

## КАРБОКСИАЛКИЛЬНЫЕ ПРОИЗВОДНЫЕ ХИТОЗАНА КАК ПЕРСПЕКТИВНЫЕ РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА И РАЗВИТИЯ ЛЕКАРСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

© 2023 г. Л. А. Хамидуллина<sup>a,b,\*</sup>, П. Д. Тобышева<sup>a,b,\*\*</sup>, О. Е. Черепанова<sup>c,\*\*\*</sup>,  
И. С. Пузырев<sup>a,\*\*\*\*</sup>, А. В. Пестов<sup>a,b,\*\*\*\*\*</sup>

<sup>a</sup>Институт органического синтеза им. И.Я. Постовского УрО РАН, Екатеринбург, Россия

<sup>b</sup>Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина,  
Екатеринбург, Россия

<sup>c</sup>Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, Россия

\*E-mail: khamidullina@ios.uran.ru

\*\*E-mail: tobysheva@list.ru

\*\*\*E-mail: botgarden.olga@gmail.com

\*\*\*\*E-mail: puzyrev@ios.uran.ru

\*\*\*\*\*E-mail: pestov@ios.uran.ru

Поступила в редакцию 01.03.2023 г.

После доработки 13.06.2023 г.

Принята к публикации 18.06.2023 г.

Основой развития современного высокопродуктивного экологически чистого растениеводства выступают научно обоснованные биотехнологии. Полимер природного происхождения хитозан ввиду высокой доступности, биобезопасности и синтетической гибкости представляет собой отличную базу для построения новых агrobiотехнологических средств, отвечающих требованиям фармацевтических и пищевых производств. В работе приведены результаты исследований роторегулирующего действия N-(2-карбоксиэтил)хитозана (КЭХ) в отношении семян и молодых растений эхинацеи пурпурной. Показано, что алкилпроизводные хитозана – безопасные препараты, которые можно с успехом применять для культивирования пищевых и лекарственных растений, в том числе редких и исчезающих видов.

**Ключевые слова:** хитозан, карбоксиалкилхитозан, аминокислоты, биологическая активность, биополимеры, лекарственные растения, регуляторы роста, сельское хозяйство, сложноцветные.

**DOI:** 10.31857/S0869587323070046, **EDN:** ZLMNTO

В задачи здравоохранения входят поддержание здорового образа жизни населения и профи-

ХАМИДУЛЛИНА Лилия Альбертовна – кандидат химических наук, младший научный сотрудник лаборатории перспективных органических материалов ИОС УрО РАН, научный сотрудник НИИ ФПМ ИЕНиМ УрФУ. ТОБЫШЕВА Полина Дмитриевна – лаборант лаборатории органических материалов ИОС УрО РАН. ЧЕРЕПАНОВА Ольга Евгеньевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, заведующая лабораторией биотехнологии и популяционной генетики Ботанического сада УрО РАН. ПУЗЫРЕВ Игорь Сергеевич – кандидат химических наук, старший научный сотрудник лаборатории органических материалов ИОС УрО РАН. ПЕСТОВ Александр Викторович – кандидат химических наук, старший научный сотрудник лаборатории органических материалов ИОС УрО РАН, доцент кафедры органической химии и высокомолекулярных соединений ИЕНиМ УрФУ.

лактика острых и хронических заболеваний. К сожалению, профилактике не уделяется достаточно внимания. Здесь может помочь развитие фармакогнозии как одного из важнейших направлений социально-экономического развития нашей страны, особенно в реалиях затяжной пандемии.

Получение фармакологически полезного материала дикорастущих растений сопряжено с рядом трудностей: несанкционированный сбор, потери от фитопатогенов и насекомых-вредителей, зависимость от климатических условий, непостоянный выход биологически активных веществ (БАВ) и т.д. Как правило, при возделывании культур большинства лекарственных растений в открытом грунте содержание целевых компонентов в них чрезвычайно мало, а их выделение требует переработки огромного количества исходного сырья. Поэтому интерес к эффективным и эко-

логически чистым технологиям культивирования растений и биологически обоснованным методам выделения активных веществ из них постоянно растёт.

Технологии селекции и размножения растений, основанные на последних достижениях науки, выступают основой развития современного растениеводства. Процесс возделывания практически всех современных агрокультур включает обязательное использование химических препаратов. Важнейший этап при этом – разумное включение регуляторов роста растений в циклы возделывания различных культур. При потенциальном применении в производстве фармпрепаратов и БАВ лидерами остаются агрохимические средства с высокой эффективностью и низкой токсичностью. Наиболее перспективными с этой точки зрения представляются химически модифицированные соединения природного происхождения.

