

Научная статья
УДК 591.13:636.92+577.11
EDN: UNUPYQ
DOI: 10.21285/achb.991



Экстракт из отработанного соломенного субстрата вешенки – состав, регуляторная и протекторная активность в отношении прорастающих семян пшеницы

С.С. Тарасов✉, Е.В. Михалев, Е.К. Крутова

Нижегородский государственный агротехнологический университет,
Нижний Новгород, Российская Федерация

Аннотация. Целью проведенного исследования являлось изучение биохимического состава экстракта из отработанного соломенного субстрата вешенки обыкновенной штамма НК-35 (далее – экстракт), а также его регуляторных и протекторных свойств. В составе экстракта выявлено содержание основных органоминеральных компонентов, в том числе массовая доля сухого вещества составила около 2%, из них органическое вещество занимало более 1,5%, зола – менее 0,5%. pH экстракта был слабощелочным. Основными органическими компонентами являлись белки, углеводы (преимущественно редуцирующие сахара) и гуминовые вещества. Калий, кальций и фосфор были наиболее представленными химическими элементами в составе золы. Применение 10%-го экстракта усиливало прорастание семян пшеницы, а использование 100%-го экстракта, напротив, ингибировало их прорастание. Применение 10%-го экстракта усиливало активность супероксиддисмутазы и экспрессию одного из генов SOD-1, не влияло на активность каталазы и содержание транскриптов исследованных генов CAT и POD, но подавляло активность пероксидазы. Культивирование семян с применением 100%-го экстракта не повлияло на активность супероксиддисмутазы, каталазы и содержание транскриптов исследованных генов, но подавляло активность пероксидазы и экспрессию изученного гена POD. В условиях культуры на питательных средах с добавлением 10%-го экстракта масса мицелия *Aspergillus niger* была меньше более чем в 6 раз, а радиус колоний уменьшался почти в 8 раз. У *Alternaria alternata* масса была меньше более чем в 7 раз, а радиус колонии был меньше почти в 15 раз относительно контроля.

Ключевые слова: регуляторы роста и развития, экстракт грибов, вешенка, элиситоры, скорость прорастания семян, антиоксидантная система, экспрессия генов, фитопатогены

Для цитирования: Тарасов С.С., Михалев Е.В., Крутова Е.К. Экстракт из отработанного соломенного субстрата вешенки – состав, регуляторная и протекторная активность в отношении прорастающих семян пшеницы // Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология. 2025. Т. 15. N 3. С. 357–369. DOI: 10.21285/achb.991. EDN: UNUPYQ.

PHYSICOCHEMICAL BIOLOGY

Original article

Extract from spent oyster mushroom substrate: Composition, and regulatory and protective activity on germinating wheat seeds

Sergei S. Tarasov✉, Evgeny V. Mikhalev, Elena K. Krutova

Nizhny Novgorod State Agrotechnological University, Nizhny Novgorod, Russian Federation

Abstract. This study examines the biochemical composition of an aqueous extract from the spent mushroom substrate of oyster mushroom (*Pleurotus ostreatus* strain HK-35) and investigates its regulatory and protective properties. The

major organomineral components of the extract included approximately 2% dry matter, comprising over 1.5% organic matter and less than 0.5% ash. The extract had a mildly alkaline pH. Primary organic components included proteins, carbohydrates (predominantly reducing sugars), and humic substances, with potassium, calcium, and phosphorus being the most abundant elements. In germination assays, a 10% extract enhanced wheat seed germination, whereas a 100% extract inhibited it. The 10% extract also enhanced superoxide dismutase activity and the expression of the SOD-1 gene and suppressed peroxidase activity. This treatment had no effect on catalase activity or the transcript levels of the studied CAT and POD genes. In contrast, the 100% extract suppressed peroxidase activity and gene expression; however, it had no effect on superoxide dismutase or catalase activity or their related gene transcripts. In antifungal assays, the 10% extract significantly inhibited the growth of phytopathogens *in vitro*. The mycelial mass of *Aspergillus niger* was reduced by more than 6-fold and its colony radius by almost 8-fold, while for *Alternaria alternata*, mass was reduced by more than 7-fold and colony radius by approximately 15-fold, compared to the control.

Keywords: growth regulators, fungal extract, oyster mushroom, elicitors, seed germination rate, antioxidant system, gene expression, phytopathogens

For citation: Tarasov S.S., Mikhalev E.V., Krutova E.K. Extract from spent oyster mushroom substrate: Composition, and regulatory and protective activity on germinating wheat seeds. *Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology*. 2025;15(3):357-369. (In Russian). DOI: 10.21285/achb.991. EDN: UNUPYQ.

ВВЕДЕНИЕ

Регуляторы роста и развития растений (далее – регуляторы) представляют собой сложную по природе группу компонентов, используемых в растениеводстве [1, 2]. Особое место среди них занимают комплексные регуляторы, являющиеся сложной гетерогенной структурой, в которой регулирующим действием может обладать множество компонентов [2]. К комплексным регуляторам относят различные остатки растительного или животного происхождения, навоз, компосты, микробные сообщества ризосферы, пищеварительного тракта животных, экстракты растений, грибов, тканей животных, продукты их жизнедеятельности и т.д., что делает их наиболее доступными и экономически эффективными [1, 3]. Особое место в качестве сырья для получения комплексных регуляторов занимают отходы грибоводства, в частности отходы производства целлюлозоразрушающих грибов [2, 4–6].

