65	9.65	562	100
4	Cu 100 мг	240853	33240	207613	7.25	6.25	2378	423.13
5	Лигногумат + Cu 100 мг	118520	12157	106363	9.75	8.75	654	116.37
6	Humate Balance + Cu 100 мг	66461	8560	57901	7.76	6.76	487	86.65

Таким образом, наиболее симметричным оказался поперечный срез корня пшеницы, выращенной на варианте Лигногумат + Cu (вариант 5). Данный корень имеет достаточно хорошо различимое анатомическое строение и радиальную симметрию, клетки кортекса уложены плотно, их средний размер больше на 16,4 % по сравнению с контролем и обладают схожими размерами и формой, однако здесь отмечается одно из наиболее высоких соотношений как общей площади к площади центрального цилиндра (9,75), так и отношения коры к стеле (8,75), что является следствием воздействия меди на растение. В то же время клетки эпиблемы, хоть и расположены плотным рядом и достаточно легко различимы, несколько деформированы и различны по форме.

Ранее было отмечено, что листовые пластины на всех рассматриваемых вариантах не имеют деформаций клеток или существенных отклонений в их строении, однако результаты цитоморфометрического анализа листовых пластин (таблица 4) показали различия в размерах и количестве клеток хлоренхимы. Так, например, наибольшая плотность хлоренхимы при наименьшей средней площади клеток отмечена для контроля, где данные показатели составили 453,8 мкм² и 2203,6 клетки/мм² соответственно.

Таблица 4 – Цитоморфометрические показатели листовой пластины озимой пшеницы (*Triticum aestivum*, L.) сорта "ДонЭко"

№	Вариант	Средний размер клетки хлоренхимы, мкм ²	Количество клеток хлоренхимы на мм ²	Отношение площади межклеточного пространства к площади клеток	Количество пластид в клетке хлоренхимы	Средняя толщина листовой пластины, мкм
1	Контроль	453.8	2203.6	0.43	9.7	170.8
4	Cu 100 мг	543.8	1838.8	0.32	12.5	186
5	Лигногумат АМ + Cu 100 мг	547.2	1827.6	0.44	12.3	185.7
6	Humate Balance + Cu 100 мг	610.9	1685	0.22	10.9	172.4

Противоположная ситуация наблюдается для сочетанного варианта с применением Humate Balance. На данном варианте отмечено наименьшее среди рассматриваемых вариантов количество клеток хлоренхимы на единицу площади (1685 клеток/мм²) при наибольшей средней площади самих клеток (610.9 мкм²), а также лучшее отношение межклеточного пространства к площади клеток и толщине листа, сопоставимое с контрольным образцом. Это может быть связано с особенностями химического состава леонардита – природного вещества, гуминовые кислоты которого подобно фитогормонам могут влиять на увеличение размеров листовой пластины за счёт клеточного растяжения (Muscolo et al., 2007, Ertani et al., 2011). Применение Лигногумата не вызвало такого эффекта и рассматриваемые показатели в целом остались на примерно том же уровне, что и на варианте с загрязнением.

При подсчёте среднего количества пластид в клетках хлоренхимы было обнаружено, что опытные образцы обладают повышенным количеством пластид по сравнению с контролем. Подобная реакция растения может быть вызвана увеличением в образцах количества меди, которая, являясь одним из важнейших микроэлементов, участвует в формировании листьев и работе фотосистемы непосредственно (Yruela, (2009), а также обусловлено активизацией фотосинтеза внесением гуминовых веществ (Jannin et al., 2012).