При получении новых средств защиты растений, регуляторов роста, удобрений, биостимулирующих и антипатогенных добавок на основе биобезопасных органических соединений преимущественно обладают биогенные молекулы, прежде всего полисахариды, которые на рынке химического сырья присутствуют в виде отходов многотоннажных химических и биотехнологических производств. *Хитозан* как полимер природного происхождения – в настоящее время коммерчески доступный полисахарид, повышенная реакционная способность которого по сравнению, например, с целлюлозой или крахмалом, создаёт безграничные возможности синтеза новых экофильных соединений для сельского хозяйства. Это свойство хитозана позволяет в том числе вводить в его структуру фрагменты метаболитически активных аминокислот. Такая стратегия отвечает современному прогрессивному тренду, направленному на обеспечение экологической безопасности растительных сообществ и возобновляемости сельскохозяйственных ресурсов.

В растениеводстве полисахариды могут применяться на всех этапах производства растительной продукции, начиная с прайминга<sup>1</sup> семян и заканчивая послеуборочными мероприятиями. Использование нативного (неизменённого) хитозана ограничивается его физико-химическими свойствами, прежде всего малой растворимостью, и узким спектром биоактивности. Функционализация хитозана позволяет существенно расширить перечень его производных, а также разнообразие биологических свойств.

<sup>1</sup> Прайминг – обработка семян, которая включает их контролируемое набухание до уровня влагосодержания, не допускающего видимого проклёвывания зародышевого коreshка сквозь семенную оболочку.

Будучи нетоксичными и неаллергенными биоадгезивными полимерами, полиаминосахариды и их производные широко изучаются с точки зрения их антипатогенных свойств, регенеративного потенциала и иммуногенной активности [1]. Хитозан и его производные также интересны в плане их использования в производстве пищевых агрокультур [2, 3]. Помимо регуляции роста и развития хитозаны (как индивидуально, так и в комбинации с другими препаратами) приводят к формированию устойчивости растений к патогенам и условиям абиотического стресса [4–6]. Характер этих реакций зависит как от растений-хозяев, стадии роста и развития, так и от физико-химических свойств применяемых хитозанов, их состава и строения [7]. Однако оценке их воздействия на культуры лекарственных растений уделяется недостаточно внимания. Исследовательские работы, направленные на изучение ростостимулирующих свойств функционализированных хитозанов, немногочисленны и содержат лишь единичные упоминания [8–10]. Обычно применяется нативный хитозан, а исследования влияния производных хитозана с новыми функциональными группами на рост и развитие лекарственных растений в литературе отсутствуют вовсе, хотя подавление фитопатогенов производными хитозана изучается довольно активно [5–7].

В отношении растений хитозан используется как росторегулятор [11, 12] и элиситор<sup>2</sup> [11, 13–15], который способен повышать продукцию вторичных метаболитов [10], фитогормонов [16] и влиять на углеродный и азотный обмен растений. В частности, низкомолекулярный хитозан вызывает изменения фотосинтетической активности, течения цикла трикарбоновых кислот и ассимиляции азота [17]. В условиях биотического и абиотического стресса данный биополимер активизирует систему защиты растений, что инициирует противопатогенный ответ [11, 13, 18] и обеспечивает иммунитет растительного организма, например, в условиях засухи [19]. Также интересны антитранспираторные свойства хитозана, обеспечивающие снижение потери воды растениями благодаря повышению концентрации абсцизовой кислоты и закрытию устьиц [20]. Кроме того, в агробиотехнологии он применяется в качестве суперабсорбента для удерживания воды в почве наряду с такими синтетическими полимерами,

<sup>2</sup> Элиситоры – несвойственные для растения молекулы, часто связанные с вредителями, патогенами или синергетическими организмами. Могут взаимодействовать со специальными белками-рецепторами, расположенными на мембране растительных клеток. Рецепторы распознают молекулярную структуру элиситоров и запускают внутриклеточную защитную реакцию – иммунный ответ, что приводит к усиленному синтезу метаболитов, которые, в свою очередь, уменьшают повреждения и повышают устойчивость к вредителям, патогенам или абиотическому стрессу.

как полиакриламид, полиакриловая кислота и поливиниловый спирт [8].

Хитозан и его производные способны как повышать содержание активных форм кислорода в клетках, так и, в большей степени, понижать, предупреждая окислительный стресс [21]. За счёт этого активируется L-фенилаланин-аммонийлиаза, участвующая в шикиматном пути<sup>3</sup> биосинтеза обладающих антиоксидантной активностью фенольных соединений растений и цианобактерий [22], и происходит синтез гидроксикоричных кислот, кумаринов, стильбенов, лигнина, пигментов, флавоноидов, а главное – флавоноидов, которые играют важную роль в растительном метаболизме [23].