Основными функциональными компонентами грибных экстрактов, обладающих регуляторными свойствами, могут являться разлагающиеся органические вещества, гуминовые вещества (фульвовые, гуминовые кислоты и гуматы), простые сахара, свободные аминокислоты, хитозан, минеральные компоненты и ряд других веществ в зависимости от их природы [3, 7]. Продукты некоторых микромицетов используются в качестве веществ, обладающих протекторным и регулирующим свойствами [8]. Одним из механизмов регуляции грибами растительного метаболизма является биосинтез элиситоров, которые связываются с растениями, запуская внутриклеточные защитные реакции [9], однако этот механизм исследован не полностью. Предполагается, что элиситор связывается с рецептором, вызывая трансдукцию сигнала с участием нескольких сигнальных систем, в том числе фитогормонов, ионов Ca^{2+} , G-белков, фосфолипидов, никотинамидадениндинуклеотидфосфоксидазы, активных форм кислорода и т.д. [10–12].

Многочисленные исследования, иллюстрирующие элиситорное действие компонентов на основе грибов, преимущественно посвящены микромицетам [3, 9–13]. Достаточной информации об элиситорном действии высших базидиальных грибов не приводится. В связи с этим целью данной работы являлось исследование состава экстракта из отработанного соломенного субстрата вешенки обыкновенной (*Pleurotus ostreatus*)

(далее – экстракт) и изучение его регуляторных и протекторных свойств.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Экстракт готовили из отработанного соломенного субстрата вешенки после трех волн плодоношения. Для этого получали первичную и вторичную маточные культуры гриба, зерновой мицелий и субстратные блоки [14].

Первичную культуру изготавливали путем высадки фрагмента плодового тела гриба штамма High Quality-35 (HK-35), взятого из центра участка между ножкой и шляпкой, диаметром примерно 1 см³ на скошенную плотную питательную среду Чапека – Докса, модифицированную под мицелий (вместо дистиллированной воды использовался отвар ячменя) и культивировали в термостате при 37 °C до полного обрастания мицелием поверхности субстрата. Первичную маточную культуру переносили на аналогичную питательную среду, разлитую в чашки Петри, с толщиной слоя 3–5 мм путем забора мицелия микробиологической петлей и культивировали при аналогичных условиях. Полученный мицелий использовали для инокуляции субстрата, которым являлись семена ячменя. В течение 12 ч зерновки замачивали в водопроводной воде, в которую были добавлены мел и гипс в количестве 5 и 10 г на 1 кг набухших семян ячменя. Далее набухший ячмень помещали в колбы объемом 1 л в количестве 2/3 от объема, закрывали ватно-марлевым тампоном и автоклавировали при 200 °C и 1,5 атм. 30 мин. Остывший зерновой субстрат инокулировали вторичной маточной культурой в количестве 1/8 доли от чашки Петри на одну колбу, помещая мицелий пинцетом в наклоненную колбу над пламенем горелки, и аккуратно засыпали зерном путем перемешивания содержимого колб. Культивировали при комнатной температуре в течение 14 суток до полного обрастания субстрата. Все работы, связанные с получением мицелия, проводились в стерильных условиях ламинар-бокса.

Для получения субстратных блоков использовали солому пшеницы возрастом 1 год, измельченную до 3–5 см, далее замачивали в водопроводной воде в течение 24 ч, а после автоклавировали при вышеуказанных условиях. Полученный соломенный субстрат инокулировали зерновым мицелием вешенки в количестве 5% от массы соломенного субстрата. Готовые субстратные блоки вначале культивировали

в течение 24 суток при комнатной температуре и влажности воздуха 60% для обрастания соломенного субстрата мицелием. Далее убрали в помещение с температурой 15–20 °С и влажностью воздуха 90% и выращивали в течение месяца (три волны плодоношения). По завершению плодоношения уже отработанные блоки использовали для получения экстракта.

Экстракт готовили путем высушивания отработанного субстрата в суходжаровом шкафу при температуре 105 °С в течение 1 ч. Для этого вырезали поперечные фрагменты блока толщиной 3–5 см в трех его участках: в середине и на расстоянии 1/2 от середины до концов блоков. По окончании сушки субстрат гомогенизировали до фракций не более 5 мм. После этого 10 г сухого вещества заливали 200 мл воды и экстрагировали в течение 6 ч при комнатной температуре, постоянно перемешивая на шейкере. Данные условия экстракции были обусловлены оптимальным соотношением воды к субстрату и временем для получения максимальной доли сухого вещества в экстракте. Содержимое колб фильтровали, твердую фракцию удаляли. Дальнейшие работы проводились с жидким компонентом.

Для понимания механизмов действия экстракта определяли наличие основных органоминеральных компонентов, влияющих на рост и развитие растений. В нем общепринятым методом анализировали содержание доли сухого вещества и золы, общего белка, крахмала, свободных сахаров, аминокислот, гуминовых веществ, в том числе гуминовых и фульвовых кислот, хитозана, нитратов, и долю некоторых макро- и микроэлементов (К, Са, Р, Fe, Cu, Mn, Zn) минерального питания растений [15–18].

В качестве объекта исследования влияния экстракта на растения использовали семена пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Экада-70. Определение оптимальных доз экстракта проводили путем оценки влияния его различных концентраций (10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90, 100%) относительно маточного раствора на скорость прорастания семян пшеницы. Семена замачивали в растворах экстракта в соответствующей концентрации, контролем служили семена, замоченные в водопроводной воде.

Регуляторную способность экстракта оценивали путем определения скорости прорастания семян и изменения доли сухого вещества в течение 7 суток. Скорость про-

растания определяли по методике, основанной отношении суммы разниц количества проросших в соответствующие сутки прорастания семян к общему количеству семян [19], с авторской модификацией. Данный показатель оценивали по количеству проросших семян (соответствующих энергии прорастания для пшеницы) ежесуточно начиная с 1-х и заканчивая 3-ми сутками. Расчет скорости прорастания СП, усл. ед., осуществлялся по формуле:

$$СП = \frac{\frac{n_1}{D_1} + \frac{n_2}{D_2} + \frac{n_3}{D_3}}{N},$$

где N – общее количество семян в партии; $D_{1,2,3}$ – количество суток, прошедших с начала эксперимента, через которое фиксируется количество взошедших семян; $n_{1,2,3}$ – количество взошедших семян через соответствующие сутки от начала эксперимента. Сухое вещество прорастающих семян и проростков определяли ежесуточно в течение недели в соответствии с ГОСТ 12041-82¹.

