

Перевод на английский язык <https://vavilov.elpub.ru/jour>

## Хитозан и его производные как перспективные средства защиты растений

А.Б. Щербань

Курчатовский геномный центр ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия

✉ atos@bionet.nsc.ru

**Аннотация.** В современных условиях прирост урожайности сельскохозяйственных культур обеспечивается не за счет расширения площадей их возделывания, а главным образом благодаря внедрению передовых технологий. Наиболее эффективная стратегия включает создание генетически устойчивых к неблагоприятным факторам и продуктивных сортов в сочетании с использованием разнообразных средств защиты растений. Однако традиционные, химические, средства защиты, несмотря на эффективность, имеют существенные недостатки: загрязнение окружающей среды, нарушение экологии, токсичность для человека. В последнее время все больше внимания привлекают биологические (на основе природных соединений) средства защиты растений – они лишены этих недостатков, при этом могут быть не менее эффективными. К таким средствам относится хитозан – продукт деацетилирования хитина, одного из наиболее распространенных в природе полисахаридов. Высокая биологическая активность, биосовместимость и безопасность хитозана определяют широту и эффективность его применения в медицине, промышленности и агробиологии. В обзоре рассмотрены механизмы действия хитозана в качестве биопестицида, включающие как прямое подавляющее воздействие на патогены, так и индукцию внутренних защитных систем растения в результате связывания хитозана поверхностными рецепторами клеток. На множестве растительных объектов показано влияние хитозана на формирование устойчивости к основным классам патогенов: грибам, бактериям и вирусам. Кроме того, в работе оценены способы применения хитозана, включающие обработку семян, листьев, плодов, почвы, а также соответствующие этим методам специфические биологические эффекты. Отдельный раздел посвящен средствам защиты на основе хитозана, полученным как путем его химической модификации, так и с помощью комбинирования тех или иных молекулярных форм с различными веществами, усиливающими его антипатогенное действие. Представленные в обзоре данные дают представление о хитозане и его производных как об эффективных и перспективных средствах защиты растений и биостимуляторах. Ключевые слова: средства защиты растений; пестицид; хитозан; новохизоль; патоген; устойчивость; урожайность.

**Для цитирования:** Щербань А.Б. Хитозан и его производные как перспективные средства защиты растений. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2023;27(8):1010-1021. DOI 10.18699/VJGB-23-116

## Chitosan and its derivatives as promising plant protection tools

A.B. Shcherban

Kurchatov Genomic Center of ICG SB RAS, Novosibirsk, Russia

✉ atos@bionet.nsc.ru

**Abstract.** In modern conditions, the increase in the yield of agricultural crops is provided not by expanding the areas of their cultivation, but mainly by introducing advanced technologies. The most effective strategy for this purpose is the development of genetically resistant and productive cultivars in combination with the use of a variety of plant protection products (PPPs). However, traditional, chemical PPPs, despite their effectiveness, have significant drawbacks, namely, pollution of environment, ecological damage, toxicity to humans. Recently, biological PPPs based on natural compounds have attracted more attention, since they do not have these disadvantages, but at the same time they can be no less effective. One of such agents is chitosan, a deacetylation product of chitin, one of the most common polysaccharides in nature. The high biological activity, biocompatibility, and safety of chitosan determine the breadth and effectiveness of its use in medicine, industry, and agrobiology. The review considers various mechanisms of action of chitosan as a biopesticide, including both a direct inhibitory effect on pathogens and the induction of plant internal defense systems as a result of chitosan binding to cell surface receptors. The effect of chitosan on the formation of resistance to the main classes of pathogens: fungi, bacteria, and viruses has been shown on a variety of plant objects. The review also discusses various ways of using chitosan: for the treatment of seeds, leaves, fruits, soil, as well as its specific biological effects corresponding to these ways. A separate chapter is devoted to protection products based on chitosan, obtained by its chemical modifications, or by means of combining of a certain molecular forms of chitosan with various substances that enhance its antipathogenic effect. The data presented in the review generally give an idea of chitosan and its derivatives as very effective and promising plant protection products and biostimulants.

Key words: plant protection products; pesticide; chitosan; novohizol; pathogen; resistance; yield.

**For citation:** Shcherban A.B. Chitosan and its derivatives as promising plant protection tools. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2023;27(8):1010-1021. DOI 10.18699/VJGB-23-116

## Введение

Интенсивный рост народонаселения планеты ставит перед сельским хозяйством глобальную проблему повышения урожайности основных возделываемых культур растений. Однако потери урожая в результате воздействия многочисленных био- и абиотических факторов могут быть значительными. Особую актуальность представляет контроль над различными патогенами – бактериями, вирусами, грибами, которые не только снижают урожайность, но и ухудшают качество растительной продукции в результате накопления токсинов и других метаболитов в ходе инфекционного процесса. Длительное время этот контроль осуществлялся через использование химических пестицидов, которые охватывают широкий диапазон вредителей, удобны в применении и имеют низкую стоимость. Однако наряду с этим они сильно загрязняют окружающую среду и негативно влияют на здоровье человека (Igbedioh, 1991). Кроме того, их накопление в окружающей среде и живых организмах может приводить к необратимым последствиям в экосистемах и снижению биоразнообразия (Yasmin, D'Souza, 2010). Действие химических средств защиты растений может быть значительно ослаблено из-за появления резистентных к ним форм патогенов, что вызывает необходимость увеличения нормы применения этих средств или создания новых (Kumaraswamy et al., 2018).

Другое направление включает создание новых сортов растений, генетически устойчивых к стрессовым факторам и имеющих повышенную урожайность в различных условиях внешней среды. Хотя этот способ защиты является наиболее надежным и эффективным, эффект его применения может быть временным в связи с появлением новых агрессивных форм патогенов. Характерный пример – возникновение новой расы стеблевой ржавчины Uganda 99, опасного грибного патогена злаковых культур (Singh et al., 2011). К тому же существует риск переноса из других районов таких форм вредителей, к которым те или иные сорта оказываются восприимчивыми.

По-видимому, наиболее эффективной стратегией защиты растений следует считать сочетание методов формирования генетической устойчивости с применением биостимуляторов, или биопестицидов, которые в отличие от химических пестицидов не вызывают загрязнения среды, изменений экосистем и негативного влияния на здоровье человека, при этом не менее эффективны (Тютереv, 2014). За последние десятилетия разработан целый ряд биостимуляторов, используемых для контроля процессов роста и развития растений, увеличения их продуктивности, а также снижения чувствительности к патогенам (Rouphael,

Colla, 2020). Среди них особое место занимает хитозан – продукт переработки хитина, второго по распространенности после целлюлозы природного биополимера.

Цель данного обзора заключается в анализе накопленных научных данных об эффективности использования хитозана и его производных для контроля заболеваний растений и увеличения их продуктивности. Обсуждаются механизмы индукции резистентности растений к стрессовым факторам под влиянием этих средств защиты растений.

## Хитозан

Предшественником хитозана является хитин – биополимер группы азотсодержащих полисахаридов, состоящий из N-ацетил-D-глюкозамина и D-глюкозамина (рис. 1). Хитин образует наружный скелет большинства беспозвоночных, а также входит в состав клеточных стенок грибов, дрожжей и водорослей, составляя в качестве структурного полисахарида до 16 % сухого веса организма (Muzzarelli, 2010).

Использование хитозана началось с 80-х гг. прошлого века – с тех пор появилось множество работ, посвященных его применению в химии, медицине и агробиологии (Rinaudo, 2006; Malerba, Cerana, 2016) благодаря уникальным физико-химическим свойствам: биосовместимости, нетоксичности и биodeградации. Некоторые организмы, как например зигомицеты, способны к синтезу хитозана в значительных количествах, что позволяет их использовать для получения этого ценного производного хитина в различных сферах биотехнологии (Karimi, Zamani, 2013).

В промышленности хитозан, как правило, получают из хитина путем деацетилирования в ходе химического процесса с использованием NaOH (Скрябин и др., 2002). Продукты этого процесса гетерогенны по степени деацетилирования, молекулярной массе и другим химическим показателям, что определяет различия их физических свойств (вязкость, растворимость), от которых в свою очередь зависят возможности применения хитозана и его биологические эффекты (Orzali et al., 2017). В медицине его успешно применяют для регенерации тканей благодаря способности образовывать эластичные биопленки на раневой поверхности; также его используют при создании лекарственных препаратов антикоагулянтного и антисклеротического действия (Скрябин и др., 2002; Chen et al., 2021). Другие сферы применения: косметология, пищевая промышленность, очистка сточных вод, защита окружающей среды (Morin-Crini et al., 2019). Во многих странах хитозан и его производные длительное время

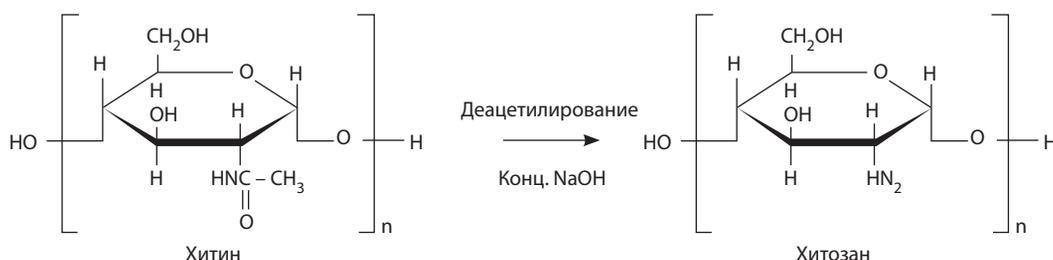


Рис. 1. Структура хитина и его производного – хитозана.

используют в качестве биостимуляторов, повышающих продуктивность растений и их резистентность к патогенам (Тютерев, 2015). Все эти эффекты хитозана наряду с его доступностью и сравнительно невысокой стоимостью делают его применение в качестве биологического средства защиты растений экономически выгодным и обоснованным (Xing et al., 2015).