Выводы

1. Исследуемые гуминовые удобрения оказали положительное влияние на рост и развитие проростков озимой пшеницы в условиях загрязнения медью, снизив стрессовую нагрузку от токсиканта.
2. Эффективность использованных в опытах гуматов на растения оказалась различной: так на большинство рассматриваемых показателей озимой пшеницы наилучший эффект показал Humate Balance. Это может быть связано с различиями в химическом составе использованных гуминовых удобрений в следствие как различий в составе исходного сырья, так и в процессе получения итогового продукта.
3. Гуматы оказали заметное стимулирующее действие на рост и количество корневых волосков озимой пшеницы как при непосредственном внесении, так и при внесении в загрязнённый субстрат. При сочетанном использовании проявляется интересный синергизм от совместного внесения меди и гуматов: у пшеницы существенно увеличивается длина корневых волосков, увеличивалось и их количество.
4. По результатам микроскопического анализа основное негативное воздействие поллютанта приходится на корни растения. Загрязнение приводит к существенным деформациям кортекса и стелы, а также изменению формы клеток эпиблемы. Данный токсический эффект снижается при внесении в субстрат гуминовых удобрений.
5. Листовые пластины растений оказались менее подвержены воздействию избыточного содержания меди в субстрате, а их внешняя структура осталась на приемлемом уровне без существенных деформаций. Однако, количественные показатели говорят о том, что клетки хлоренхимы всё же испытали негативное воздействие ионов меди, которое частично снизилось при внесении гуминовых веществ.

Литература

1. Антонова О.И., Зубченко Е.Б., Скокова О.В. Эффективность использования гуматов при загрязнении почв тяжелыми металлами // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2003. №2. С. 21–26.
2. Безуглова О. С., Неганова Н. М., Сыровой А. А. Влияние гумата натрия и его производных, обогащенных железом и микроэлементами, на рост и развитие сливы сорта «Хиссеи» // Проблемы агрохимии и экологии, 2011, №3. – С. 50–54.
3. Горовая А. И., Орлов Д. С., Щербенко О. В. Гуминовые вещества: строение, функции, механизм действия, протекторные свойства, экологическая роль. Киев: Наукова Думка, 1995. – С.200–247.
4. Грехова И.В., Матвеева Н.В. Реакция яровой пшеницы на применение регуляторов роста и микроудобрения при протравливании семян // Аграрный вестник Урала, 2014. №1 (119). – С. 6–8.
5. Дмитриев Е.А. Математическая статистика в почвоведении. Учебник. М.: Издательство МГУ, 1995. 320 с.
6. Доспехов, Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.
7. Журбицкий, З. И. Теория и практика вегетационного метода. М.: Наука. 1968. 263 с.
8. Кыдралиева К. А., Терехова В. А., Нишкевич Ю. А., Тропин А. Ю., Козлов И. А. Исследование адаптогенных свойств гуминовых препаратов по отношению к растительному покрову засоленных почв // Сборник Материалов XV всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем», том 2. Киров, 2017. – С. 172–173.
9. Наими О. И., Безуглова О. С., Лыхман В. А., Дубинина М.Н., Полиенко Е. А. Воздействие пестицидов и гуминового препарата на ферментативную активность чернозема // Земледелие, 2021. №5. С. 8-13. doi: 10.24412/0044-3913-2021-0-1-48.
10. Неганова Н.М. Гуминовые удобрения как фактор оптимизации условий роста и развития декоративных растений // Научная мысль Кавказа. 2011. №3. С. 96–99.
11. Нечаев Л. А., Путинцев А. Ф., Зотиков В. И., Коротеев В. И., Ерохин А. И., Мордовин А. Н. Влияние применения гумата калия на продуктивность пивоварного ячменя // Достижение науки и техники АПК, 2014. №6. – С. 33–35.