Росторегулирующая активность хитозана выражается в активации ростовых процессов многих пищевых культур, в частности, в повышении урожайности. Среди других эффектов – увеличение ростовых показателей и биомассы побегов, корней и цветков. Кроме того, он служит источником энергии в процессе биосинтеза углеводов и азота для продукции первичных метаболитов. Данные эффекты проявляются *in vivo* и *in vitro* и становятся возможными в том числе благодаря способности хитозана регулировать осмотический потенциал клеток и, как следствие, увеличивать доступность для растений воды и питательных веществ и их усвоение. Присутствие хитозана на поверхности растительных клеток активирует ферменты гидролиза, необходимые для мобилизации питательных резервов крахмала и белков. Он индуцирует деление клеток корней путём активации фитогормонов ауксинов и цитокининов [11]. Имеются данные о способности указанного биополимера блокировать развитие корневых систем растений, изменяя морфологию и характер деления клеток и приводя к ингибированию элонгации (удлинения) и трансформации архитектуры корня. Такой эффект объясняется накоплением под воздействием хитозана индолуксусной кислоты (ИУК) в корнях за счёт индукции триптофанзависимого пути биосинтеза ауксинов и репрессии генов, задействованных в транспорте ИУК. Аккумуляция ауксинов в корнях останавливает их элонгацию и развитие придаточных корней, которые в этих условиях формируются слабыми и недоразвитыми [16].

Повышение скорости прорастания семян, роста и развития молодых растений под действием хитозана сопровождается активацией ферментных антиоксидантов, предупреждающих возможное нарушение развития активными формами кислорода. Формирование на поверхности семян полупроницаемой плёнки из хитозана способствует удержанию воды и её дополнительной аб-

сорбции из почвы [11]. Прайминг семян его раствором увеличивает скорость их прорастания, длину и биомассу побегов и корневых систем, а также снижает содержание в клетках малонового диальдегида (свидетельствующего о накоплении продуктов перекисного окисления липидов), изменяет проницаемость мембран, повышает накопление водорастворимых сахаров и пролина<sup>4</sup> и запускает пероксидазную и каталазную активность [18].

Известно о положительном влиянии хитозана на содержание хлорофилла и каротиноидов у растений семейств паслёновых (Solanaceae), злаков (Poaceae), бобовых (Fabaceae) [10, 24–26] и астровых (Asteraceae) [27]. Обработка листовой поверхности раствором высокомолекулярного хитозана приводит к увеличению фотосинтетической активности кукурузы и сои, в отличие от низкомолекулярного [18]. Данный эффект коррелирует с повышением устьичной проводимости, транспирации и ускорением метаболизма углерода и азота, но не связан с изменением внутриклеточной концентрации углекислого газа [17, 18]. Низкомолекулярный хитозан увеличивает активность фотосистемы II<sup>5</sup> на мембранах тилакоидов. При этом регуляция фотосинтеза проявляется и в активации фермента рубиско<sup>6</sup>, приводящего к образованию 3-фосфоглицерата в цикле Кальвина. Данный эффект является ростостимулирующим, так как приводит к формированию сахарозы, мальтозы, фосфоенолпирувата и далее пирувата, вступающего в цикл трикарбоновых кислот, интермедиаты которого задействованы в синтезе аминокислот [17].

Несмотря на широкий спектр биологической активности, у хитозана есть ряд недостатков: низкая растворимость в воде, затрудняющая его использование без предварительной подготовки; как следствие, более низкие биодоступность и эффективность; отсутствие в структуре фрагментов, отвечающих за дополнительные биологические свойства, что вынуждает добавлять в препарат вспомогательные компоненты. В связи с этим

<sup>4</sup> Проллин – гетероциклическая аминокислота, содержание которой многократно увеличивается при стрессовых воздействиях, что помогает растениям адаптироваться к неблагоприятным условиям.

<sup>5</sup> Фотосистемы I и II представляют собой два мультисубъединичных мембранно-белковых комплекса, участвующих в кислородном фотосинтезе. Главное отличие между ними заключается в том, что фотосистема I поглощает свет с большей длиной волны (>680 нм), в то время как фотосистема II поглощает короткие волны (<680 нм). Фотосистема I расположена на наружной поверхности тилакоидной мембраны, фотосистема II – на внутренней.

<sup>6</sup> Комплекс белков рубиско (рибулозобисфосфаткарбоксилаза) – ключевой фермент, запускающий все процессы фотосинтеза путём связывания атмосферного углекислого газа.

<sup>3</sup> Шикиматный путь – метаболический путь, промежуточным метаболитом которого является шикимовая кислота.