Внутриклеточную протекторную способность экстракта определяли за счет измерения активности ключевых антиоксидантных ферментов супероксиддисмутазы, каталазы, растворимой пероксидазы и экспрессии их генов. Активность супероксиддисмутазы определяли по ее способности реагировать с нитросиним тетразолием [20]. Активность каталазы в прорастающих семенах определяли газометрически [17]. Активность растворимых пероксидаз оценивали по интенсивности окрашивания раствора бензидиновой синью [17]. Экспрессию генов, кодирующих ферменты антиоксидантной системы в прорастающих семенах, определяли полуколичественно с помощью полимеразной цепной реакции по конечной точке с последующей визуализацией в агарозном геле [21]. Для этого 0,05 г биоматериала гомогенизировали с использованием набора для выделения тотальной РНК ExtractRNA («Евроген», Россия). кДНК синтезировали при помощи набора для обратной транскрипции ОТ-1 с M-MLV обратной транскриптазой и рандомными гексапраймерами («Синтол», Россия). В качестве референсного гена использовался ген актина. Подбор праймеров проводили по кодирующему участку гена в программе Primer-BLAST². Полученные олигонуклеотиды представлены в табл. 1.

Таблица 1. Нуклеотидная последовательность праймеров для проведения полимеразной цепной реакции

Table 1. Nucleotide sequence of primers for polymerase chain reaction

Ген	Тип праймера	Последовательность 5'–3'	Номер NCBI	Температура отжига, °С	Размер ампликона, пн
<i>TaAct</i>	L	CTTCGTTTGGATCTCGCTGG	KC775780.1	60	229
	R	GCCAATCGTGATGACCTGAC		60	
<i>TaSOD-1</i>	L	ATTCAATTGTTGGCCGTGCT	JQ269677.1	57	171
	R	CAGATCTGTACGACGTTGGC		56	
<i>TaCAT</i>	L	ACAATTGACCGGGAACGCATA	X94352.1	60	165
	R	CAACGGTAGAGAACCGGACA		60	
<i>TaPOD</i>	L	AGATGGGCCAGATGAGGGT	AB518867.1	60	129
	R	ATCGACGATGGTCTGCACAA		58	

¹ГОСТ 12041-82. Семена сельскохозяйственных культур. Метод определения влажности. М.: Стандартиформ, 2011. 8 с.

²Primer-BLAST // Ncbi.nlm.nih.gov. Режим доступа: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/tools/primer-blast> (дата обращения: 12.08.2025).

Внешнее защитное действие экстракта изучали как на прорастающих семенах, так и в условиях культуры на питательных средах. Влияние экстракта на культуры патогенов определяли путем воздействия на рост и развитие некоторых микромицетов (*Aspergillus niger* и *Alternaria alternata*) с последующим культивированием на жидкой и плотной питательных средах Чапека – Докса. Для этого использовали два типа сред: контрольную среду, которая имела классический состав, и модифицированную среду с добавлением 10%-го экстракта. Рост биомассы на жидкой питательной среде оценивали путем взвешивания мицелия после глубокого культивирования микромицетов в колбах Эрленмейера на 250 мл в течение 14 суток в условиях шейкера-инкубатора при температуре 37 °С с постоянным встряхиванием со скоростью 200 об/мин. Скорость роста колоний определяли путем посева спор методом укола на плотную питательную среду. Среднюю скорость оценивали на 14-е сутки культивирования³.

Для исследования химического состава экстракта использовали три независимые партии. Каждую партию готовили путем смешения трех разных блоков, анализ каждой партии проводили в трех повторностях. Эксперименты по исследованию влияния экстракта на растения и фитопатогены проводили в трех биологических повторностях, а каждый образец анализировали в трех аналитических повторностях. Результаты обрабатывали статистически, рассчитывая среднее арифметическое *M* и стандартные отклонения *σ* с использованием программы Microsoft Excel 2010. Достоверность различий

оценивалось по t-критерию Стьюдента с поправкой Бонферрони и H-критерию Крускала – Уоллиса, уровень значимости достоверности составил 95% [22].

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сложный биохимический состав экстракта указывает на его гетерогенную природу, фактически он содержит в себе многие компоненты, которые характерны как для мицелия вешенки, так и для соломы злаковых растений. При этом их соотношение может быть разным и зависит от особенностей жизнедеятельности гриба (разрушение многих органических веществ, накопление продуктов гидролиза и синтез собственных метаболитов), а также внесения добавок (мел, гипс и пр.) при производстве грибных блоков и особенностей получения данного регулятора путем высушивания субстрата с последующей водной экстракцией. Основные компоненты экстракта представлены в табл. 2.

Была определена массовая доля сухого вещества в экстракте, она не превышала 2%. Таким образом, концентрированный экстракт является 2%-м раствором. Ключевыми компонентами экстракта оказались белки, углеводы, гумус и зола, доля свободных аминокислот составила менее 0,1%, а редуцирующих сахаров – не более 0,5%.