12. Савич В. И., Белопухов С. Л., Алифиоров М. Д., Кушнир Г. Н., Шайхиев И. Г. Агроэкологические аспекты при выделении гуматов из биомассы растений и органических удобрений. 1. Влияние гуматов на свойства почв и биотесты // Вестник технологического университета. 2015. Т.18, №20. С. 238–241.
13. Степанов А. А., Якименко О. С., Ремедиация загрязненных городских почв с применением гуминовых препаратов // «Живые и биокосные системы». – 2016. – № 18; URL: <https://jbks.ru/archive/issue-18/article-5>; DOI: 10.18522/2308-9709-2016-18-5.
14. Тсегай М.К., Сухенко Л.Т. Влияние тяжелых металлов (Cd, Cu и Pb) на параметры роста растений и фиторемедиационную способность кукурузы [Электрон. ресурс] // АгроЭкоИнфо: Электронный научно-производственный журнал. 2024. – № 2. Режим доступа: http://agroecoinfo.ru/STATYI/2024/2/st_233.pdf.
15. Фокин А. Д. Исследование процессов трансформации, взаимодействия и переноса органических веществ, железа и фосфора в подзолистой почве: автореф. дисс. ...докт. биол. наук. М., 1975. – 28 с.
16. Хардикова С. В., Мурсалимова Г. Р., Тихонова М. А., Верхошенцева Ю. П. Влияние гумата калия на водный режим и засухоустойчивость разных сортов винограда в условиях степного Предуралья // Международный Юбилейный сборник научных трудов, посвященный 50-тилетию образования Оренбургской опытной станции садоводства и виноградарства «Состояние, перспективы садоводства и виноградарства Урало-Волжского региона и сопредельных территорий». Оренбург, 2013. – С. 274–280.
17. Хардикова С.В., Верхошенцева Ю.П. Влияние гуминовых препаратов на корнеобразование и укоренение черенков винограда в условиях Оренбуржья // Вестник ОГУ. 2013. №10 (159). С. 230–232.
18. Христева Л. А. Действие физиологически активных гуминовых кислот на растения при неблагоприятных внешних условиях // Гуминовые удобрения. Теория и практика их применения. Днепропетровск, 1973. Т.4. – С.5–23.
19. Христева Л. А. Об участии гуминовых кислот и других органических веществ в питании высших растений // Почвоведение, 1953. N10. – С. 24–29.
20. Христева Л. А. Роль гуминовой кислоты в питании растений и гуминовые удобрения // Труды Почвенного института им. В.В.Докучаева. М., 1951, Т.38. – С.34–41.
21. Штуц Р. В., Епифанович Н. В. Эффективность применения гуматов в растениеводстве (обзор) // Рисоводство. 2015. № 1–2 (26–27). С. 58–65.

22. Asli, S., Neumann, P.M. Rhizosphere humic acid interacts with root cell walls to reduce hydraulic conductivity and plant development. *Plant Soil* 336, 313–322 (2010). <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0483-2>
23. Bogdanov S., Dovletyarova E., Fedorov T., Karpukhin M., Krutyakov Y., Neaman A., Polyakov D., Tapia-Pizarro F., Terekhova N., Yanez C. Assessment of copper toxicity to sunflower under monometallic soil contamination conditions // *Ecology*. 2025. Issue number 6 C. 429-436 . URL: https://ecologyras.ru/s3034614225060023-1/?version_id=122608. DOI: 10.7868/S3034614225060023/
24. Canellas, L. P., Olivares, F. L., Aguiar, N. O., Jones, D. L., Nebbioso, A., Mazzei, P., et al. (2015). Humic and fulvic acids as biostimulants in horticulture. *Sci. Hortic.* 196, 15–27. doi: 10.1016/j.scienta.2015.09.013
25. Ertani, A., Francioso, O., Tugnoli, V., Righi, V., & Nardi, S. Effect of commercial lignosulfonate-humate on *Zea mays* L. metabolism // *Journal of agricultural and food chemistry*. 2011. 59(22), 11940-11948.
26. Ertani, A., Nardi, S., Francioso, O., Pizzeghello, D., Tinti, A., & Schiavon, M. Metabolite-targeted analysis and physiological traits of *Zea mays* L. in response to application of a leonardite-humate and lignosulfonate-based products for their evaluation as potential biostimulants. *Agronomy*, 2019. 9(8), 445.
27. Fedorenko, A.G., Minkina, T.M., Chernikova, N.P., Fedorenko, G.M., Mandzhieva, S.S., Rajput, V.D., Burachevskaya, M.V., Chaplygin, V.A., Bauer, T.V., Sushkova, S.N. and Soldatov, A.V. The toxic effect of CuO of different dispersion degrees on the structure and ultrastructure of spring barley cells (*Hordeum sativum distichum*) // *Environmental Geochemistry and Health*. 2021 43(4), pp.1673-1687.
28. Flaig W. Effect of lignin degradation products on plant growth// *Isotopes and radiation in soil plant nutrition studies* // Intern. atomic energy agency. Vienna, 1965. – P.3–19.
29. Graber, E.R., Tsechansky, L., Mayzlish-Gati, E. et al. A humic substances product extracted from biochar reduces *Arabidopsis* root hair density and length under P-sufficient and P-starvation conditions // *Plant Soil*. 2015. 395, 21–30 (2015). <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2524-3>
30. Jannin, L., Arkoun, M., Ourry, A., Laine, P., Goux, D., Garnica, M., ... & Etienne, P. Microarray analysis of humic acid effects on *Brassica napus* growth: involvement of N, C and S metabolisms // *Plant and soil*. 2012. 359(1), 297-319.
31. Kulikova, N. A., Badun, G. A., Korobkov, V. I., Chernysheva, M. G., Tsvetkova, E. A., Abroskin, D. P., et al. Accumulation of coal humic acids by wheat seedlings: direct evidence using tritium autoradiography and occurrence in lipid