### Хитозан как индуктор иммунитета растений

Индукция внутреннего механизма защиты растений от патогенов представляет собой эффективную и безопасную альтернативу химическим методам защиты. Известно, что ряд веществ могут в качестве элиситоров усиливать резистентность к патогенам (Gaffney et al., 1993; Malerba, Cerana, 2016). Полисахарид хитозан – один из наиболее эффективных стимуляторов резистентности (Falcón-Rodríguez et al., 2012). Механизм его действия пока недостаточно изучен. Предполагается связывание хитозана с трансмембранными клеточными рецепторами, которые в настоящий момент не идентифицированы. Также не выявлены протеинкиназные каскады, передающие сигнал от рецепторов транскрипционным факторам или генам защиты. Были предложены различные модели для объяснения роли хитозана в иммунитете растений (Orzali et al., 2017). Наиболее распространенная модель предполагает индукцию хитозаном неспецифической PAMP (pathogen-associated molecular pattern) – системы иммунитета, которая включает ряд взаимосвязанных сигнальных каскадов (Тютерев, 2002; Tang et al., 2012).

Центральную роль в этой системе играют гормональные пути, ассоциированные с синтезом салициловой и жасмоновой кислот (СК и ЖК). В частности, активируется октадеканойдный путь, приводящий к накоплению в тканях ЖК (Ishiguro et al., 2001). Данный гормон наряду с СК активирует гены защиты, кодирующие разнообразные PR-белки (pathogenesis related) (Reinbothe et al., 2009). Другой путь инициируется накоплением свободных радикалов кислорода (ROS, reactive oxygen species), которые образуются в тканях на самом раннем этапе стресса. Помимо прямого токсического воздействия на патогены ROS функционируют как клеточные сигнальные молекулы, запускающие защитные реакции растений, такие как укрепление клеточной стенки, синтез гормонов и запрограммированная гибель клеток (Grant, Loake, 2000). В развитии системной устойчивости также задействован сигнальный путь оксида азота (NO), который активирует ранний защитный ответ, включая реакцию гиперчувствительности, формирование каллозного слоя и экспрессию ряда белков: PR-1 и PR-5, хитиназы (CHI), полифенолоксидазы (PPO), пероксидазы (POX), супероксиддисмутазы (SOD), каталазы (CAT) и фенилаланин-аммоний-лиазы (PAL) (Manjunatha et al., 2008, 2009). PPO, POX, SOD и CAT являются основными ферментами, нейтрализующими избыток радикалов кислорода (Elsharkawy et al., 2022). PAL участвует в биосинтезе фенольных соединений, имеющих защитную функцию, таких как флавоноиды, фенилпропаноиды и лигнин (Arpert et al., 1994).

В результате обработки хитозаном в тканях растений накапливаются фитоалексины – низкомолекулярные антибиотические вещества (Hadwiger, 2013). Также индуци-

руется синтез каллозы – полисахарида, который откладывается в клеточной стенке и служит барьером для проникновения патогенных организмов (Köhle et al., 1985; Conrath et al., 1989). Этой же цели служит процесс лигнификации, усиливающийся под воздействием хитозана (Hirano et al., 1999). В частности, показано, что формирование структурных барьеров на пути патогена служит основной реакцией растения на хитозан у томата *Solanum lycopersicum* L. (Benhamou et al., 2001). Под влиянием хитозана усиливается подавление протеолитических ферментов, выделяемых патогенами для проникновения в ткани растения (Peña-Cortes et al., 1988). Эффект воздействия хитозана проявляется и в редукции размера устьиц в результате снижения их чувствительности к свету (Lee et al., 1999). Возможно, этот эффект связан с гормональной активностью ЖК, сходной с таковой у абсцисовой кислоты, которая выступает ключевым регулятором процесса транспирации (Sembdner, Parthier, 1993). Другие авторы выявили роль хитозана в биосинтезе куркумина – мощного природного антиоксиданта, депонируемого в корневой ткани у куркумы *Curcuma longa* L. (Sathiyabama et al., 2016). Таким образом, был установлен широкий спектр регуляторных эффектов, усиливающих иммунитет растений при обработке хитозаном (рис. 2, а).

Помимо элиситорного действия на клетки растения хитозан способен оказывать прямое воздействие на патогены.

### Механизмы антипатогенного действия хитозана

Хитозан проявляет разнообразие антипатогенной активности, которая зависит, с одной стороны, от его химических свойств и способа получения, а с другой, от особенностей растения-хозяина и условий внешней среды. В некоторых работах олигомерные формы хитозана (пента- или гептамеры) проявляли более высокую фунгицидную активность по сравнению с более крупными молекулами (Rabea et al., 2003), тогда как в других, наоборот, повышение антипатогенного эффекта наблюдалось с увеличением молекулярного веса (Kulikov et al., 2006).

В отличие от природного хитина, молекулы которого не заряжены и не имеют антимикробного действия, хитозан имеет положительный заряд. Согласно одной из моделей, в результате электростатического взаимодействия молекул хитозана с отрицательно заряженными поверхностями клеток патогена происходят повышение проницаемости плазматических мембран и деструкция клеточной стенки (Je, Kim, 2006). Другой механизм предполагает образование непроницаемого полимерного слоя хитозана на поверхности клеток, препятствующего поглощению нутриентов и одновременно экскреции метаболитов в межклеточное пространство (Xing et al., 2015). Хитозан также способен хелатировать ионы металлов и некоторые питательные вещества, необходимые для развития бактерий или грибов, тем самым ингибируя размножение последних и выработку ими токсинов (El Hadrami et al., 2010; Xing et al., 2015). В ряде работ отмечено ингибирующее воздействие хитозана на различные стадии развития патогена (Rabea et al., 2005; Meng et al., 2010; Reglinski et al., 2010; Badawy, Rabea, 2011). Механизмы антипатогенного действия хитозана представлены на рис. 2, б.

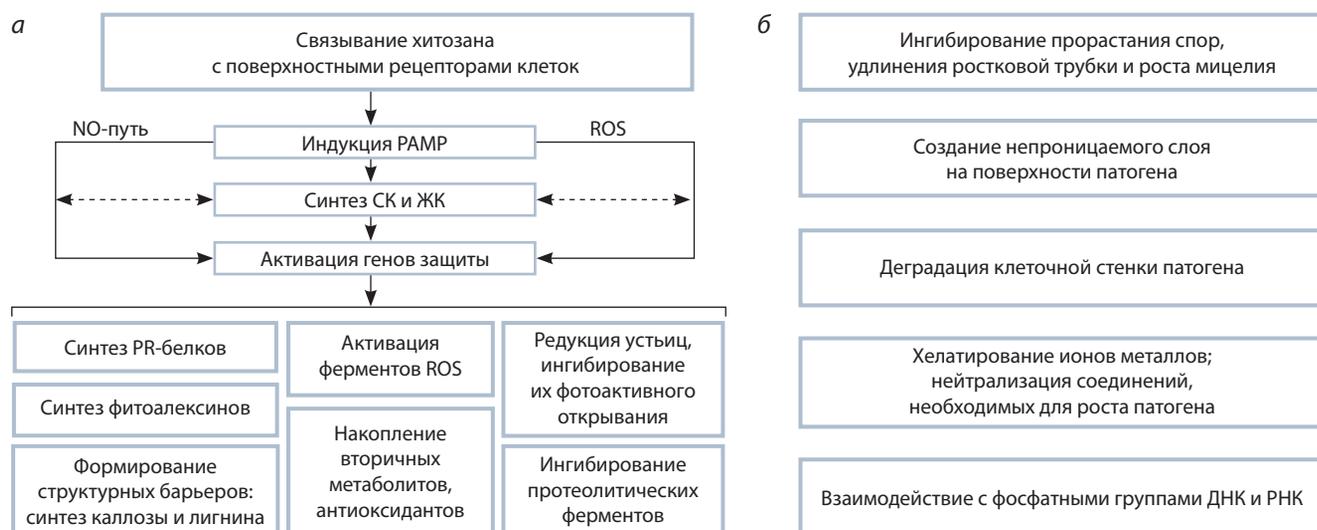


Рис. 2. Воздействие хитозана на защитные механизмы растения (а) и его антипатогенные эффекты (б).

### Применение хитозана для защиты от различных патогенов

В связи с изменением климата за последние 10–15 лет наблюдается все более интенсивное развитие различных инфекционных заболеваний основных культур растений, что приводит к значительному падению их урожайности и снижению качества продукции. Самые широко распространенные – грибные болезни, на долю которых приходится более 80 % всех заболеваний сельскохозяйственных растений (Гарибова, Сидорова, 1997). Так, например, мягкую пшеницу *Triticum aestivum* L. ( $2n = 42$ ) могут поражать 25 грибных заболеваний, включая головневые, ржавчинные и корневые гнили. Потери урожая от этих заболеваний в отдельных очагах распространения могут достигать 70 % и более (Singh et al., 2011).

В условиях *in vitro* показано фунгицидное действие хитозана против целого ряда патогенных грибов, представителей родов *Botrytis*, *Alternaria*, *Colletotrichum*, *Rhizoctonia* и др. (Orzali et al., 2017). При этом продемонстрировано супрессивное воздействие хитозана на различные стадии развития гриба: рост мицелия, стадию споруляции, жизнеспособность спор и эффективность их прорастания, способность гриба продуцировать факторы вирулентности (Badawy, Rabea, 2011). Например, хитозан полностью ингибировал прорастание спор и мицелиальный рост у *Alternaria kikuchiana* S. Tanaka и *Physalospora piricola* Nose (Meng et al., 2010). Кроме того, у винограда он эффективно подавлял рост мицелия гриба *Botrytis cinerea* Pers. в культуре, а также на листьях и гроздьях плодов (Reglinski et al., 2010). Е.И. Рабееа и коллеги сообщали о повышенной фунгицидной активности 24 химически модифицированных производных хитозана по сравнению с обычным хитозаном на модели радиального роста гиф грибов *B. cinerea* и *Pyricularia grisea* (2005). Другие авторы показали, что хитозан способен проникать через плазматическую мембрану *Neurospora crassa* Shear и вызывать гибель клеток в результате нарушения энергетического баланса (Palma-Guerrero et al., 2009). Продемонстрировано повышение устойчивости томата

к альтернариозу под действием хитозана (Байрамбеков и др., 2012). Его эффективность в борьбе с возбудителем антракноза (*Colletotrichum* sp.) у огурцов сравнима с химическими фунгицидами (Dodgson J.L.A., Dodgson W., 2017). Обработка хитозаном растений мягкой пшеницы до их инфицирования грибным патогеном *Fusarium graminearum* Schwabe, возбудителем фузариозной гнили, значительно снижает количество пораженных колосьев (Kheigi et al., 2016). У этой же культуры определено влияние хитозана на устойчивость к другому опасному грибному заболеванию – бурой листовой ржавчине, вызываемой *Puccinia triticina* Erikss. (Elsharkawy et al., 2022).