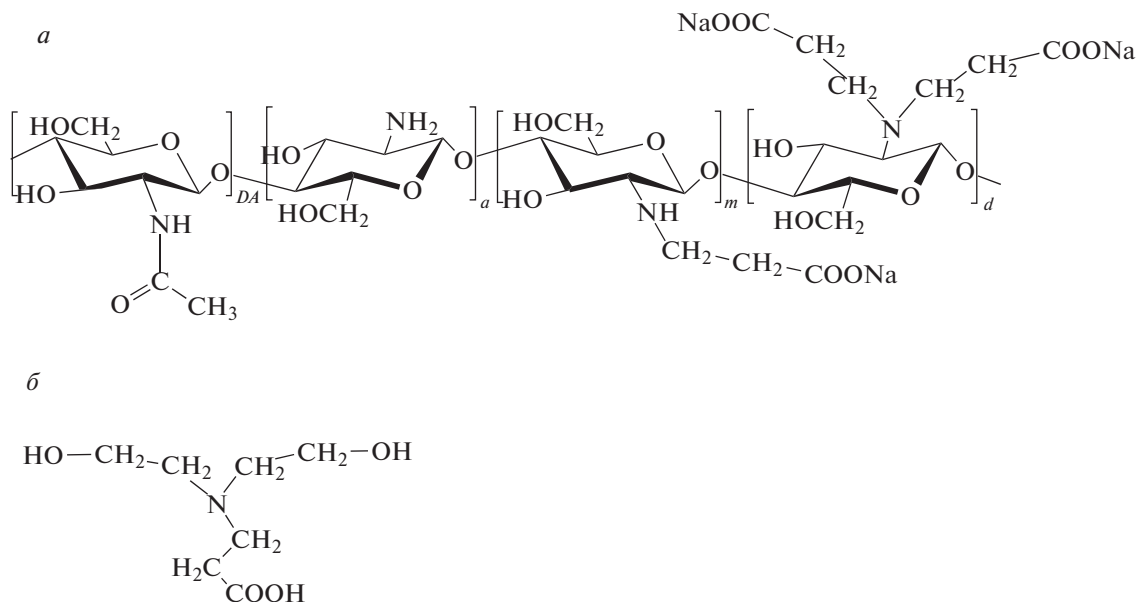


Рис. 1. Структура N-(2-карбоксиэтил)хитозана (а) и N,N-бис(2-гидроксиэтил)-β-аланина (б)

перспективным направлением работ становится функционализация хитозана.

Практически не исследовано влияние введения новых заместителей в нативную структуру хитозана на эффекты активации роста и развития растений. Обогащение структуры хитозана карбоксилсодержащими фрагментами позволяет получать производные с повышенными абсорбционными и биоактивными свойствами, выражающимися в большей влагоудерживающей способности и более эффективном вовлечении биополимера в метаболизм растений. С учётом изменения физико-химических свойств [28, 29] становятся очевидными более выраженные биодоступность, биоадгезивность и сольватирующая способность производных хитозана. Данные преимущества выходят на первый план в период прорастания семени, когда вода, поступившая в эндосперм, гидролизует высокомолекулярные соединения, переводя нерастворимые питательные вещества в доступную форму, что направлено на стимуляцию жизненных процессов.

Авторами данной статьи, а также другими исследователями были установлены положительные эффекты от обработки семян и молодых растений растворами карбоксиалкильных производных хитозана:

- активация всхожести семян, роста и развития проростков;
- увеличение биомассы, содержания фотосинтетических пигментов, общего количества растворимых сахаров, крахмала, аминокислот, растворимого белка;

- усиление активности антиоксидантных ферментов;

- повышение содержания фенольных соединений и активности ферментов, участвующих в их образовании;

- снижение концентрации малонового диальдегида и пролина;

- уменьшение общего содержания азота, но некоторое увеличение общего содержания фосфора и калия;

- изменение параметров фотосинтеза посредством включения производных хитозана в механизмы устьичной активности, транспирации и работы фотосистемы II [9, 10, 30, 31].

Применение полусинтетических молекул, полученных из хитозана, может способствовать росту, повышать стрессоустойчивость и иммунитет растений, изменять поглощение питательных веществ проростками, усиливать газообмен в листьях, индуцировать толерантность к дефициту воды и улучшать фотосинтетические параметры у чувствительных к засухе культур.

Наши эксперименты по проращиванию семян и культивированию молодых растений эхинацеи пурпурной (*Echinacea purpurea*) показали, что использование N-(2-карбоксиэтил)хитозана (КЭХ) (рис. 1, а) в виде раствора для предварительного замачивания семян и опрыскивания растений приводит к повышению всхожести в условиях *in vivo* по сравнению с нативным хитозаном [32]. Это может быть обусловлено изменениями физико-химических свойств вследствие объединения в одну молекулу хитозана (взятого за основу) и

**Таблица 1.** Параметры прорастания семян эхинацеи *in vitro*: энергия прорастания (ЭП) и доля семян с семядолями (ДСС) на 5, 8 и 12 сутки эксперимента (экспресс-эксперимент на бумаге в чашках Петри), %