Наличие гумуса в составе экстракта свидетельствует о том, что его компоненты, по-видимому, претерпевают изменения аналогично органическому веществу в почве. Расчет коэффициента цветности (E465:E650) показал низкую степень ароматичности гуминовых кислот в

Таблица 2. Биохимическая характеристика экстракта

Table 2. Biochemical characteristics of the extract

Показатель, ед. измерения на 100 мл экстракта	Содержание	Содержание, %
Сухое вещество, г	1,8330±0,3330	1,8300±0,3330
Органическое вещество, г	1,4660±0,1210	1,4660±0,1210
pH	7,2330±0,0880	–
Гумус общий, г:	0,8110±0,0550	0,8110±0,0550
гуминовые кислоты, г	0,4250±0,0160	0,4250±0,0160
фульвовые кислоты, г	0,3960±0,0410	0,3960±0,0410
степень гумификации органического вещества	0,5530	–
отношение E465:E650	3,0430±0,1530	–
Углеводы, г:	0,5690±0,0220	0,5690±0,0220
крахмал, г	0,1170±0,0730	0,1170±0,0730
редуцирующие сахара, г	0,4523±0,0180	0,4523±0,0180
Общий белок, г	0,4920±0,0310	0,4920±0,0310
Свободные аминокислоты, г	0,0840±0,0090	0,0840±0,0090
Хитозан, мг	1,3720±0,0310	Следы
Зола, г	0,3670±0,0280	0,3670±0,0280
Калий, г	0,0550±0,0034	0,0550±0,0034
Кальций, г	0,0788±0,0041	0,0788±0,0041
Фосфор, г	0,0289±0,0037	0,0289±0,0037
Железо, мг	4,0850±0,0424	Следы
Медь, мг	0,0323±0,0026	Следы
Марганец, мг	0,2422±0,0031	Следы
Цинк, мг	0,1429±0,0017	Следы
Нитраты, мг	0,5213±0,0020	Следы

³Методы экспериментальной микологии: справочник / А.И. Дудка, С.П. Вассер, И.А. Элманская [и др.], отв. ред. В.И. Билай. Киев: Наукова думка, 1982. 552 с.

Таблица 3. Доля основных элементов минерального питания в среде Кнопа и экстракте

Table 3. Proportion of the main elements of mineral nutrition in the Knop medium and extract

Элемент/ион	Доля в питательной среде Кнопа, г/л	Доля в 10%-м экстракте, г/л	Соотношение экстракт/среда Кнопа, %	Доля в 100%-м экстракте, г/л	Соотношение экстракт/среда Кнопа, %
K	0,1750	0,05500	31,430	0,5500	314,290
P	0,0445	0,02890	64,940	0,2890	649,440
Ca	0,2440	0,07880	32,300	0,7880	322,950
NO ₃ ⁻	0,7560	0,00052	0,069	0,0052	0,688

составе экстракта, что может свидетельствовать о низкой степени зрелости данных веществ по сравнению с гуминовыми кислотами различных почв [23]. Обнаружение в достаточном количестве хитозана, редуцирующих сахаров и свободных аминокислот также свидетельствует о существенных процессах деструкции [24].

Минеральный состав показывает наличие ключевых элементов минерального питания растений, однако их соотношение не соответствует нормам потребления большинства растений [25]. На основе анализа соотношения питательной среды Кнопа установлена оптимальная доля элементов минерального питания в составе раствора (табл. 3). Из таблицы видно, что 10%-й экстракт фактически обеднен элементами минерального питания и не может удовлетворять потребностям растений при долговременном культивировании в качестве единственного источника минеральных веществ, а 100%-й экстракт, напротив, содержит большинство элементов минерального питания в профицитном количестве. Стоит отметить, что экстракт крайне обеднен нитратным азотом, который является основной формой потребления данного элемента растениями, однако большое содержание органики, по-видимому, может устранять такую недостаточность [26].

В результате испытания разных доз экстракта было установлено, что при концентрациях 10–30% происходит усиление скорости прорастания семян пшеницы, а использование экстракта в концентрациях 90–100% замедляет данный процесс (рис. 1). Следовательно, экстракт способен как активировать, так и замедлять рост и развитие пшеницы. Таким образом, более подробные исследования влияния экстракта на прорастающие семена пшеницы проводились с дозами 10% и 100%, которые наиболее достоверно отличаются от контроля.

Исследование динамики соотношений массовой доли сухого вещества и влаги в прорастающих семенах и проростках пшеницы выявило существенную зависимость от дозы экстракта. Так, через 1 сутки после замачивания было показано уменьшение массовой доли сухого вещества в семенах, прорастающих на 10%-м экстракте, тенденция сохранялась в течение 5 суток. В семенах, культивированных на 100%-м экстракте, достоверных отличий через сутки после замачивания семян выявлено не было. Массовая доля сухого вещества в прорастающих семенах пшеницы при применении 100%-го экстракта была выше на протяжении 2–5 суток прорастания, при этом максимальная разница с контролем фиксировалась на 3-й и 4-е сутки (рис. 2).

Усиление скорости прорастания и снижение доли сухого вещества при действии 10%-го экстракта, а также снижение ростовых реакций и увеличение доли сухого вещества при культивировании на 100%-м экстракте

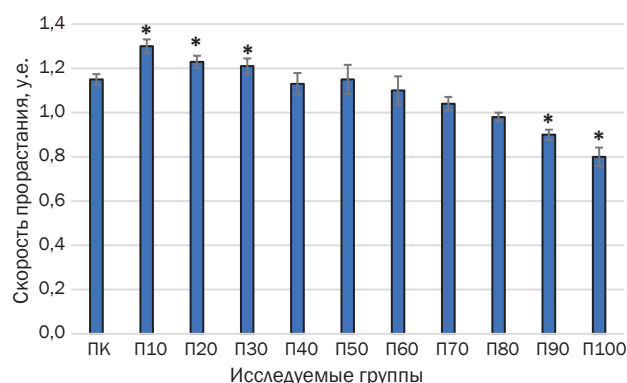


Рис. 1. Скорость прорастания семян пшеницы в зависимости от дозы экстракта (ПК – контрольные растения; П10–П100 – культивирование с применением 10–100%-го экстракта соответственно; * $p \leq 0,05$ относительно контроля по критерию Стьюдента)

Fig. 1. Germination rate of wheat seeds depending on the dose of extract (ПК are control plants, П10–П100 are cultivation using 10–100% extracts, respectively; * $p \leq 0.05$ relative to the control according to Student's criterion)