Хитозан и его производные ингибируют рост различных бактерий (Fei Liu et al., 2001; Wiśniewska-Wrona et al., 2007; Rabea, Steurbaut, 2010; Badawy et al., 2014). Однако последние менее чувствительны к действию хитозана нежели грибы (Kong et al., 2010). Его минимальная ингибиторная концентрация варьирует от 0.05 до 0.1 % в зависимости от вида бактерий, молекулярного веса хитозана и pH раствора (Katiyar et al., 2014). Некоторые исследователи показали более сильное влияние хитозана на грамположительные бактерии по сравнению с грамотрицательными (No et al., 2002; Tayel et al., 2010). Это можно объяснить тем, что последние формируют дополнительную наружную мембрану, которая непроницаема для высокомолекулярного хитозана (Xing et al., 2015). Однако, как показано в других работах, при определенных условиях (pH, содержание катионов  $Mg^{2+}$ ) хитозан способен преодолевать этот барьер, делая грамотрицательные бактерии более чувствительными к своему действию (Helander et al., 2001). Хитозан негативно влияет на рост целого ряда патогенных бактерий, включая *Xanthomonas* (Li et al., 2008), *Pseudomonas syringae* van Hall (Mansilla et al., 2013), *Agrobacterium tumefaciens* (Smith et Townsend) Conn. и *Erwinia carotovora* (Jones) Waldee (Badawy et al., 2014). Также показана антимикробная активность производных хитозана в отношении *Escherichia coli* Migula и *Staphylococcus aureus* Rosenbach (Su et al., 2009).

Ряд работ посвящены антивирусным эффектам хитозана (Su et al., 2009). У растений хитозан индуцирует устойчивость к вирусным заболеваниям, препятствуя распространению вирусов и вирионов, так что у большинства обработанных растений не развивается системная вирусная инфекция (Chirkov, 2002). Установлено, что хитозан усиливает экспрессию РНКаз, которые связаны с развитием резистентности к вирусу X картофеля (PVX), подавляя его репликацию в клетках (Iriti, Varoni, 2015). Обработанные хитозаном растения томата не только проявляют устойчивость к вирусу мозаики томата, но и повышенный вегетативный рост (Abd El-Gawad, Bondok, 2015). Также хитозан эффективно подавляет развитие вируса мозаики люцерны (AIMV), табака (TMV) и кабачков (SMV) (Nagorskaya et al., 2014). При этом уровень супрессии вирусной инфекции варьирует в зависимости от молекулярного веса хитозана. Низкомолекулярный хитозан подавляет формирование локальных некрозов, вызываемых TMV, на 50–90 % (Davydova et al., 2011).

Примеры действия хитозана против различных патогенов растений приведены в таблице. Индуцируемая хитозаном реакция защиты зависит не только от вида растения или патогена, но также условий и способа его применения.

## Способы применения хитозана

### Обработка семян

Существует много примеров влияния обработки семян на устойчивость растений к инфекциям (Benhamou et al., 1994; Algam et al., 2010; Amini, 2015). В большинстве случаев наибольшую эффективность демонстрировал низкомолекулярный хитозан (Orzali et al., 2017). Механизмы повышения резистентности при этом различаются в зависимости от возбудителя. Так, показано, что обработка семян жемчужного проса 4 % раствором хитозана на 48 % повышает устойчивость к ложной мучнистой росе, вызываемой оомицетом *Sclerospora graminicola* (Sacc.) J. Schröt (Sharathchandra et al., 2004). При этом установлено усиление экспрессии ряда белков, связанных с сигнальным NO-путем (см. выше). Аналогичный эффект обработки семян обнаружен у подсолнечника по отношению к возбудителю ложной мучнистой росы *Plasmopara halstedii* (Farl.) Berl. et de Toni (Nandeeshkumar et al., 2008). Обработка хитозаном семян пшеницы *T. aestivum* увеличивала устойчивость к облигатным фитопатогенам за счет накопления фенольных соединений и лигнификации клеточных стенок на следующих после прорастания стадиях развития растения (Bhaskara Reddy et al., 1999). Усиление процесса лигнификации установлено при обработке хитозаном семян чилийского перца, что увеличивало выживаемость проростков, инфицированных возбудителем антракноза (Photchanachai et al., 2006). Обработка семян хитозаном индуцировала резистентность у тетраплоидной пшеницы *Triticum durum* Desf. к возбудителю фузариоза *F. graminearum* (Orzali et al., 2014). При этом анализ тканей растений показал увеличение активности ферментов: гваякол-зависимой пероксидазы (POD), аскорбат-зависимой пероксидазы (APX), а также PPO и PAL.

Кроме антипатогенного воздействия эффект обработки семян хитозаном основывается на усилении метаболических процессов. Так, вымачивание семян пшеницы в растворе хитозана (в форме поли- или олигомера) увеличивало длину стебля и корней у проростков спустя 6 дней после обработки (Krivtsov et al., 1996). Впоследствии эти данные подтверждены китайскими учеными, которые обнаружили, что обработка низкомолекулярным хитозаном увеличивает энергию прорастания семян пшеницы, а также жизнеспособность, биомассу и урожайность растений, что связано с ускоренным метаболизмом углерода и азота (Zhang et al., 2017).

### Обработка почвы

Предполагается, что добавление хитозана в почву улучшает ее структуру, а также способствует увеличению объема полезных почвенных микроорганизмов. Есть данные о повышении популяции актиномицетов и псевдомонад, а также *Bacillus subtilis* в почвах, обработанных хитозаном (Mulawarman et al., 2001). Последний также благоприятно воздействует на развитие микоризных грибов (Park, Chang, 2012). Кроме того, хитозан способен химически нейтрализовать токсичные вещества, пестициды и удобрения (Xing et al., 2015). Положительное влияние хитозана в почве включает и индукцию в растениях механизмов защиты от почвенных патогенов. Например, у томата наблюдалось значительное ингибирование патогенного гриба *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici* и нематоды *Meloidogyne javanica* Treub в результате деполяризации мембран корневых клеток, продуцирующих гормоны, сигнальные липиды и различные защитные вещества, включая фенольные соединения (Suarez-Fernandez et al., 2020). Однако в другой работе показано, что обработка хитозаном корней не влияла на развитие фузариоза у чувствительных сортов сельдерея, но эффективно снижала проявления заболевания у толерантного сорта (Bell et al., 1998).

Хитозан, применяемый в качестве почвенного дренажа, контролировал у томата развитие бактериального патогена *Ralstonia solanacearum* Smith как в результате прямого воздействия на патоген, так и благодаря элиситорным эффектам, таким как синтез СНИ и В-2,3-глюканазы (GLU) – фермента, расщепляющего крупные полисахариды (Algam et al., 2010). Почвенная обработка хитозаном эффективно контролировала развитие фитофтороза у сладкого перца (Kim et al., 1997) и клубники (Eikemo et al., 2003). У финиковой пальмы хитозан активировал в клетках корней такие ферменты, как POD и PPO, а также продукцию гидроксикоричной кислоты, которая способствует резистентности к *F. oxysporum* f. sp. *albedinis* (Hassni et al., 2004). В ряде работ отмечена высокая эффективность хитозана, внесенного в почву для борьбы с нематодами различных видов, при этом его действие снижало численность популяции нематоды, массу яиц и степень поражения корней (Khalil, Badawy, 2012; El-Sayed, Mahdy, 2015).

### Обработка листьев

Обработку вегетирующих растений хитозаном применяли для многих видов в различных целях. Например, у ячменя *Hordeum vulgare* L. она вызывала окислительный