- fraction // *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 2014. 177, 875–883. doi: 10.1002/jpln.201300648
32. Muscolo, A., Sidari, M., Francioso, O., Tugnoli, V., & Nardi, S. The auxin-like activity of humic substances is related to membrane interactions in carrot cell cultures // *Journal of Chemical Ecology*. 2007. 33(1), 115–129.
33. Nazarov A.M., Garankov I.N., Tuktarova I.O., Salmanova E.R., Arkhipova T.N., Ivanov I.I., Feoktistova A.V., Prostyakova Z.G., Kudoyarova G.R. Hormone balance and shoot growth in wheat (*Triticum durum* Desf.) plants as influenced by sodium humates of the granulated organic fertilizer // *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya [Agricultural Biology]*. 2020. Vol. 55, № 5. P. 945-955.
34. Reale, L., Lai, A., Bellucci, I., Faenov, A., Pikuz, T., Flora, F., ... & Martellucci, S. Microradiography as a tool to detect heavy metal uptake in plants for phytoremediation applications // *Microscopy research and technique*. 2006. 69(8). 666–674.
35. Schmidt, W., Santi, S., Pinton, R. et al. Water-extractable humic substances alter root development and epidermal cell pattern in *Arabidopsis* L. // *Plant Soil*. 2007. 300. 259–267. <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9411-5>
36. Seven, S., & Akinci, Ş. Investigation of the effects of humic acid and salt stress on essential oil content and composition in *Artemisia Dracunculus* L. (tarragon) // *Pak. J. Bot.* 2026. 58, 5.
37. Sofo, A., Khan, N. A., D'Ippolito, I., & Reyes, F. Subtoxic levels of some heavy metals cause differential root-shoot structure, morphology and auxins levels in *Arabidopsis thaliana* // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2022. 173, 68–75.
38. Sofo, A., Vitti, A., Nuzzaci, M., Tataranni, G., Scopa, A., Vangronsveld, J., ... & Sanità di Toppi, L. (2013). Correlation between hormonal homeostasis and morphogenic responses in *Arabidopsis thaliana* seedlings growing in a Cd/Cu/Zn multi-pollution context // *Physiologia Plantarum*. 2013. 149 (4), 487–498.
39. Soumya, V., Kiranmayi, P., & Kumar, K. S. (2022). Morpho-anatomical responses of *Catharanthus roseus* due to combined heavy metal stress observed under Scanning Electron Microscope // *Plant Sci. Today*, 2022. 9 (3). 623–631.
40. Vaughan, D., and Malcom, R. E. Influence of humic substances on growth and physiological processes // In «Soil Organic Matter and Biological Activity», eds D. Vaughan and R. E. Malcom. 1985, Dordrecht: Martinus Nijhoff, 37–76.
41. Vaughan, D., and Ord, B. G. Uptake and incorporation of ¹⁴C-labelled soil organic matter by roots of *Pisum sativum* L. // *J. Exp. Bot.* 1981. 32, 679–687. doi: 10.1093/jxb/32.4.679
42. Yruela, I. Copper in plants: acquisition, transport and interactions // *Functional Plant Biology*. 2009. 36(5), 409–430.