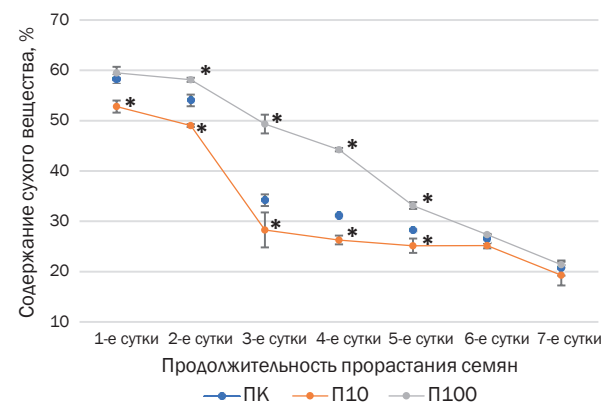


Рис. 2. Динамика содержания массовой доли сухого вещества в прорастающих семенах пшеницы в зависимости от дозы экстракта (обозначения см. на рис. 1)

Fig. 2. Dynamics of the mass fraction content of dry matter in germinating wheat seeds depending on the dose of extract (see Fig. 1 for designations)

относительно контроля, вероятно, обусловлено не только особенностями биохимического состава экстракта, но и соотношением его компонентов. Так, известно, что хитозан в низких дозах (5 мкг/мл) способствует активации процессов прорастания семян [27], а в высоких (0,5–2,0 мг/мл⁻¹) может существенно тормозить рост и развитие растений преимущественно за счет

действия на корни, увеличивая накопление ауксинов, снижая экспрессию генов *WOX5* в апикальной меристеме и останавливая рост корней, способствует увеличению активных форм кислорода [28]. Согласно расчетам, 100%-й экстракт содержит примерно 13,70 мкг/мл хитозана, что практически в 3 раза больше показателя, представленного в работе Р. Ли и др. [27], 10%-й экстракт, в свою очередь, содержит около 1,37 мкг/мл, что в 3,5 раза меньше, однако это не отвергает его возможного стимулирующего действия в данной концентрации. Как отмечает Р. Ли с соавторами, низкие концентрации хитозана способствуют увеличению его адсорбции поверхностью семян, что вполне допускает его ростостимулирующее влияние в менее низких концентрациях, чем изучалось данными авторами.

Известна способность редуцирующих сахаров (глюкозы, фруктозы и пр.) влиять на процессы и редокс-метаболизм прорастающих семян, при этом эффект прямо зависит от их концентрации [29, 30]. В частности, И. Чжао и др. было показано стимулирующее действие экзогенной глюкозы и сахарозы на прорастающие семена кукурузы и их антиоксидантный статус в концентрациях 0,5 ммоль/л [30], а Дж.П. То с соавторами продемонстрировала ингибирующее действие глюкозы в концентрации 0,3 М [31]. Содержание же редуцирующих сахаров в 10%-м экстракте примерно в 5 раз выше по сравнению с дозами, использованными И. Чжао с соавторами, но в 44 раза ниже, чем ростингибирующие дозы, продемонстрированные в работах Дж.П. То и др. Это дает основание считать, что данные концентрации редуцирующих сахаров находятся в зоне активирования процессов прорастания семян. Диаметрально противоположенная картина наблюдалась с концентрацией сахаров в 100%-м экстракте: их содержание было в 50 раз выше, чем упомянутая ростактивирующая доза, и примерно в 4,5 раза ниже, чем описанная ростингибирующая доза.

Исследуемый экстракт фактически является сложной гетерогенной системой, многие его компоненты, по-видимому, обладают регуляторным механизмом. Комплексные регуляторы роста и развития растений, к которым относится данный экстракт, способны влиять на многочисленные физиолого-биохимические процессы, включая клеточный сигналинг, репликацию ДНК, клеточное деление, синтез белка, активацию и ингибирование ферментов, запуск энергетических процессов, активацию про- и антиоксидантной системы и т.д. [1, 2, 10–12, 32]. Одним из важных аспектов регулирования физиологических процессов является регулирование ферментативной антиоксидантной системы растений, от работы которой зависят протекторные реакции растений и, как следствие, устойчивость к среде.

Исследования активности и экспрессии некоторых генов основных антиоксидантных ферментов (супероксиддисмутазы, каталазы и пероксидазы) выявило четкую зависимость изучаемых показателей от дозы экстракта, однако данные реакции были неодинаковы.

При культивировании семян на 10%-м экстракте активность супероксиддисмутазы была достоверно выше контроля, а в опытных группах семян, прорастающих с

применением 100%-го экстракта, активность фермента была ниже, чем в контрольных образцах (рис. 3, а). Схожая динамика была выявлена и при исследовании экспрессии одного из генов *SOD-1* пшеницы (рис. 3, б).

Активность каталазы (рис. 4, а) и экспрессия исследуемого гена *CAT* (рис 4, б) в прорастающих семенах во всех опытных группах не отличались от контрольных образцов.

Оценка активности растворимой пероксидазы и экспрессии одного из ее генов показала результат, отличный от показателей других исследуемых ферментов антиоксидантной системы. В семенах, прорастающих как на 10%-м, так и на 100%-м экстракте, активность пероксидазы была ниже, чем в контроле (рис. 5, а), экспрессия гена *POD* не отличалась от контроля в группе семян, культивируемых на 10%-м экстракте, и была меньше в образцах, выращенных на 100%-м экстракте (рис. 5, б).