## Защитные действия хитозана у растений

Растение-хозяин	Патоген	Эффекты	Литературный источник
<b>Грибные патогены</b>			
Твердая пшеница	<i>F. graminearum</i>	Активация генов защиты ( <i>PAL</i> , <i>POD</i> ) и накопление фенольных соединений	Orzali et al., 2014
Мягкая пшеница	<i>F. graminearum</i>	Накопление лигнина и фенолов	Bhaskara Reddy et al., 1999
Просо	<i>A. kikuchiana</i>	Активация ферментов ROS	Meng et al., 2010
Жемчужное просо	<i>S. graminicola</i>	Повышение уровня оксида азота (NO), активация ранних генов защиты ( <i>PR-1</i> ), синтез каллозы	Manjunatha et al., 2008, 2009
Подсолнечник	<i>P. halstedii</i>	Активация генов защиты ( <i>PR-1a</i> , <i>CHI</i> , <i>POX</i> , $\beta$ -1,3-глюканазы и др.)	Nandeeshkumar et al., 2008
Томат черри	<i>A. alternata</i>	Активация генов защиты ( <i>PPO</i> , <i>POD</i> , <i>PAL</i> )	Chen et al., 2014
Сладкий перец	<i>B. cinerea</i>	Ингибирование ростковой трубки гриба, супрессия полигалактуроназы	Ghaouth et al., 1997
Морковь	<i>S. sclerotiorum</i>	Деструкция плазматической мембраны патогена, активация генов защиты ( <i>POX</i> , <i>PPO</i> )	Qing et al., 2015
Перец чили	<i>Colletotrichum</i> sp.	Накопление лигнина	Photchanachai et al., 2006
Виноград	<i>B. cinerea</i>	Активация генов защиты ( <i>PAL</i> и др.)	Reglinski et al., 2010
Огурец	<i>P. aphanidermatum</i>	Формирование структурных барьеров и активация генов защиты	Ghaouth et al., 1994
Личи	<i>P. litchii</i>	Накопление лигнина, увеличение экспрессии генов <i>CHI</i> и <i>APX</i>	Jiang et al., 2018
Персик	<i>M. fructicola</i>	Увеличение экспрессии генов <i>POX</i> и <i>GLU</i>	Ma et al., 2013
Финиковая пальма	<i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>albedinis</i>	Активация генов защиты ( <i>POX</i> , <i>PPO</i> ) и накопление фенольных соединений	Hassni et al., 2004
Картофель	<i>V. dahlia</i>	Подавление роста гриба	Amini, 2015
	<i>P. infestans</i>	Накопление СК, активация <i>PAL</i> и др.	Zheng et al., 2021
	<i>A. solani</i>	Деградация клеточной стенки патогена (активация <i>CHI</i> )	Abd El-Kareem, Haggag, 2014
Томат	<i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>radicis-lycopersici</i>	Индукция гормонов (СК, ЖК, абсцизовой кислоты), накопление фенольных соединений и других стресс-индуцируемых метаболитов	Suarez-Fernandez et al., 2020
	<i>B. cinerea</i>	Синтез каллозы, накопление ЖК, экспрессия <i>Avr9/cf-9</i>	De Vega et al., 2021
	<i>P. expansum</i>	Деструкция мембран спор, активация генов защиты	Liu et al., 2007
<b>Бактериальные патогены</b>			
Абрикос	<i>B. seminalis</i>	Деструкция мембраны патогена, лизис бактерий	Lou et al., 2011
Томат	<i>R. solanacearum</i>	Активация генов защиты <i>CHI</i> и <i>GLU</i>	Algam et al., 2010
Дыня	<i>A. citrulli</i>	Деструкция мембраны патогена, лизис бактерий	Li et al., 2013b
<b>Вирусы</b>			
Картофель	PVX (вирус X)	Увеличение экспрессии РНКаз	Iriti, Varoni, 2015
Табак	TMV (вирус мозаики)	Увеличение активности гидролаз, морфологическая деструкция вируса	Nagorskaya et al., 2014
	TNV (вирус некроза)	Накопление каллозы, микроокислительные взрывы, реакция гиперчувствительности	Iriti et al., 2006
Томат	ToMV (вирус мозаики)	Усиление вегетативного роста растений, синтез антиоксидантов (аскорбиновой кислоты)	Abd El-Gawad, Bondok, 2015
<b>Нематоды</b>			
Томат	<i>M. incognita</i>	Прямое воздействие на паразита	Khalil, Badawy, 2012
	<i>M. javanica</i>	Усиление вегетативного роста растений, прямое воздействие на паразита	El-Sayed, Mahdy, 2015

взрыв и наработку фенольных соединений в листьях, что создавало неблагоприятную среду для распространения грибов (Faoro et al., 2008). Такие процессы, как накопление каллозы, микроокислительные взрывы, реакция гиперчувствительности, развивались и при обработке листьев, что обеспечивало его устойчивость к TNV (Iriti et al., 2006). В другом исследовании были изучены эффекты препаративных форм хитозана в подавлении мучнистой росы у винограда (Iriti, Varoni, 2015). У томата обработка листьев раствором хитозана вызывала резистентность к патогенному грибу *B. cinerea* (De Vega et al., 2021). Эта резистентность коррелировала с отложением каллозы в местах инфицирования, аккумуляцией ЖК и экспрессией элиситорного белка Avr9/cf-9.

В листьях огурца хитозан активировал ряд защитных реакций против оомицета *Pythium aphanidermatum* (Edson) Fitzp., включающих индукцию защитных барьеров (см. выше), стимуляцию СН1, хитозаназы и GLU (Ghauoth et al., 1994). Эффект препаратов хитозана против гриба *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary при листовой обработке картофеля проявлялся в увеличении содержания полифенолов в тканях растений и подавлении роста возбудителя (Zheng et al., 2021). У того же вида аналогичный эффект продемонстрирован против возбудителя раннего фитофтороза *Alternaria solani* Sorauer (Abd El-Kareem, Haggag, 2014). У риса выявлено несколько механизмов ингибирования бактериальных патогенов с помощью обработки листьев растений хитозаном: с одной стороны, прямое воздействие, вызывающее лизис мембран клеток и деструкцию бактериальных биопленок, с другой, увеличение продукции защитных белков растения, включая белки окислительного стресса (пероксидазы и оксидазы), PAL и др. (Li et al., 2013a; Stanley-Raja et al., 2021). Все эти механизмы в совокупности обеспечивали устойчивость риса к таким патогенным бактериям, как *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* и *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola*, возбудителям бактериального фитофтороза и полосатости листьев соответственно. Положительное влияние обработки листьев на резистентность показано и на других растительных объектах (Reglinski et al., 2010; Lou et al., 2011; Li et al., 2013b).

### Обработка плодов

Обработка плодов биостимуляторами представляет большой интерес в связи с проблемой толерантности многих патогенов, развивающихся на плодах после сбора урожая, к обычным химическим пестицидам, а также из-за токсичности последних для человека. Как продемонстрировано, хитозан уменьшает интенсивность дыхания, продукцию этилена – гормона старения, потерю влаги, тем самым способствуя длительному сохранению качества фруктов и овощей (Li, Yu, 2001). Так, у плодов сладкого перца под действием хитозана снижается продукция мацерирующих ферментов клеточных стенок, разрушающих пектины и целлюлозу (Ghaouth et al., 1997). В плодах томатов черри хитозан и его комплекс с метилжасмонатом усиливают активность PPO, POD и PAL в присутствии гриба *Alternaria alternata* (Fr.) Keissl. (Chen et al., 2014). Плоды папайи, обработанные только хитозаном или хитозаном в комплексе с растительными экстрактами, сохраняют устойчивость

к возбудителю антракноза (Bautista-Baños et al., 2003). Обработка плодов личи кадозаном (новой формуляцией хитозана) эффективно уменьшает их чувствительность к фитофторозу за счет увеличения активности СН1, GLU, APX, а также накопления лигнина в процессе хранения (Jiang et al., 2018). Хитозановая обработка подавляет грибы *B. cinerea* и *Penicillium expansum* Link (возбудители серой и голубой плесени соответственно) в ходе хранения плодов томата посредством прямого фунгицидного механизма, включающего деструкцию оболочки спор, а также за счет высокой активности PPO и POD в тканях плодов (Liu et al., 2007).

Результаты другого исследования показали, что комбинация хитозана с пчелиным воском и эфирным маслом лайма оказывает фунгицидное действие на *Rhizopus stolonifer* (Ehrenb.) Vuill., ингибируя рост мицелия, прорастание спор и споруляцию этого гриба у картофеля (Ramos-García et al., 2012). W. Qing и коллеги оценили влияние хитозана на контроль *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary (склеротиниозная гниль) у моркови (2015). В результате были установлены различные антипатогенные эффекты, включающие повреждение плазматических мембран, перекисное окисление липидов и потерю белка наряду с повышением активности PPO и POD в тканях плодов. Другие авторы показали, что вымачивание собранных плодов сладкой вишни или их орошение до уборки раствором хитозана эффективно подавляет целый спектр грибных патогенов: *B. cinerea*, *P. expansum*, *R. stolonifera*, *A. alternata* и *Cladosporium* spp. (Romanazzi et al., 2003). Редукция симптомов заражения коррелировала с защитным ответом, связанным с накоплением PAL. Z. Ma с коллегами обнаружили, что индукция экспрессии GLU, POD, CAT, СН1 и других ферментов под действием хитозана контролирует бурую гниль (*Monilinia fructicola*), поражающую плоды персика (2013). Однако не во всех случаях действие хитозана *per se* имело положительный результат. Так, он не обеспечивал полную защиту плодов груши от голубой плесени (*P. expansum*), хотя в комбинации с *Cryptococcus laurentii* и хлоридом кальция был весьма эффективен (Meng et al., 2010).

### Средства защиты растений на основе хитозана

Несмотря на значительное число положительных эффектов хитозана в отношении контроля заболеваний растений, в настоящее время его применение в чистом виде ограничено из-за недостаточной эффективности. Повышение биологической эффективности препаратов на основе хитозана достигается за счет его химической модификации, влияющей на физические свойства, подбором оптимального для той или иной системы соотношения «патоген–хозяин» низко- и высокомолекулярных форм хитозана, а также путем создания комплексов с другими биологически активными веществами. К последним, в частности, относятся органические кислоты – салициловая, арахидоновая, янтарная и глутаминовая, которые индуцируют механизмы локальной и системной устойчивости растений к патогенам и за счет этого повышают продуктивность растений в неблагоприятных условиях.

В настоящий момент в России разработан целый ряд комплексных препаратов, среди которых «Нарцисс» (ОАО

«Группа компаний «Агропром-МДТ»), «Хитозар» (разработчик – Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург, Пушкин), «Экогель» (ООО «Биохимические технологии»). Особый интерес представляет «Нарцисс», включающий хитозан (50 %), янтарную (30 %) и глютаминовую (20 %) кислоты. Он повышает устойчивость пшеницы к бурой ржавчине и корневым гнилям, риса к пирикулярриозу, томатов к фитофторозу и фузариозу, огурцов к мучнистой росе и т. д. (Баданова и др., 2016). Кроме того, препарат разрушает хитиновую оболочку галловых нематод (Доброхотов, 2000; Гольдин, 2014). Другой препарат, «Экогель», получен путем магнитного обогащения лактата хитозана ионами серебра (<http://ekogel.ru/shop/poleznaya-informaciya/laktat-hitozana-dlya-rasteniy-svoystva-primenenie>). Данный препарат улучшает рост растений и корнеобразование, повышает устойчивость таких культур, как сахарная свекла, подсолнечник и картофель, к грибным, бактериальным и вирусным болезням при его применении методом обработки семян и опрыскивания растений (Тютерев, 2015). Во Всероссийском НИИ защиты растений создан ряд препаратов под общим названием «Хитозар» на основе хитозана и других биологически активных веществ. В их состав кроме хитозана входят СК и фосфористокислый калий («Хитозар М»), арахидоновая кислота («Хитозар Ф»). Эти комбинированные препараты защищали от таких вредителей, как мучнисторосяные и ложномучнисторосяные грибы, калифорнийский трипс (Кириллова, 2015; Баданова и др., 2016). В частности, на картофеле продемонстрирована активность препаратов с арахидоновой и салициловой кислотами против фитофторы (*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary) и вируса Y соответственно. В случае фитофторы биологическая эффективность комплекса была на 15 % выше в сравнении с обработкой одним хитозаном, а в случае вируса Y растения после обработки комплексом показали полную устойчивость (у предварительно обработанных только хитозаном – 6.7 % зараженных) (Тютерев, 2015).