References

1. Antonova, O.I., Zubchenko, E.B., Skokova, O.V. “Efficiency of Using Humates in Soils Contaminated with Heavy Metals” // Bulletin of the Altai State Agrarian University. 2003. No. 2. pp. 21–26.
2. Bezuglova, O.S., Neganova, N.M., Syrovoy, A.A. “The Effect of Sodium Humate and Its Derivatives Enriched with Iron and Microelements on the Growth and Development of the Hissei Plum Variety” // Problems of Agrochemistry and Ecology, 2011, No. 3. pp. 50–54.
3. Gorovaya, A.I., Orlov, D.S., Shcherbenko, O.V. “Humic Substances: Structure, Functions, Mechanism of Action, Protective Properties, and Ecological Role”. Kyiv: Naukova Dumka, 1995. pp. 200–247.
4. Grekhova, I.V., Matveeva, N.V. “Response of Spring Wheat to the Application of Growth Regulators and Microfertilizers during Seed Treatment” // Agrarian Bulletin of the Urals, 2014, No. 1 (119). pp. 6–8.
5. Dmitriev, E.A. “Mathematical Statistics in Soil Science.” Textbook. Moscow: Moscow State University Publishing House, 1995, 320 p.
6. Dospekhov, B.A. “Methodology of Field Experiments (with the Basics of Statistical Processing of Research Results).” Moscow: Agropromizdat, 1985, 351 p.
7. Zhurbitsky, Z.I. “Theory and Practice of the Vegetative Method.” Moscow: Nauka, 1968, 263 p. Kydralieva K. A., Terekhova V. A., Nishkevich Yu. A., Tropin A. Yu., Kozlov I. A. Study of the adaptogenic properties of humic preparations in relation to the vegetation cover of saline soils // Collection of Materials of the XV All-Russian scientific and practical conference with international participation "Biodiagnostics of the state of natural and natural-technogenic systems", volume 2. Kirov, 2017. - P. 172-173.
8. Kydralieva K. A., Terekhova V. A., Nishkevich Yu. A., Tropin A. Yu., Kozlov I. A. Study of the adaptogenic properties of humic preparations in relation to the vegetation cover of saline soils // Collection of Materials of the XV All-Russian scientific and practical conference with international participation “Biodiagnostics of the state of natural and natural-technogenic systems”, volume 2. Kirov, 2017. – P. 172–173.
9. Naimi O. I., Bezuglova O. S., Lykhman V. A., Dubinina M. N., Polienko E. A. The effect of pesticides and a humic preparation on the enzymatic activity of chernozem // Zemledelie, 2021. No. 5. P. 8-13. doi: 10.24412/0044-3913-2021-0-1-48.

10. Neganova N.M. Humic fertilizers as a factor in optimizing the growth and development conditions of ornamental plants // *Scientific Thought of the Caucasus*. 2011. No. 3. pp. 96–99.
11. Nechaev L.A., Putintsev A.F., Zotikov V.I., Koroteev V.I., Erokhin A.I., Mordovin A.N. The effect of potassium humate on the productivity of malting barley // *Achievements of science and technology of the agro-industrial complex*, 2014. No. 6. – pp. 33–35.
12. Savich V. I., Belopukhov S. L., Alifirov M. D., Kushnir G. N., Shaikhiev I. G. Agroecological aspects in the isolation of humates from plant biomass and organic fertilizers. 1. The influence of humates on soil properties and biotests // *Bulletin of the Technological University*. 2015. Vol. 18, No. 20. pp. 238–241.
13. Stepanov A. A., Yakimenko O. S., Remediation of contaminated urban soils using humic preparations // “Living and bio-inert systems”. – 2016. – No. 18; URL: <https://jbks.ru/archive/issue-18/article-5>; DOI: 10.18522/2308-9709-2016-18-5.
14. Tsegay M. K., Sukhenko L. T. The Effect of Heavy Metals (Cd, Cu, and Pb) on Plant Growth Parameters and Phytoremediation Capacity of Corn [Electronic resource] // *AgroEcoInfo: Electronic Scientific and Production Journal*. 2024. – No. 2. Access mode: http://agroecoinfo.ru/STATYI/2024/2/st_233.pdf.
15. Fokin A. D. Study of the Processes of Transformation, Interaction, and Transfer of Organic Matter, Iron, and Phosphorus in Podzolic Soil: Abstract of a PhD Dissertation (Biol. Sci.). Moscow, 1975. – 28 p.
16. Khardikova S. V., Mursalimova G. R., Tikhonova M. A., Verkhoshentseva Yu. P. The influence of potassium humate on the water regime and drought resistance of different grape varieties in the steppe Cis-Urals // *International Jubilee Collection of Scientific Papers dedicated to the 50th anniversary of the Orenburg Experimental Station of Horticulture and Viticulture "Status and Prospects of Horticulture and Viticulture in the Ural-Volga Region and Adjacent Territories"*. Orenburg, 2013. pp. 274–280.
17. Khardikova S. V., Verkhoshentseva Yu. P. The influence of humic preparations on root formation and rooting of grape cuttings in the Orenburg region // *Bulletin of OSU*. 2013. No. 10 (159). pp. 230–232.
18. Khristeva, L. A. “The Effect of Physiologically Active Humic Acids on Plants under Unfavorable External Conditions.” *Humic Fertilizers: Theory and Practice of Their Application*. Dnepropetrovsk, 1973, Vol. 4, pp. 5–23.
19. Khristeva, L. A. “The Participation of Humic Acids and Other Organic Substances in the Nutrition of Higher Plants.” *Soil Science*, 1953, No. 10, pp. 24–29.