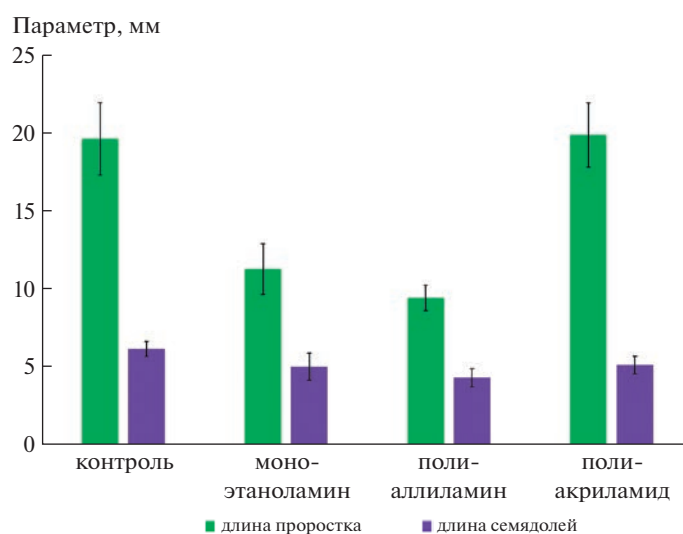
Соединение	5 сутки		8 сутки		12 сутки	
	ЭП	ДСС	ЭП	ДСС	ЭП	ДСС
Контроль	22	8	44	22	46	26
Моноэтаноламин	6	0	14	6	22	8
Полиаллиламин	0	0	4	0	12	2
Полиакриламид	20	6	36	22	44	40

аминокислоты β-аланина. Наличие фрагмента этой аминокислоты в структуре хитозана позволяет повысить гидрофильные свойства и, как следствие, растворимость и биодоступность производного, в результате чего усиливаются сольватирующий эффект гидрогеля (увеличивается степень набухания биополимера и повышается биодоступность питательных веществ почвы) и биоадгезионная способность по отношению к растительным клеткам.

Таким образом, на основе полученных результатов можно предположить, что КЭХ, обладая гидрофильными свойствами, обеспечивает семена достаточным количеством воды и выводит их из состояния покоя. Это способствует гидролизу высокомолекулярных соединений и трансформации нерастворимых питательных веществ в доступную форму. Вероятно, подобных эффектов следует ожидать от любого влагоудерживающего агента, способного формировать гидрогели и применяемого в агробиологии. Однако использование полиакриламида (известного агробиотехнологического гелеобразователя) в наших экспериментах *in vivo* привело к ускоренному прораста-

нию лишь на первых этапах (в течение недели от начала эксперимента). В дальнейшем семена этой линии отставали от необработанных (контрольная линия). Мы полагаем, что замедление прорастания объясняется ярко выраженными по сравнению с другими полимерами плёнообразующими свойствами полиакриламида: плёнообразование способствует изоляции семени и переходу его в состояние покоя, ограничению поступления воды и кислорода внутрь и, следовательно, ингибированию прорастания. КЭХ, напротив, продемонстрировал благоприятные, неингибирующие прорастание плёнообразующие свойства в условиях *in vivo* на всём протяжении эксперимента.

Закономерным становится вопрос об отличии основных свойств этих двух биополимеров. Действительно, при использовании ряда аминокислотных производных (моноэтаноламин, полиаллиламин, полиакриламид) мы убедились в негативном влиянии основности аминокислотной группы на прорастание семян и дальнейшее развитие растений (табл. 1, рис. 2). В этом ключе КЭХ вновь лидировал по сравнению с прямым конкурентом — метаболитиче-

**Рис. 2.** Линейные параметры проростков эхинацеи на 12 сутки эксперимента *in vitro* (экспресс-эксперимент на бумаге в чашках Петри)

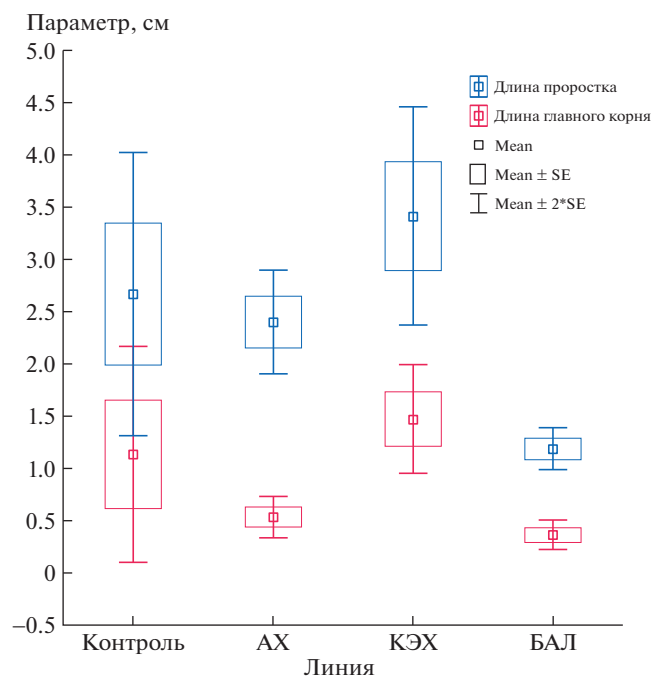
**Таблица 2.** Энергия прорастания семян эхинацеи на 6, 12 и 20 сутки эксперимента *in vivo* (соотношение почва–вермикулит – 2 : 1), %