Как известно, по типу питания патогены классифицируются на био-, некро- и гембиотрофы, имеющие различную чувствительность к ROS, уровень которых контролируется антиоксидантной системой. Было изучено влияние иммуномодуляторов на основе хитозана, ванилина и СК на устойчивость пшеницы к различающимся по типу питания возбудителям бурой ржавчины и темно-бурой пятнистости. Создан комбинированный препарат хитозана с определенным соотношением ванилина и СК, который обеспечивал высокий антипатогенный эффект по отношению к обоим возбудителям за счет модуляции активности ферментов антиоксидантной системы (Попова и др., 2018).

Перспективное направление защиты растений включает использование комплекса хитозана с альгинатом – полисахаридом, входящим в состав клеточной стенки бурых водорослей. Этот комплекс обеспечивает инкапсулирование полезных микроорганизмов, которые могут использоваться в качестве пробиотиков и антагонистов патогенной флоры (Saberli Riseh et al., 2021).

Как уже сказано выше, данные относительно антипатогенной активности низко- и высокомолекулярного хитозана противоречивые, что во многом обусловлено отсут-

ствием единой надежной методики определения его молекулярной массы, а также тем, что в большинстве случаев препараты хитозана представляют собой смесь молекул разного размера. Наряду со сложностью и дороговизной анализа состава этих препаратов (уровня полимеризации молекул, степени их ацетилирования и т. д.) некоторые химические особенности хитозана также ограничивают его применение. Так, растворимость и, следовательно, эффективность хитозана в нейтральных или щелочных средах (почве или водном растворе) значительно уступают таковым в кислой среде (Katiyar et al., 2014). Растворимость хитозана в широком диапазоне pH можно повысить путем химической модификации полимерной молекулы, например в результате взаимодействия с маннозой (Yu et al., 2023), присоединения метильных групп (Wang et al., 2015), а также путем внутримолекулярного сшивания. Последним методом получено новейшее производное хитозана – новохизол. В отличие от линейной молекулы хитозана молекула новохизола имеет глобулярную, близкую к сферической, форму (<https://www.novochizol.ch>). Такой молекулярный дизайн дает ему ряд преимуществ перед хитозаном: более высокую химическую стабильность, низкую степень биodeградации, растворимость в водных растворах с pH > 6, повышенную адгезию, способность удерживать в составе глобул различные вещества активного действия, например фунгициды, и медленно высвобождать их. Последнее свойство обеспечивает значительное уменьшение эффективных концентраций активных веществ и, соответственно, снижение их негативного влияния на экосистемы и человека.

Уникальные возможности новохизола позволяют комбинировать с ним практически любые вещества (низко- и высокомолекулярные, гидрофильные, гидрофобные, даже нерастворимые), а также бактерии, грибы и их споры, вирусы. Различные способы комбинирования (путем импрегнации или эмульгации) дают возможность регулировать дозу активного компонента и скорость его высвобождения, степень адгезии и другие параметры. Недавно показано, что обработка новохизолом стимулирует прорастание семян мягкой пшеницы в почвенном субстрате, а также способствует увеличению как корневой биомассы, так и общей биомассы проростков (в 1.5 и 1.8 раза соответственно) (Tepliyakova et al., 2022). В отличие от хитозана в настоящий момент пока слабо изучено воздействие новохизола и его комплексов на устойчивость растений к патогенам. Предполагается, что такое влияние может иметь гораздо более выраженный эффект за счет синергического действия новохизола *per se* и действия его активных компонентов, переносчиком которых он может служить. Уже есть подтверждающие это предположение предварительные данные, полученные на разных растительных объектах (<https://www.novochizol.ch/agrotechnology/>).

## Заключение

Среди подходов, направленных на повышение устойчивости растений к тем или иным факторам, биологические средства защиты имеют большую перспективу, поскольку в отличие от большинства используемых химических пестицидов не загрязняют окружающую среду и неток-

сичны для человека. К таким средствам защиты растений относится хитозан – деацетилованное производное хитина. По данным многочисленных авторов, обработка хитозаном приводит к увеличению биомассы растений и повышению их устойчивости к био- и абиотическим факторам внешней среды. Антипатогенные эффекты хитозана связаны как с непосредственным влиянием на патогены, так и его элиситорным действием, обусловленным индукцией РАМР. Специфические биологические эффекты хитозана определяются видами патогена и растения-хозяина, условиями внешней среды и способом применения в зависимости от органа растения, подвергаемого обработке. Несмотря на успешное использование хитозана в агробиологии, его такие физико-химические свойства, как низкая растворимость и адгезия, химическая нестабильность, ограничивают данное применение. Недавно разработаны ряд препаратов хитозана в комплексе с биологически активными веществами, усиливающими его действие, а также улучшенное химическое производное – новохизоль, имеющий большой потенциал для использования в качестве биостимулятора и эффективного средства защиты растений.

## Список литературы / References

- Баданова Е.Г., Давлетбаев И.М., Сироткин А.С. Препараты на основе хитозана для сельского хозяйства. *Вестник технологического университета*. 2016;19(16):89-95  
[Badanova E.G., Davletbaev I.M., Sirotkin A.S. Preparations based on chitosan for agriculture. *Vestnik Tekhnologicheskogo Universiteta = Herald of Technological University*. 2016;19(16):89-95 (in Russian)]
- Байрамбеков Б., Полякова Е.В., Мукатова М.Д., Киричко Н.А. Биостимулятор на основе низкомолекулярного хитозана из панциря раков для предпосевной обработки семян томатов. *Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство*. 2012;1:181-184.  
[Bayrambekov B., Polyakova E.V., Mukatova M.D., Kirichko N.A. Biostimulator on the basis of low-molecular chitosan from the crayfish crust for preplant processing of tomato seeds. *Vestnik Astrakhanskogo Gosudarstvennogo Tekhnicheskogo Universiteta. Seriya: Rybnoe Khozyaystvo = Vestnik of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing Industry*. 2012;1:181-184 (in Russian)]
- Гарибова Л.В., Сидорова И.И. Грибы. М.: Просвещение, 1997  
[Garibova L.V., Sidorova I.I. Mushrooms. Moscow: Prosveshcheniye Publ., 1997 (in Russian)]
- Гольдин Е.Б. Биологическая защита растений в свете проблем XXI века. *Геополитика и экогеодинамика регионов*. 2014;10(2):99-107  
[Gol'din E.B. The biological plant protection in the light of problems of XXI century. *Geopolitika i Ekogeodinamika Regionov = Geopolitics and Ecogeodynamics of Regions*. 2014;10(2):99-107 (in Russian)]
- Доброхотов С.А. Нарцисс в теплицах против галловой нематоды. *Защита и карантин растений*. 2000;4:21  
[Dobrokhotov S.A. Narcissus in greenhouses against root-knot nematodes. *Zashchita i Karantin Rasteniy = Plant Protection and Quarantine*. 2000;4:21 (in Russian)]
- Кириллова О.С. Семioxимические взаимодействия и индуцированные защитные реакции в растениях огурца при повреждении фитофагами. Дис. кандидата биол. наук. Санкт-Петербург; Пушкин, 2015  
[Kirillova O.S. Semiochemical interactions and induced defense responses in cucumber plants damaged by phytophages. Cand. Sci. (Biol.) Dissertation. St. Petersburg: Pushkin, 2015 (in Russian)]
- Попова Э.В., Домнина Н.С., Коваленко Н.М., Сокорнова С.В., Тюттерев С.Л. Влияние гибридных производных хитозана на устойчивость пшеницы к патогенам с разной стратегией питания. *Прикладная биохимия и микробиология*. 2018;54(5):540-545. DOI 10.1134/S055510991805015X  
[Popova E.V., Domnina N.S., Kovalenko N.M., Sokornova S.V., Tyuterev S.L. Influence of chitosan hybrid derivatives on induced wheat resistance to pathogens with different nutrition strategies. *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2018;54(5):535-539. DOI 10.1134/S0003683818050150]
- Скрябин К.Г., Вихорева Г.А., Варламов В.П. Хитин и хитозан: получение, свойства и применение. М.: Наука, 2002  
[Skryabin K.G., Vikhoreva G.A., Varlamov V.P. Chitin and Chitosan: Obtaining, Properties and Application. Moscow: Nauka Publ., 2002 (in Russian)]
- Тюттерев С.Л. Научные основы индуцированной болезнестойкости растений. СПб.: ВИЗР, 2002  
[Tyuterev S.L. Scientific bases of induced disease resistance of plants. St. Petersburg: VIZR Publ., 2002 (in Russian)]
- Тюттерев С.Л. Природные и синтетические индукторы устойчивости растений к болезням. СПб.: Родные просторы, 2014.  
[Tyuterev S.L. Natural and synthetic inducers of plant resistance to diseases. St. Petersburg: Rodnyye Prostory Publ., 2014 (in Russian)]
- Тюттерев С.Л. Экологически безопасные индукторы устойчивости растений к болезням и физиологическим стрессам. *Вестник защиты растений*. 2015;1(83):3-13  
[Tyuterev S.L. Ecologically safe inducers of plant resistance to diseases and physiological stresses. *Vestnik Zashchity Rasteniy = Plant Protection News*. 2015;1(83):3-13 (in Russian)]
- Abd El-Kareem F., Haggag W. Chitosan and citral alone or in combination for controlling early blight disease of potato plants under field conditions. *Res. J. Pharm. Biol. Chem. Sci*. 2014;5(6):941-949
- Abd El-Gawad H., Bondok A. Response of tomato plants to salicylic acid and chitosan under infection with tomato mosaic virus. *Am. Eur. J. Agric. Environ. Sci*. 2015;15(8):1520-1529. DOI 10.5829/idosi.ajeas.2015.15.8.12735
- Algam S., Xie G., Li B., Yu S., Su T., Larsen J. Effects of *Paenibacillus* strains and chitosan on plant growth promotion and control of Ralstonia wilt in tomato. *J. Plant Pathol*. 2010;92(3):593-600. DOI 10.4454/JPP.V92I3.303
- Amini J. Induced resistance in potato plants against verticillium wilt invoked by chitosan and Acibenzolar-S-methyl. *Aust. J. Crop Sci*. 2015;9(6):570-576
- Appert C., Logemann E., Hahlbrock K., Schmid J., Amrhein N. Structural and catalytic properties of the four phenylalanine ammonia-lyase isoenzymes from parsley (*Petroselinum crispum* Nym.). *Eur. J. Biochem*. 1994;225(1):491-499. DOI 10.1111/j.1432-1033.1994.00491.x
- Badawy M.E., Rabea E.I. A biopolymer chitosan and its derivatives as promising antimicrobial agents against plant pathogens and their applications in crop protection. *Int. J. Carbohydr. Chem*. 2011;2011:460381. DOI 10.1155/2011/460381
- Badawy M.E., Rabea E.I., Taktak N.E. Antimicrobial and inhibitory enzyme activity of N-(benzyl) and quaternary N-(benzyl) chitosan derivatives on plant pathogens. *Carbohydr. Polym*. 2014;111:670-682. DOI 10.1016/j.carbpol.2014.04.098
- Bautista-Baños S., Hernández-López M., Bosquez-Molina E., Wilson C. Effects of chitosan and plant extracts on growth of *Colletotrichum gloeosporioides*, anthracnose levels and quality of papaya fruit. *Crop Prot*. 2003;22(9):1087-1092. DOI 10.1016/S0261-2194(03)00117-0
- Bell A.A., Hubbard J.C., Liu L., Davis R.M., Subbarao K.V. Effects of chitin and chitosan on the incidence and severity of Fusarium yellows of celery. *Plant Dis*. 1998;82(3):322-328. DOI 10.1094/PDIS.1998.82.3.322
- Benhamou N., Lafontaine P., Nicole M. Induction of systemic resistance to Fusarium crown and root rot in tomato plants by seed treatment with chitosan. *Phytopathology*. 1994;84(12):1432-1444. DOI 10.1094/Phyto-84-1432.