20. Khristeva, L. A. “The Role of Humic Acid in Plant Nutrition and Humic Fertilizers.” Transactions of the V.V. Dokuchaev Soil Science Institute. Moscow, 1951, Vol. 38, pp. 34–41.
21. Shtuts, R. V., Epifanovich, N. V. “The Efficiency of Using Humates in Crop Production (Review).” Rice Growing. 2015, No. 1–2 (26–27). P. 58–65.
22. Asli, S., Neumann, P.M. Rhizosphere humic acid interacts with root cell walls to reduce hydraulic conductivity and plant development. Plant Soil 336, 313–322 (2010). <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0483-2>
23. Bogdanov S., Dovletyarova E., Fedorov T., Karpukhin M., Krutyakov Y., Neaman A., Polyakov D., Tapia-Pizarro F., Terekhova N., Yanez C. Assessment of copper toxicity to sunflower under monometallic soil contamination conditions // Ecology. 2025. Issue number 6 C. 429-436 . URL: https://ecologyras.ru/s3034614225060023-1/?version_id=122608. DOI: 10.7868/S3034614225060023/
24. Canellas, L. P., Olivares, F. L., Aguiar, N. O., Jones, D. L., Nebbioso, A., Mazzei, P., et al. (2015). Humic and fulvic acids as biostimulants in horticulture. Sci. Hortic. 196, 15–27. doi: 10.1016/j.scienta.2015.09.013
25. Ertani, A., Francioso, O., Tugnoli, V., Righi, V., & Nardi, S. Effect of commercial lignosulfonate-humate on Zea mays L. metabolism // Journal of agricultural and food chemistry. 2011. 59(22), 11940-11948.
26. Ertani, A., Nardi, S., Francioso, O., Pizzeghello, D., Tinti, A., & Schiavon, M. Metabolite-targeted analysis and physiological traits of Zea mays L. in response to application of a leonardite-humate and lignosulfonate-based products for their evaluation as potential biostimulants. Agronomy, 2019. 9(8), 445.
27. Fedorenko, A.G., Minkina, T.M., Chernikova, N.P., Fedorenko, G.M., Mandzhieva, S.S., Rajput, V.D., Burachevskaya, M.V., Chaplygin, V.A., Bauer, T.V., Sushkova, S.N. and Soldatov, A.V. The toxic effect of CuO of different dispersion degrees on the structure and ultrastructure of spring barley cells (Hordeum sativum distichum) // Environmental Geochemistry and Health. 2021 43(4), pp.1673-1687.
28. Flaig W. Effect of lignin degradation products on plant growth// Isotopes and radiation in soil plant nutrition studies // Intern. atomic energy agency. Vienna, 1965. – P.3–19.
29. Graber, E.R., Tsechansky, L., Mayzlish-Gati, E. et al. A humic substances product extracted from biochar reduces Arabidopsis root hair density and length under P-sufficient and P-starvation conditions // Plant Soil. 2015. 395, 21–30 (2015). <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2524-3>