Соединение	6 сутки	12 сутки	20 сутки
Контроль	15	41	46
Ацетат хитозана	23	46	52
КЭХ	23	44	49
Полиакриламид	25	48	52
$\beta$ -Аланин	39	69	72
ДБАЛ	28	52	57

ски активной и энзимогенной аминокислотой  $\beta$ -аланином. Хотя  $\beta$ -аланин и активировал процессы прорастания семян *in vivo*, он тормозил ростовые процессы в ходе дальнейшего развития проростков. Активация прорастания может быть объяснена малой молекулярной массой  $\beta$ -аланина, позволяющей аминокислоте эффективно взаимодействовать с тканями развивающегося семени и быть вовлечённой в его метаболизм. Данная закономерность справедлива для ряда соединений: КЭХ, N,N-бис(2-гидроксиэтил)- $\beta$ -аланин (ДБАЛ),  $\beta$ -аланин (рис. 1, б). По мере уменьшения молекулярной массы соединений

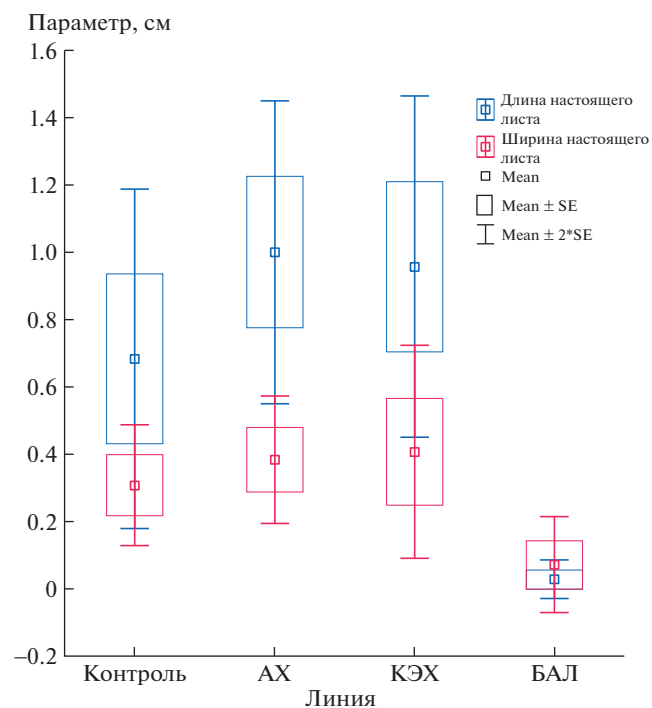
возрастал их активационный эффект на прорастание семян эхинацеи *in vivo* (табл. 2). При этом, если  $\beta$ -аланин и его дигидроксиэтилпроизводное ДБАЛ в этих условиях не оказывали какого-либо положительного эффекта на развитие проростков, то КЭХ демонстрировал явные преимущества. Вероятно, активный старт прорастания под действием  $\beta$ -аланина исчерпывает питательный потенциал семени, аминокислота быстро расходуется клетками, больше не оказывая положительного эффекта на процессы роста и развития.

При рассмотрении морфофизиологических характеристик растений или, метафорически выражаясь, их урожайности, КЭХ показал перспективные результаты (рис. 3, 4). В экспериментах *in vitro*  $\beta$ -аланин угнетал молодые растения: его применение замедляло рост и развитие проростков и влекло за собой формирование слаборазвитой корневой системы и настоящих листьев малых размеров. Сравнение с хитозаном также оказалось не в пользу  $\beta$ -аланина: в первую неделю эксперимента *in vitro*  $\beta$ -аланин, действительно, благоприятно влиял на процессы формирования и активного роста молодого корешка, но в дальнейшем приводил к некоторому изменению морфологического облика растения – укороченной малоразветвлённой корневой системе.



**Рис. 3.** Длина проростков эхинацеи и главного корня на 20 сутки эксперимента *in vitro* (питательная среда Мурасиге–Скуга)

Mean – среднее значение; SE – стандартная ошибка среднего



**Рис. 4.** Размеры настоящих листьев у проростков эхинацеи на 20 сутки эксперимента *in vitro* (питательная среда Мурасиге–Скуга)

Mean – среднее значение; SE – стандартная ошибка среднего

В исследованиях показано, что использование хитозана в качестве росторегулятора вызывает увеличение листовой поверхности [11, 33, 34] в результате накопления фитогормонов ауксинов, которые напрямую влияют на элонгацию клеток вегетативной части путём растяжения клеточной стенки [35]. Это может негативно сказаться на анатомо-функциональном облике растения по причине истончения клеточных стенок, ослабления их механической прочности, а также нарушения архитектуры корня, где накопление ауксинов, напротив, тормозит рост и деление клеток [36]. В условиях *in vivo* КЭХ стимулировал формирование более развитой надземной части по сравнению с контролем на всём протяжении эксперимента. По морфологическому облику проростки данной линии не отличались от контрольных и лидировали по объёму надземной части в середине эксперимента, а по развитию фотосинтетических органов – в конце. Таким образом, КЭХ существенно не повлиял на естественный ход ростовых процессов, при этом способствовал сохранению гармоничного развития растений эхинацеи пурпурной. Стоит также отметить, что в эксперименте *in vivo* проростки опытной линии превосходили растения, выращенные с использованием хитозана, по развитию корневой системы, надземной части побега и фотосинтетических органов в середине эксперимента.