- Benhamou N., Bélanger R.R., Rey P., Tirilly Y. Oligandrin, the elicitor-like protein produced by the mycoparasite *Pythium oligandrin*, induces systemic resistance to *Fusarium* crown and root rot in tomato plants. *Plant Physiol. Biochem.* 2001;39(7-8):681-696. DOI 10.1016/S0981-9428(01)01283-9
- Bhaskara Reddy M., Arul J., Angers P., Couture L. Chitosan treatment of wheat seeds induces resistance to *Fusarium graminearum* and improves seed quality. *J. Agric. Food Chem.* 1999;47(3):1208-1216. DOI 10.1021/jf981225k
- Chen J., Zou X., Liu Q., Wang F., Feng W., Wan N. Combination effect of chitosan and methyl jasmonate on controlling *Alternaria alternata* and enhancing activity of cherry tomato fruit defense mechanisms. *Crop Prot.* 2014;56:31-36. DOI 10.1016/j.cropro.2013.10.007
- Chen J., Edgar K.J., Frazier C.E. Photo-curable, double-crosslinked, in situ-forming hydrogels based on oxidized hydroxypropyl cellulose. *Cellulose.* 2021;28(7):3903-3915. DOI 10.1007/s10570-021-03788-9
- Chirkov S. The antiviral activity of chitosan. *Appl. Biochem. Microbiol.* 2002;38(1):1-8. DOI 10.1023/A:1013206517442
- Conrath U., Domard A., Kauss H. Chitosan-elicited synthesis of callose and of coumarin derivatives in parsley cell suspension cultures. *Plant Cell Rep.* 1989;8(3):152-155. DOI 10.1007/BF00716829
- Davydova V.N., Nagorskaya V.P., Gorbach V.I., Kalitnik A.A., Reunov A.V., Solov'eva T.F., Ermak I.M. Chitosan antiviral activity: dependence on structure and depolymerization method. *Appl. Biochem. Microbiol.* 2011;47(1):103-108. DOI 10.1134/S0003683811010042
- De Vega D., Holden N., Hedley P.E., Morris J., Luna E., Newton A. Chitosan primes plant defence mechanisms against *Botrytis cinerea*, including expression of Avr9/Cf-9 rapidly elicited genes. *Plant Cell Environ.* 2021;44(1):290-303. DOI 10.1111/pce.13921
- Dodgson J.L.A., Dodgson W. Comparison of effects of chitin and chitosan for control of *Colletotrichum* sp. on cucumbers. *J. Pure Appl. Microbiol.* 2017;11(1):87-93. DOI 10.22207/JPAM.11.1.12
- Eikemo H., Stensvand A., Tronsmo A. Induced resistance as a possible means to control diseases of strawberry caused by *Phytophthora* spp. *Plant Dis.* 2003;87(4):345-350. DOI 10.1094/PDIS.2003.87.4.345
- El-Sayed S., Mahdy M. Effect of chitosan on root-knot nematode, *Meloidogyne javanica* on tomato plants. *Int. J. Chem. Tech. Res.* 2015; 7(4):1985-1992
- Elsharkawy M.M., Omara R.I., Mostafa Y.S., Alamri S.A., Hashem M., Alrumman S.A., Ahmad A.A. Mechanism of wheat leaf rust control using chitosan nanoparticles and salicylic acid. *J. Fungi (Basel).* 2022;8(3):304. DOI 10.3390/jof8030304
- Falcón-Rodríguez A.B., Wégria G., Cabrera J.-C. Exploiting plant innate immunity to protect crops against biotic stress: chitosaccharides as natural and suitable candidates for this purpose. In: Bandani A.R. (Ed.). *New Perspectives in Plant Protection*. InTech, 2012; 139-166. DOI 10.5772/36777
- Faoro F., Maffi D., Cantu D., Iriti M. Chemical-induced resistance against powdery mildew in barley: the effects of chitosan and benzothiadiazole. *BioControl.* 2008;53(2):387-401. DOI 10.1007/s10526-007-9091-3
- Fei Liu X., Lin Guan Y., Zhi Yang D., Li Z., De Yao K. Antibacterial action of chitosan and carboxymethylated chitosan. *J. Appl. Polym. Sci.* 2001;79(7):1324-1335. DOI 10.1002/1097-4628(20010214)79:7<1324::AID-APP210>3.0.CO;2-L
- Gaffney T., Friedrich L., Vernooij B., Negrotto D., Nye G., Uknes S., Ward E., Kessmann H., Ryals J. Requirement of salicylic acid for the induction of systemic acquired resistance. *Science.* 1993;261(5122):754-756. DOI 10.1126/science.261.5122.754
- Ghauoth A., Arul J., Grenier J., Benhamou N., Asselin A., Belanger G. Effect of chitosan on cucumber plants: suppression of *Pythium aphanidermatum* and induction of defense reaction. *Phytopathology.* 1994;84(3):313-320. DOI 10.1094/PHTO-84-313
- Ghaouth A.El., Arul J., Wilson C., Benhamou N. Biochemical and cytochemical aspects of the interactions of chitosan and *Botrytis cinerea* in bell pepper fruit. *Postharvest Biol. Technol.* 1997;12(2):183-194. DOI 10.1016/S0925-5214(97)00056-2
- Grant J.J., Loake G.J. Role of reactive oxygen intermediates and cognate redox signaling in disease resistance. *Plant Physiol.* 2000; 124(1):21-29. DOI 10.1104/pp.124.1.21
- El Hadrami A., Adam L.R., El Hadrami I., Daayf F. Chitosan in plant protection. *Mar. Drugs.* 2010;8(4):968-987. DOI 10.3390/md8040968
- Hadwiger L.A. Multiple effects of chitosan on plant systems: solid science or hype. *Plant Sci.* 2013;208:42-49. DOI 10.1016/j.plantsci.2013.03.007
- Hassni M., El Hadrami A., El Hadrami I., Barka E.A., Daayf F.F. Chitosan, antifungal product against *Fusarium oxysporum* f. sp. *albedinis* and elicitor of defence reactions in date palm roots. *Phytopathol. Mediterr.* 2004;43(2):195-204. DOI 10.14601/Phytopathol\_Mediterr-1743
- Helander I.M., Nurmiho-Lassila E.-L., Ahvenainen R., Rhoades J., Roller S. Chitosan disrupts the barrier properties of the outer membrane of Gram-negative bacteria. *Int. J. Food Microbiol.* 2001; 71(2-3):235-244. DOI 10.1016/S0168-1605(01)00609-2
- Hirano S., Nakahira T., Nakagawa M., Kim S.K. The preparation and applications of functional fibres from crab shell chitin. *J. Biotechnol.* 1999;70(1-3):373-377. DOI 10.1016/S0168-1656(99)00090-5
- Igbedioh S. Effects of agricultural pesticides on humans, animals, and higher plants in developing countries. *Arch. Environ. Health.* 1991; 46(4):218-224. DOI 10.1080/00039896.1991.9937452
- Iriti M., Varoni E.M. Chitosan-induced antiviral activity and innate immunity in plants. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2015;22(4):2935-2944. DOI 10.1007/s11356-014-3571-7
- Iriti M., Sironi M., Gomarasca S., Casazza A., Soave C., Faoro F. Cell death-mediated antiviral effect of chitosan in tobacco. *Plant Physiol. Biochem.* 2006;44(11-12):893-900. DOI 10.1016/j.plaphy.2006.10.009
- Ishiguro S., Kawai-Oda A., Ueda J., Nishida I., Okada K. The *DEFECTIVE IN ANther DEHISCENCE1* gene encodes a novel phospholipase A1 catalyzing the initial step of jasmonic acid biosynthesis, which synchronizes pollen maturation, anther dehiscence, and flower opening in Arabidopsis. *Plant Cell.* 2001;13(10):2191-2209. DOI 10.1105/tpc.010192
- Je J.Y., Kim S.K. Chitosan derivatives killed bacteria by disrupting the outer and inner membrane. *J. Agric. Food Chem.* 2006;54(18): 6629-6633. DOI 10.1021/jf061310p
- Jiang X., Lin H., Lin M., Chen Y., Wang H., Lin Y., Shi J., Lin Y. A novel chitosan formulation treatment induces disease resistance of harvested litchi fruit to *Peronophythora litchii* in association with ROS metabolism. *Food Chem.* 2018;266:299-308. DOI 10.1016/j.foodchem.2018.06.010
- Karimi K., Zamani A. *Mucor indicus*: biology and industrial application perspectives: a review. *Biotechnol. Adv.* 2013;31(4):466-481. DOI 10.1016/j.biotechadv.2013.01.009
- Katiyar D., Hemantaranjan A., Singh B., Bhanu A.N. A future perspective in crop protection: chitosan and its oligosaccharides. *Adv. Plants Agric. Res.* 2014;1(1):23-30. DOI 10.15406/APAR.2014.01.00006
- Khalil M.S., Badawy M.E. Nematicidal activity of a biopolymer chitosan at different molecular weights against root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*. *Plant Prot. Sci.* 2012;48(4):170-178. DOI 10.17221/46/2011-PPS
- Kheiri A., Moosawi Jorf S.A., Malhipour A., Saremi H., Nikkhal M. Application of chitosan and chitosan nanoparticles for the control of *Fusarium* head blight of wheat (*Fusarium graminearum*) in vitro and greenhouse. *Int. J. Biol. Macromol.* 2016;93(Pt. A):1261-1272. DOI 10.1016/j.ijbiomac.2016.09.072
- Kim K.D., Nemeč S., Musson G. Control of phytophthora root and crown rot of bell pepper with composts and soil amendments in the greenhouse. *Appl. Soil Ecol.* 1997;5(2):169-179. DOI 10.1016/S0929-1393(96)00138-2
- Köhle H., Jeblick W., Poten F., Blaschek W., Kauss H. Chitosan-elicited callose synthesis in soybean cells as a Ca<sup>2+</sup>-dependent process. *Plant Physiol.* 1985;77(3):544-551. DOI 10.1104/pp.77.3.544.