Механизм, лежащий в основе изменения антиоксидантных систем растений под действием экстракта, вероятнее всего, связан с действием элиситоров (в том числе хитозана, содержащегося в исследуемом экстракте) или эффекторов на изучаемые прорастающие семена [33]. Считается, что одной из первых реакций растений на действие элиситоров является генерация активных форм кислорода [33–35]. Активные формы кислорода, в свою очередь, могут выступать мессенджерами, запускающими реакции ответа растений на элиситорное воздействие [9, 35, 36], тем самым они способствуют активации или подавлению антиоксидантных систем растений [33, 37]. Так, усиление активности супероксиддисмутазы в прорастающих семенах пшеницы при использовании 10%-го экстракта, по-видимому, связано с активацией экспрессии генов за счет сигнализации элиситорами, содержащимися в экстракте. Похожие результаты были продемонстрированы при действии дрожжевых экстрактов на каллусные культуры *Linum grandiflorum* Desf., что приводило к усилению биосинтеза фенольных соединений [13]. При обработке гликопротеиновым элиситором, выделенным из культуры гриба *Magnaporthe oryzae*, была индуцирована антиоксидантная активность в листьях *Oryza sativa* L. [38].

Не стоит забывать о возможном влиянии на изменение антиоксидантных систем растений гуминовых веществ, содержащихся в экстракте. Например, была продемонстрирована способность гуминовых веществ снижать у пшеницы биотический стресс, вызванный патогенным грибом *Fusarium graminearum* [39]. Внекорневое применение гуминовых веществ повышало концентрацию антиоксидантов (β -токоферол, β -каротин и аскорбиновая кислота) и увеличивало активность супероксиддисмутазы в тканях злаковых растений (*Festuca arundinacea* Schreb, *Poa pratensis* L., *Agrostis palustris* Huds.)⁴. Была продемонстрирована способность гуминовых веществ снижать уровень солевого стресса у кормового сорго [40], что способствовало усилению активности антиоксидантных ферментов и снижению уровня перекисного окисления липидов. Эти сведения

⁴Zhang X. Influence of plant growth regulators on turf grass growth, antioxidant status, and drought tolerance: PhD thesis. Blacksburg: Virginia Polytechnic Institute and State University, 1997. 144 p.

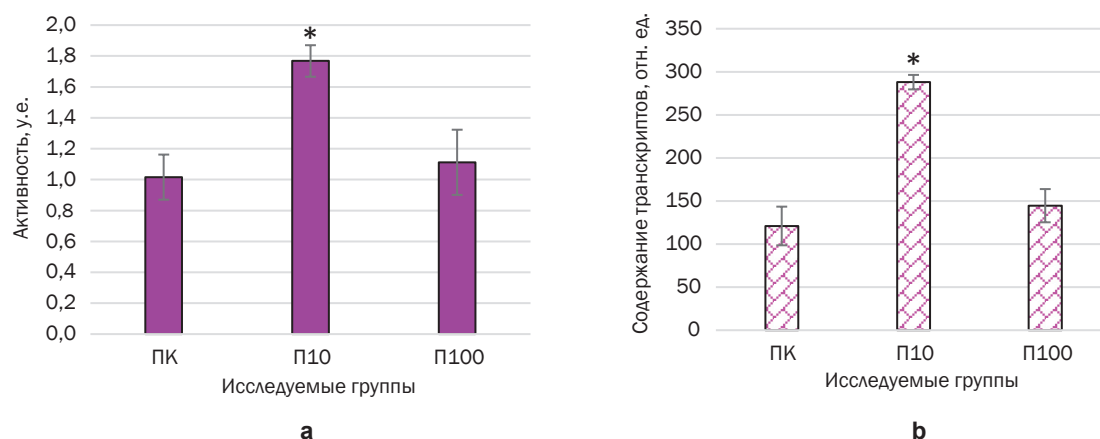


Рис. 3. Влияние дозы экстракта на активность супероксиддисмутазы (а) и содержание транскриптов гена *SOD-1* (b) в прорастающих семенах пшеницы (обозначения см. на рис. 1)

Fig. 3. Effect of extract dose on superoxide dismutase activity (a) and *SOD-1* gene transcript content (b) in germinating wheat seeds (see Fig. 1 for designations)

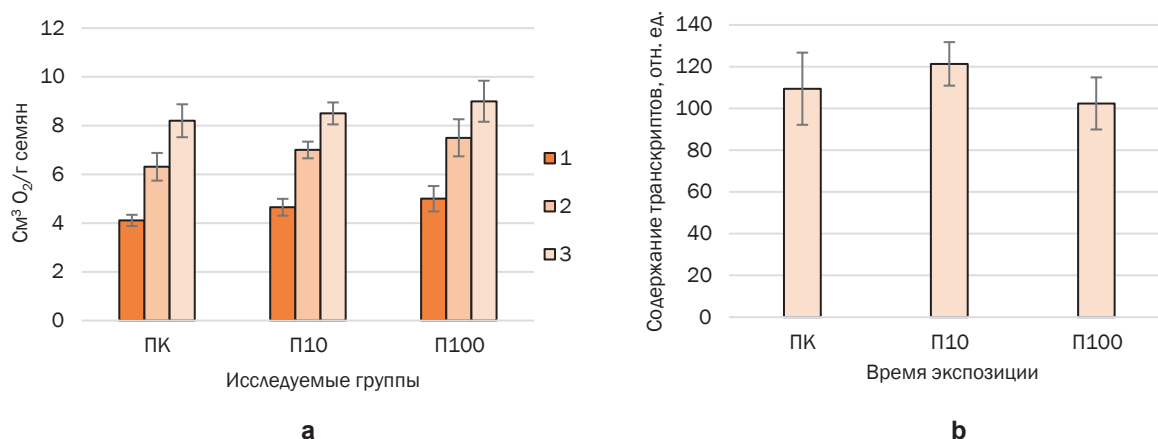


Рис. 4. Влияние дозы экстракта на активность каталазы (а) и содержание транскриптов гена *CAT* (b) в прорастающих семенах пшеницы (1, 2, 3 – время фиксации активности фермента, мин) (обозначения см. на рис. 1)

Fig. 4. Effect of extract dose on catalase activity (a) and the content of *CAT* gene transcripts (b) in germinating wheat seeds (1, 2, 3 – time of enzyme activity recording, min) (see Fig. 1 for designations)