Проведённые нами исследования наглядно показали, что химическая модификация хитозана – перспективный путь преодоления его недостатков. С учётом наших наблюдений и свидетельств в литературных источниках можно утверждать, что алкилпроизводные хитозана могут успешно использоваться в качестве росторегуляторов с функциями почвенных кондиционеров. Такие безопасные [37] агробιοтехнологические средства необходимы при поиске методов эффективного культивирования пищевых и лекарственных растений, жизненно важны при разработке платформ для размножения редких растений *in vitro*, для сохранения исчезающих видов в коллекциях *ex situ*, позволяют максимизировать фармацевтическое и пищевое производство с единицы площади посадочной поверхности, а значит – снизить нагрузку на экосистему.

#### ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 22-26-20068 (<https://rscf.ru/project/22-26-20068/>).

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Qu J., Zhao X., Liang Y. et al. Degradable conductive injectable hydrogels as novel antibacterial, anti-oxidant

wound dressings for wound healing // Chem. Eng. J. 2019. V. 362. P. 548–560.

2. Maluin F.N., Hussein M.Z. Chitosan-based agronanochemicals as a sustainable alternative in crop protection // Molecules. 2020. № 7. P. 1611–1633.
3. Das S.N., Madhuprakash J., Sarma P.V.S.R.N. et al. Biotechnological approaches for field applications of chitooligosaccharides (COS) to induce innate immunity in plants // Crit. Rev. Biotechnol. 2015. № 1. P. 29–43.
4. Kolesnikov L.E., Novikova I.I., Popova E.V. et al. The effectiveness of biopreparations in soft wheat cultivation and the quality assessment of the grain by the digital x-ray imaging // Agron. Res. 2020. № 4. P. 2436–2448.
5. Malerba M., Cerana R. Chitosan Effects on Plant Systems // Int. J. Mol. Sci. 2016. № 7. 996.
6. du Jardin P. Plant biostimulants: Definition, concept, main categories and regulation // Sci. Hortic. (Amsterdam). 2015. V. 196. P. 3–14.
7. Faoro F., Gozzo F. Is modulating virus virulence by induced systemic resistance realistic? // Plant Sci. 2015. V. 234. P. 1–13.
8. Chang L., Xu L., Liu Y. et al. Superabsorbent polymers used for agricultural water retention // Polym. Test. 2021. V. 94. 107021.
9. Zhang M., Zhang F., Li C. et al. Application of Chitosan and Its Derivative Polymers in Clinical Medicine and Agriculture // Polymers. 2022. V. 14 (5). 958.
10. Rabêlo V.M., Magalhães P.C., Bressanin L.A. et al. The foliar application of a mixture of semisynthetic chitosan derivatives induces tolerance to water deficit in maize, improving the antioxidant system and increasing photosynthesis and grain yield // Sci. Rep. 2019. № 1. 8164.
11. Chakraborty M., Hasanuzzaman M., Rahman M. et al. Mechanism of plant growth promotion and disease suppression by chitosan biopolymer // Agric. 2020. № 12. P. 1–30.
12. Malerba M., Cerana R. Recent advances of chitosan applications in plants // Polymers. 2018. № 2. 118.
13. Xing K., Zhu X., Peng X. et al. Chitosan antimicrobial and eliciting properties for pest control in agriculture: a review // Agron. Sustain. Dev. 2015. № 2. P. 569–588.
14. Li K., Xing R., Liu S. et al. Chitin and Chitosan Fragments Responsible for Plant Elicitor and Growth Stimulator // J. Agric. Food Chem. 2020. № 44. P. 12203–12211.
15. Orzali L., Corsi B., Forni C. et al. Chitosan in Agriculture: A New Challenge for Managing Plant Disease // Biol. Act. Appl. Mar. Polysaccharides. 2017. P. 17–36.
16. Lopez-Moya F., Suarez-Fernandez M., Lopez-Llorca L.V. Molecular mechanisms of chitosan interactions with fungi and plants // Int. J. Mol. Sci. 2019. № 2. 332.
17. Zhang X., Li K., Xing R. et al. Metabolite profiling of wheat seedlings induced by chitosan: Revelation of the enhanced carbon and nitrogen metabolism // Front. Plant Sci. 2017. V. 8. P. 2017.
18. El Hadrami A., Adam L.R., El Hadrami I. et al. Chitosan in plant protection // Mar. Drugs. 2010. № 4. P. 968–987.