- Kong M., Chen X.G., Xing K., Park H.J. Antimicrobial properties of chitosan and mode of action: a state of the art review. *Int. J. Food Microbiol.* 2010;144(1):51-63. DOI 10.1016/j.ijfoodmicro.2010.09.012
- Krivtsov G.G., Loskutova N.A., Konyukhova N.S., Khor'kov E.I., Kononenko N.V., Vanyushin B.F. Effect of chitosan elicitors on wheat plants. *Biol. Bull.* 1996;23(1):16-21
- Kulikov S., Chirkov S., Il'ina A., Lopatin S., Varlamov V. Effect of the molecular weight of chitosan on its antiviral activity in plants. *Appl. Biochem. Microbiol.* 2006;42(2):200-203. DOI 10.1134/S0003683806020165
- Kumaraswamy R.V., Kumari S., Choudhary R.C., Pal A., Raliya R., Biswas P., Saharan V. Engineered chitosan based nanomaterials: bioactivities, mechanisms and perspectives in plant protection and growth. *Int. J. Biol. Macromol.* 2018;113:494-506. DOI 10.1016/j.ijbiomac.2018.02.130
- Lee S., Choi H., Suh S., Doo I.-S., Oh K.-Y., Choi E.J., Schroeder Taylor A.T., Low P.S., Lee Y. Oligogalacturonic acid and chitosan reduce stomatal aperture by inducing the evolution of reactive oxygen species from guard cells of tomato and *Commelina communis*. *Plant Physiol.* 1999;121(1):147-152. DOI 10.1104/pp.121.1.147
- Li B., Wang X., Chen R., Huangfu W., Xie G. Antibacterial activity of chitosan solution against *Xanthomonas* pathogenic bacteria isolated from *Euphorbia pulcherrima*. *Carbohydr. Polym.* 2008;72(2):287-292. DOI 10.3390/molecules17067028
- Li B., Liu B., Shan C., Ibrahim M., Lou Y., Wang Y., Xie G., Li H.Y., Sun G. Antibacterial activity of two chitosan solutions and their effect on rice bacterial leaf blight and leaf streak. *Pest Manag. Sci.* 2013a;69(2):312-320. DOI 10.1002/ps.3399
- Li B., Shi Y., Shan C., Zhou Q., Ibrahim M., Wang Y., Wu G., Li H., Xie G., Sun G. Effect of chitosan solution on the inhibition of *Acidovorax citrulli* causing bacterial fruit blotch of watermelon. *J. Sci. Food Agric.* 2013b;93(5):1010-1015. DOI 10.1002/jsfa.5812
- Li H., Yu T. Effect of chitosan on incidence of brown rot, quality and physiological attributes of postharvest peach fruit. *J. Sci. Food Agric.* 2001;81(2):269-274. DOI 10.1002/1097-0010(20010115)81:2<269::AID-JSFA806>3.0.CO;2-F
- Liu J., Tian S., Meng X., Xu Y. Effects of chitosan on control of post-harvest diseases and physiological responses of tomato fruit. *Post-harvest Biol. Technol.* 2007;44(3):300-306. DOI 10.1016/j.postharvbio.2006.12.019
- Lou M.-M., Zhu B., Muhammad I., Li B., Xie G.-L., Wang Y.-L., Li H.Y., Sun G.C. Antibacterial activity and mechanism of action of chitosan solutions against apricot fruit rot pathogen *Burkholderia seminalis*. *Carbohydr. Res.* 2011;346(11):1294-1301. DOI 10.1016/j.carres.2011.04.042
- Ma Z., Yang L., Yan H., Kennedy J.F., Meng X. Chitosan and oligochitosan enhance the resistance of peach fruit to brown rot. *Carbohydr. Polym.* 2013;94(1):272-277. DOI 10.1016/j.carbpol.2013.01.012
- Malerba M., Cerana R. Chitosan effects on plant systems. *Int. J. Mol. Sci.* 2016;17(7):996. DOI 10.3390/ijms17070996
- Manjunatha G., Roopa K., Prashanth G.N., Shetty H. Chitosan enhances disease resistance in pearl millet against downy mildew caused by *Sclerospora graminicola* and defence-related enzyme activation. *Pest Manag. Sci.* 2008;64(12):1250-1257. DOI 10.1002/ps.1626
- Manjunatha G., Niranjan-Raj S., Prashanth G.N., Deepak S., Amruthesh K.N., Shetty H.S. Nitric oxide is involved in chitosan-induced systemic resistance in pearl millet against downy mildew disease. *Pest Manag. Sci.* 2009;65(7):737-743. DOI 10.1002/ps.1710
- Mansilla A.Y., Albertengo L., Rodríguez M.S., Debbaudt A., Zúñiga A., Casalongué C.A. Evidence on antimicrobial properties and mode of action of a chitosan obtained from crustacean exoskeletons on *Pseudomonas Syringae* pv. *tomato* DC3000. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2013;97(15):6957-6966. DOI 10.1007/s00253-013-4993-8
- Meng X., Yang L., Kennedy J.F., Tian S. Effects of chitosan and oligochitosan on growth of two fungal pathogens and physiological properties in pear fruit. *Carbohydr. Polym.* 2010;81(1):70-75. DOI 10.1016/j.carbpol.2010.01.057
- Morin-Crini N., Lichtfouse E., Torri G., Crini G. Applications of chitosan in food, pharmaceuticals, medicine, cosmetics, agriculture, textiles, pulp and paper, biotechnology, and environmental chemistry. *Environ. Chem. Lett.* 2019;17:1667-1692. DOI 10.1007/s10311-019-00904-x
- Mulawarman, Hallmann J., Bell D., Kopp-Holtwiesche B., Sikora R. Effects of natural products on soil organisms and plant health enhancement. *Meded. Rijksuniv. Gent. Fak. Landbouwk. Toegep. Biol. Wet.* 2001;66(2b):609-617
- Muzzarelli R.A. Chitins and chitosans as immunoadjuvants and non-allergenic drug carriers. *Mar. Drugs.* 2010;8(2):292-312. DOI 10.3390/md8020292
- Nagorskaya V., Reunov A., Lapshina L., Davydova V., Yermak I. Effect of chitosan on tobacco mosaic virus (TMV) accumulation, hydrolyase activity, and morphological abnormalities of the viral particles in leaves of *N. tabacum* L. cv. Samsun. *Virolog. Sin.* 2014;29(4):250-256. DOI 10.1007/s12250-014-3452-8
- Nandeeshkumar P., Sudisha J., Ramachandra K.K., Prakash H., Niranjana S., Shekar S.H. Chitosan induced resistance to downy mildew in sunflower caused by *Plasmopara halstedii*. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 2008;72(4-6):188-194. DOI 10.1016/j.pmp.2008.09.001
- No H.K., Park N.Y., Lee S.H., Meyers S.P. Antibacterial activity of chitosans and chitosan oligomers with different molecular weights. *Int. J. Food Microbiol.* 2002;74(1-2):65-72. DOI 10.1016/S0168-1605(01)00717-6
- Orzali L., Forni C., Riccioni L. Effect of chitosan seed treatment as elicitor of resistance to *Fusarium graminearum* in wheat. *Seed Sci. Technol.* 2014;42(2):132-149. DOI 10.15258/sst.2014.42.2.03
- Orzali L., Corsi B., Forni C., Riccioni L. Chitosan in Agriculture: A New Challenge for Managing Plant Disease. In: Shalaby E.A. (Ed.). *Biological Activities and Application of Marine Polysaccharides*. InTech, 2017;87-96. DOI 10.5772/66840
- Palma-Guerrero J., Huang I.-C., Jansson H.-B., Salinas J., Lopez-Llorca L., Read N. Chitosan permeabilizes the plasma membrane and kills cells of *Neurospora crassa* in an energy dependent manner. *Fungal Genet. Biol.* 2009;46(8):585-594. DOI 10.1016/j.fgb.2009.02.010
- Park K.-C., Chang T.-H. Effect of chitosan on microbial community in soils planted with cucumber under protected cultivation. *Hort. Sci. Technol.* 2012;30(3):261-269. DOI 10.7235/hort.2012.11148
- Peña-Cortes H., Sanchez-Serrano J., Rocha-Sosa M., Willmitzer L. Systemic induction of proteinase-inhibitor-II gene expression in potato plants by wounding. *Planta.* 1988;174(1):84-89. DOI 10.1007/BF00394877
- Photchanachai S., Singkaew J., Thamthong J. Effects of chitosan seed treatment on *Colletotrichum* sp. and seedling growth of chili cv. Jinda. In: IV International Conference on Managing Quality in Chains-The Integrated View on Fruits and Vegetables Quality. Bangkok, 2006;712:585-590. DOI 10.17660/ActaHortic.2006.712.70
- Qing W., Zuo J.-H., Qian W., Yang N., Gao L.-P. Inhibitory effect of chitosan on growth of the fungal phytopathogen, *Sclerotinia sclerotiorum*, and sclerotinia rot of carrot. *J. Integr. Agric.* 2015;14(4):691-697. DOI 10.1016/S2095-3119(14)60800-5
- Rabea E.I., Badawy M.E.-T., Stevens C.V., Smagghe G., Steurbaut W. Chitosan as antimicrobial agent: applications and mode of action. *Biomacromolecules.* 2003;4(6):1457-1465. DOI 10.1021/bm034130m
- Rabea E.I., Badawy M.E., Rogge T.M., Stevens C.V., Höfte M., Steurbaut W., Smagghe G. Insecticidal and fungicidal activity of new synthesized chitosan derivatives. *Pest Manag. Sci.* 2005;61(10):951-960. DOI 10.1002/ps.1085
- Rabea E.I., Steurbaut W. Chemically modified chitosans as antimicrobial agents against some plant pathogenic bacteria and fungi. *Plant Prot. Sci.* 2010;46(4):149-158. DOI 10.17221/9/2009-PPS
- Ramos-García M., Bosquez-Molina E., Hernández-Romano J., Zavala-Padilla G., Terrés-Rojas E., Alia-Tejagal I., Barrera-Necha L., Hernández-López M., Bautista-Baños S. Use of chitosan-based edible coatings in combination with other natural compounds, to