30. Jannin, L., Arkoun, M., Ourry, A., Laîné, P., Goux, D., Garnica, M., ... & Etienne, P. Microarray analysis of humic acid effects on *Brassica napus* growth: involvement of N, C and S metabolisms // *Plant and soil*. 2012. 359(1), 297-319.
31. Kulikova, N. A., Badun, G. A., Korobkov, V. I., Chernysheva, M. G., Tsvetkova, E. A., Abroskin, D. P., et al. Accumulation of coal humic acids by wheat seedlings: direct evidence using tritium autoradiography and occurrence in lipid fraction // *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 2014. 177, 875–883. doi: 10.1002/jpln.201300648
32. Muscolo, A., Sidari, M., Francioso, O., Tugnoli, V., & Nardi, S. The auxin-like activity of humic substances is related to membrane interactions in carrot cell cultures // *Journal of Chemical Ecology*. 2007. 33(1), 115–129.
33. Nazarov A.M., Garankov I.N., Tuktarova I.O., Salmanova E.R., Arkhipova T.N., Ivanov I.I., Feoktistova A.V., Prostyakova Z.G., Kudoyarova G.R. Hormone balance and shoot growth in wheat (*Triticum durum* Desf.) plants as influenced by sodium humates of the granulated organic fertilizer // *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya [Agricultural Biology]*. 2020. Vol. 55, № 5. P. 945-955.
34. Reale, L., Lai, A., Bellucci, I., Faenov, A., Pikuz, T., Flora, F., ... & Martellucci, S. Microradiography as a tool to detect heavy metal uptake in plants for phytoremediation applications // *Microscopy research and technique*. 2006. 69(8). 666–674.
35. Schmidt, W., Santi, S., Pinton, R. et al. Water-extractable humic substances alter root development and epidermal cell pattern in *Arabidopsis* L. // *Plant Soil*. 2007. 300. 259–267. <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9411-5>
36. Seven, S., & Akinci, Ş. Investigation of the effects of humic acid and salt stress on essential oil content and composition in *Artemisia Dracunculus* l.(tarragon) // *Pak. J. Bot.* 2026. 58, 5.
37. Sofo, A., Khan, N. A., D'Ippolito, I., & Reyes, F. Subtoxic levels of some heavy metals cause differential root-shoot structure, morphology and auxins levels in *Arabidopsis thaliana* // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2022. 173, 68–75.
38. Sofo, A., Vitti, A., Nuzzaci, M., Tataranni, G., Scopa, A., Vangronsveld, J., ... & Sanità di Toppi, L. (2013). Correlation between hormonal homeostasis and morphogenic responses in *Arabidopsis thaliana* seedlings growing in a Cd/Cu/Zn multi-pollution context // *Physiologia Plantarum*. 2013. 149 (4), 487–498.
39. Soumya, V., Kiranmayi, P., & Kumar, K. S. (2022). Morpho-anatomical responses of *Catharanthus roseus* due to combined heavy metal stress observed under Scanning Electron Microscope // *Plant Sci. Today*, 2022. 9 (3). 623–631.

40. Vaughan, D., and Malcom, R. E. Influence of humic substances on growth and physiological processes // In «Soil Organic Matter and Biological Activity», eds D. Vaughan and R. E. Malcom. 1985, Dordrecht: Martinus Nijhoff, 37–76.
41. Vaughan, D., and Ord, B. G. Uptake and incorporation of ¹⁴C-labelled soil organic matter by roots of *Pisum sativum* L. // *J. Exp. Bot.* 1981. 32, 679–687. doi: 10.1093/jxb/32.4.679
42. Yruela, I. Copper in plants: acquisition, transport and interactions // *Functional Plant Biology.* 2009. 36(5), 409–430.

Статья поступила в редакцию 5 февраля 2026 г.

Поступила после доработки 15 февраля 2026 г.

Принята к печати 4 марта 2026 г.

Received 5, February, 2026

Revised 15, February, 2026

Accepted 4, March, 2026