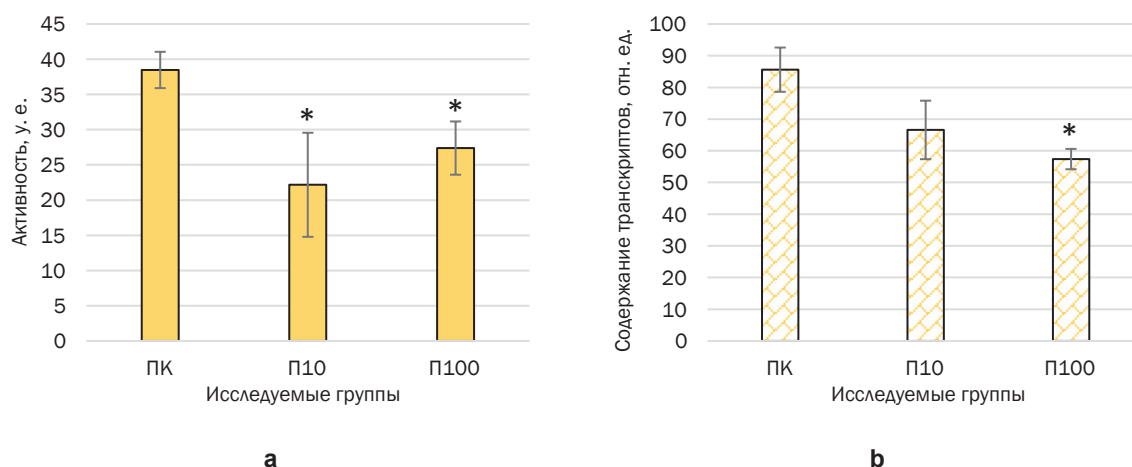


Рис. 5. Влияние дозы экстракта на активность пероксидазы (а) и содержание транскриптов гена *POD* (b) в прорастающих семенах пшеницы (обозначения см. на рис. 1)

Fig. 5. Effect of extract dose on the dynamics of peroxidases activity (a) and the content of *POD* gene transcripts (b) in germinating seeds and wheat sprouts (see Fig. 1 for designations)

Таблица 4. Влияние экстракта на морфометрические показатели некоторых фитопатогенов, культивируемых на жидкой и плотной питательных средах Чапека – Докса (обозначения см. на рис. 1)

Table 4. Effect of the extract on the morphometric parameters of some phytopathogens cultivated on liquid and dense nutrient media of Chapek – Dox (see Fig. 1 for designations)

Показатель	Вид гриба	Контроль	Действие 10%-го экстракта
Масса гриба, г	<i>Aspergillus niger</i>	0,447±0,026	*0,072±0,005
	<i>Aspergillus alternata</i>	0,347±0,027	*0,062±0,002
Радиус колоний, мм	<i>Aspergillus niger</i>	35,633±1,257	*4,533±0,219
	<i>Aspergillus alternata</i>	46,233±1,868	*3,033±0,186

Примечание. * – достоверность в соответствии с критерием Стьюдента, обозначения см. на рис. 1

согласуются с полученными в данной работе. Таким образом, усиление активности антиоксидантных ферментов и экспрессии их генов, помимо прочего, может быть обусловлено, с одной стороны, умеренным наличием гуминовых веществ в составе 10%-го экстракта, с другой – подавлением работы антиоксидантных систем из-за высокого содержания гуминовых веществ.

Эксперимент по влиянию экстракта на пораженность прорастающих семян показал высокую степень зараженности патогенами у исследуемых семян пшеницы (рис. 6). Природа патогенов оказалась разнообразной, однако основными были плесневые микромицеты (визуально идентифицированные как *Mucor racemosus*). Экстракт с дозой 10% существенно снижал количество пораженных семян, а применение 100%-го экстракта на протяжении всего наблюдения почти полностью подавляло рост фитопатогенов.

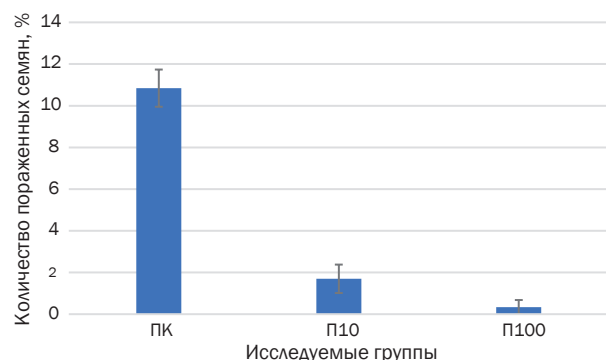


Рис. 6. Степень пораженности фитопатогенной микрофлорой прорастающих семян в зависимости от дозы экстракта ($n = 300$) (обозначения см. на рис. 1)

Fig. 6. Degree of infection of germinating seeds by phytopathogenic microflora depending on the dose of extract ($n = 300$) (see Fig. 1 for designations)

Экстракт с концентрацией 10% от массы питательных сред существенно подавлял рост и развитие грибов. При культивировании на жидкой питательной среде с добавлением экстракта было зафиксировано многократное снижение более чем в 6 раз массы гриба *Aspergillus niger* и более чем в 7 раз массы гриба *Alternaria alternata*. Радиус колоний у микромицета *Aspergillus niger* уменьшался почти в 8 раз, а у фитопатогена *Alternaria alternata* – более чем в 15 раз (табл. 4).