- control *Rhizopus stolonifer* and *Escherichia coli* DH5a in fresh tomatoes. *Crop Prot.* 2012;38:1-6. DOI 10.1016/j.cropro.2012.02.016
- Reglinski T., Elmer P., Taylor J., Wood P., Hoyte S. Inhibition of *Botrytis cinerea* growth and suppression of botrytis bunch rot in grapes using chitosan. *Plant Pathol.* 2010;59(5):882-890. DOI 10.1111/j.1365-3059.2010.02312.x
- Reinbothe C., Springer A., Samol I., Reinbothe S. Plant oxylipins: role of jasmonic acid during programmed cell death, defence and leaf senescence. *FEBS J.* 2009;276(17):4666-4681. DOI 10.1111/j.1742-4658.2009.07193.x
- Rinaudo M. Chitin and chitosan: properties and applications. *Prog. Polym. Sci.* 2006;31(7):603-632. DOI 10.1016/j.progpolymsci.2006.06.001
- Romanazzi G., Nigro F., Ippolito A. Short hypobaric treatments potentiate the effect of chitosan in reduction storage decay of sweet cherries. *Postharvest Biol. Technol.* 2003;29(1):73-80. DOI 10.1016/S0925-5214(02)00239-9
- Rouphael Y., Colla G. Editorial: Biostimulants in Agriculture. *Front. Plant Sci.* 2020;11:40. DOI 10.3389/fpls.2020.00040
- Saberi Riseh R., Skorik Y.A., Thakur V.K., Moradi Pour M., Tamandar E., Shahidi Noghabi S. Encapsulation of plant biocontrol bacteria with alginate as a main polymer material. *Int. J. Mol. Sci.* 2021; 22(20):11165. DOI 10.3390/ijms22011165
- Sathiyabama M., Bernstein N., Anusuya S. Chitosan elicitation for increased curcumin production and stimulation of defence response in turmeric (*Curcuma longa* L.). *Ind. Crop. Prod.* 2016;89:87-94. DOI 10.1016/j.indcrop.2016.05.007
- Sembdner G., Parthier B. The biochemistry and the physiological and molecular actions of jasmonates. *Annu. Rev. Plant Biol.* 1993; 44(1):569-589. DOI 10.1146/annurev.pp.44.060193.003033
- Sharathchandra R., Raj S.N., Shetty N., Amruthesh K., Shetty H.S. A chitosan formulation Elexa™ induces downy mildew disease resistance and growth promotion in pearl millet. *Crop Prot.* 2004; 23(10):881-888. DOI 10.1016/j.cropro.2003.12.008
- Singh R.P., Hodson D.P., Huerta-Espino J., Jin Y., Bhavani S., Njau P., Herrera-Foessel S., Singh P.K., Singh S., Govindan V. The emergence of Ug99 races of the stem rust fungus is a threat to world wheat production. *Annu. Rev. Phytopathol.* 2011;49:465-481. DOI 10.1146/annurev-phyto-072910-095423
- Su X., Zivanovic S., D'Souza D.H. Effect of chitosan on the infectivity of murine norovirus, feline calicivirus, and bacteriophage MS2. *J. Food Prot.* 2009;72(12):2623-2628. DOI 10.4315/0362-028x-72.12.2623
- Stanley-Raja V., Senthil-Nathan S., Chanthini K.M.-P., Sivanesh H., Ramasubramanian R., Karthi S., Shyam-Sundar N., Vasanth-Srinivasan P., Kalaivani K. Biological activity of chitosan inducing resistance efficiency of rice (*Oryza sativa* L.) after treatment with fungal based chitosan. *Sci. Rep.* 2021;11(1):20488. DOI 10.1038/s41598-021-99391-w
- Suarez-Fernandez M., Marhuenda-Egea F.C., Lopez-Moya F.F., Arnao M.B., Cabrera-Escribano F., Nueda M.J., Gunsé B., Lopez-Llorca L.V. Chitosan induces plant hormones and defenses in tomato root exudates. *Front. Plant Sci.* 2020;11:572087. DOI 10.3389/fpls.2020.572087
- Tang D., Kang R., Coyne C.B., Zeh H.J., Lotze M.T. PAMPs and DAMPs: signal 0s that spur autophagy and immunity. *Immunol. Rev.* 2012;249(1):158-175. DOI 10.1111/j.1600-065X.2012.01146
- Tayel A.A., Moussa S., Opwis K., Knittel D., Schollmeyer E., Nickisch-Hartfiel A. Inhibition of microbial pathogens by fungal chitosan. *Int. J. Biol. Macromol.* 2010;47(1):10-14. DOI 10.1016/j.ijbiomac.2010.04.005
- Tepliyakova O.I., Fomenko V.V., Salakhutdinov N.F., Vlasenko N.G. Novochizol™ seed treatment: effects on germination, growth and development in soft spring wheat. *Nat. Prod. Chem. Res.* 2022;10(5): 1-4. DOI 10.35248/naturalproducts.10.5.1-04
- Wang Z., Zheng L., Li C., Zhang D., Xiao Y., Guan G., Zhu W. Modification of chitosan with monomethyl fumaric acid in an ionic liquid solution. *Carbohydr. Polym.* 2015;117:973-979. DOI 10.1016/j.carbpol.2014.10.021
- Wiśniewska-Wrona M., Niekraszewicz A., Ciechańska D., Pospieszny H., Orlikowski L.B. Biological properties of chitosan degradation products. *Prog. Chem. Applic. Chitin Derivatives.* 2007;7:149-156
- Xing K., Zhu X., Peng X., Qin S. Chitosan antimicrobial and eliciting properties for pest control in agriculture: a review. *Agron. Sustain. Dev.* 2015;35(2):569-588. DOI 10.1007/s13593-014-0252-3
- Yasmin S., D'Souza D. Effects of pesticides on the growth and reproduction of earthworm: a review. *Appl. Environ. Soil Sci.* 2010; 2010:678360. DOI 10.1155/2010/678360
- Yu J., Hu N., Hou L., Hang F., Li K., Xie C. Effect of deacetylation of chitosan on the physicochemical, antioxidant and antibacterial properties activities of chitosan-mannose derivatives. *J. Sci. Food Agric.* 2023. DOI 10.1002/jsfa.12715
- Zhang X., Li K., Xing R., Liu S., Li P. Metabolite profiling of wheat seedlings induced by chitosan: revelation of the enhanced carbon and nitrogen metabolism. *Front Plant Sci.* 2017;8:2017. DOI 10.3389/fpls.2017.02017
- Zheng K., Lu J., Li J., Yu Y., Zhang J., He Z., Ismail O.M., Wu J., Xie X., Li X., Xu G., Dou D., Wang X. Efficiency of chitosan application against *Phytophthora infestans* and the activation of defence mechanisms in potato. *Int. J. Biol. Macromol.* 2021;182:1670-1680. DOI 10.1016/j.ijbiomac.2021.05.097

**ORCID**

A.B. Shcherban orcid.org/0000-0003-1000-8228

**Благодарности.** Работа выполнена при финансовой поддержке проекта РФФИ № 23-16-00119.**Конфликт интересов.** Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 16.05.2023. После доработки 20.07.2023. Принята к публикации 20.07.2023.