19. *Hidangmayum A., Dwivedi P., Katiyar D. et al.* Application of chitosan on plant responses with special reference to abiotic stress // *Physiol. Mol. Biol. Plants*. 2019. № 2. P. 313–326.
20. *Iriti M., Picchi V., Rossoni M. et al.* Chitosan anti-transpirant activity is due to abscisic acid-dependent stomatal closure // *Environ. Exp. Bot.* 2009. № 3. P. 493–500.
21. *Ivanova D.G., Yaneva Z.L.* Antioxidant Properties and Redox-Modulating Activity of Chitosan and Its Derivatives: Biomaterials with Application in Cancer Therapy // *Biores. Open Access*. 2020. № 1. P. 64–72.
22. *Babaoglu Aydaş S., Ozturk S., Aslim B.* Phenylalanine ammonia lyase (PAL) enzyme activity and antioxidant properties of some cyanobacteria isolates // *Food Chem.* 2013. № 1. P. 164–169.
23. *Sayed M., Khodary S.E.A., Ahmed E.S. et al.* Elicitation of flavonoids by chitosan and salicylic acid in callus of *Rumex vesicarius* L. // *Acta Hort.* 2017. V. 1187. P. 165–176.
24. *El-Tantawy E.M.* Behavior of tomato plants as affected by spraying with chitosan and aminofort as natural stimulator substances under application of soil organic amendments // *Pakistan J. Biol. Sci.* 2009. № 17. P. 1164–1173.
25. *Khan W.M., Prithiviraj B., Smith D.L.* Effect of foliar application of chitin and chitosan oligosaccharides on photosynthesis of maize and soybean // *Photosynthetica*. 2002. № 4. P. 621–624.
26. *Phothi R., Theerakarunwong C.D.* Effect of chitosan on physiology, photosynthesis and biomass of rice (*Oryza sativa* L.) under elevated ozone // *Aust. J. Crop Sci.* 2017. № 5. P. 624–630.
27. *El-Sayed I.M., Salim R.G., El-Haggag E.F. et al.* Molecular characterization and positive impact of brassinosteroids and chitosan on *Solidago canadensis* cv. Tara characteristics // *Horticulturae*. 2020. № 4. P. 1–18.
28. *Bratskaya S.Y., Pestov A.V., Yatluk Y.G. et al.* Heavy metals removal by flocculation/precipitation using N-(2-carboxyethyl)chitosans // *Colloids and Surfaces A: Physicochem. Eng. Asp.* 2009. № 1–3. P. 140–144.
29. *Sokovnin S.Y., Balezin M.E., Puzyrev I.S. et al.* Sorbents based on N-(2-carboxyethyl)chitosan cross-linked by nanosecond electron beams // *Russ. Chem. Bull.* 2009. № 6. P. 1172–1179.
30. *Khamidullina L.A., Cherepanova O.E., Tobysheva P.D. et al.* Activation effect of  $\beta$ -alanine and chitosan derivative on *A. glycyphyllos* and *A. membranaceus* seed germination and seedling growth and development // *Agron. Res.* 2021. № 2. P. 484–495.
31. *Xu D., Li H., Lin L. et al.* Effects of carboxymethyl chitosan on the growth and nutrient uptake in *Prunus davidiana* seedlings // *Physiol. Mol. Biol. Plants*. 2020. № 4. P. 661–668.
32. *Khamidullina L.A., Tobysheva P.D., Rybina E.A. et al.* Plant growth biostimulants based on synthetic polyaminosaccharides // 2<sup>nd</sup> International Scientific Conference “Plants and Microbes: The Future of Biotechnology”. Saratov, 2020.
33. *Acemi A., Polat E.G., Çakir M. et al.* Molecular Weight and Concentration of Chitosan Affect Plant Development and Phenolic Substance Pattern in Arugula // *Not. Bot. Horti Agrobot. Cluj-Napoca*. 2021. № 2. P. 1–12.
34. *Dzung N.A., Khanh V.T.P., Dzung T.T.* Research on impact of chitosan oligomers on biophysical characteristics, growth, development and drought resistance of coffee // *Carbohydr. Polym.* 2011. № 2. P. 751–755.
35. *Majda M., Robert S.* The role of auxin in cell wall expansion // *Int. J. Mol. Sci.* 2018. № 4. 951.
36. *Lopez-Moya F., Escudero N., Zavala-Gonzalez E.A. et al.* Induction of auxin biosynthesis and WOX5 repression mediate changes in root development in Arabidopsis exposed to chitosan // *Sci. Rep.* 2017. № 1. 16813.
37. *Kolesnikova T., Puzyrev I., Khamidullina L. et al.* Chitosan derivatives: between nutrition and drug // 4th Russian Conference on Medicinal Chemistry with international participants “MedChem Russia 2019”. Ekaterinburg, 2019.