Существенная ростингибирующая способность экстракта в отношении микромицетов, по-видимому,

обусловлена, с одной стороны, наличием метаболитов, препятствующих росту и развитию фитопатогенов, с другой – активацией общего иммунитета растений за счет элиситерного действия экстракта. Например, известна способность хитозана как отдельно, так и в составе композитов ингибировать рост и развитие фитопатогенов [41, 42] и усиливать иммунитет растений, в том числе путем активации антиоксидантных систем [33, 37]. Роль гуминовых веществ неоднозначна: демонстрировалось подавляющее, стимулирующее и нейтральное действие гуминовых веществ на культуры микромицетов [43, 44]. Кроме того, возможно наличие в составе экстракта аллелопатов вешенки, которые блокируют рост и развитие многих патогенных грибов [45].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В связи с вышесказанным можно сделать следующие выводы:

1. Экстракт из отработанного соломенного субстрата вешенки – сложная гетерогенная структура, обладающая рострегуляторным и протекторным действием, содержащая компоненты живых систем (белки, углеводы), вещества, свидетельствующие о процессах деструкции (свободные аминокислоты, редуцирующие сахара, хитозан), гумификации (гуминовые и фульвовые кислоты), а также минеральные компоненты.

2. Экстракт в относительно низких концентрациях (10–30%) способствует усилению прорастания семян пшеницы, а в высоких по сравнению с маточным раствором концентрациях (90–100%), напротив, ингибирует ростовые процессы.

3. Применение 10%-го экстракта усиливало активность супероксиддисмутазы и экспрессию одного из генов *SOD-1*, не влияло на активность каталазы и содержание транскриптов исследуемых генов *CAT* и *POD*, но подавляло активность пероксидазы. Культивирование семян с применением 100%-го экстракта не повлияло на активность супероксиддисмутазы, каталазы и содержание транскриптов исследуемых генов, но подавляло активность пероксидазы и экспрессию изучаемого гена *POD*.

4. Выявлено существенное дозозависимое ингибирующее влияние как 10%-го, так и 100%-го экстракта на рост и развитие фитопатогенов, что способствовало снижению общей степени пораженности семян пшеницы. Продемонстрировано многократное снижение массы мицелия и рост колоний *Aspergillus niger* и *Alternaria alternata* при добавлении экстракта в среду Чапека – Докса в количестве 10%.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Ruzzi M., Colla G., Rouphael Y. Editorial: Biostimulants in agriculture II: towards a sustainable future // *Frontiers in Plant Science*. 2024. Vol. 15. P. 1427283. DOI: 10.3389/fpls.2024.1427283.
2. Тарасов С.С., Михалев Е.В., Речкин А.И., Крутова Е.К. Регуляторы роста и развития растений: классификация, природа и механизм действия // *Агрохимия*. 2023. N 9. С. 65–80. DOI: 10.31857/S0002188123090120. EDN: YUDEAW.
3. Bartucca M.L., Cerri M., Del Buono D., Forni C. Use of biostimulants as a new approach for the improvement of phytoremediation performance – a review // *Plants (Basel)*. 2022. Vol. 11, no. 15. P. 1946. DOI: 10.3390/plants11151946.
4. Rao J.R., Watabe M., Stewart T.A., Millar B.C., Moore J.E. Pelleted organo-mineral fertilisers from composted pig slurry solids, animal wastes and spent mushroom compost for amenity grasslands // *Waste Management*. 2007. Vol. 27, no. 9. P. 1117–1128. DOI: 10.1016/j.wasman.2006.06.010.
5. Chang K.-L., Chen X.-M., Sun J., Liu J., Sun S., Yang Z., et al. Spent mushroom substrate biochar as a potential amendment in pig manure and rice straw composting processes // *Environmental Technology*. 2017. Vol. 38, no. 13–14. P. 1765–1769. DOI: 10.1080/09593330.2016.1234000.
6. Wan Mahari W.A., Peng W., Nam W.L., Yang H., Lee X.Y., Lee Y.K., et al. A review on valorization of oyster mushroom and waste generated in the mushroom cultivation industry // *Journal of Hazardous Materials*. 2020. Vol. 400. P. 123156. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2020.123156.
7. Monda H., Cozzolino V., Vinci G., Spaccini R., Piccolo A. Molecular characteristics of water-extractable organic matter from different composted biomasses and their effects on seed germination and early growth of maize // *Science of the Total Environment*. 2017. Vol. 590–591. P. 40–49. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2017.03.026.
8. Chen H., Mao L., Zhao N., Xia C., Liu J., Kubicek C.P., et al. Verification of *TRI3* acetylation of trichodermol to trichodermin in the plant endophyte *Trichoderma taxi* // *Frontiers in Microbiology*. 2021. Vol. 12. P. 731425. DOI: 10.3389/fmicb.2021.731425.
9. Тарчевский И.А. Сигнальные системы клеток растений. М.: Наука, 2002. 293 с.
10. Guo J., Cheng Y. Advances in fungal elicitor-triggered plant immunity // *International Journal of Molecular Sciences*. 2022. Vol. 23, no. 19. P. 12003. DOI: 10.3390/ijms231912003.
11. Pršić J., Ongena M. Elicitors of plant immunity triggered by beneficial bacteria // *Frontiers in Plant Science*. 2020. Vol. 11. P. 594530. DOI: 10.3389/fpls.2020.594530.
12. Alcalde M.A., Perez-Matas E., Escrich A., Cusido R.M., Palazon J., Bonfill M. Biotic elicitors in adventitious and hairy root cultures: a review from 2010 to 2022 // *Molecules*. 2022. Vol. 27, no. 16. P. 5253. DOI: 10.3390/molecules27165253.
13. Goncharuk E.A., Saibel O.L., Zaitsev G.P., Zagorskina N.V. The elicitor effect of yeast extract on the accumulation of phenolic compounds in *Linum grandiflorum* cells cultured *in vitro* and their antiradical activity // *Biology Bulletin*. 2022. Vol. 49. P. 620–628. DOI: 10.1134/S1062359022060061.
14. Морозов А.И. Грибы: руководство по разведению. Донецк: Сталкер, 2000. 304 с.
15. Lowry O.N., Rosenbrough N.J., Farr A.L., Randall R.J. Protein measurement with the Folin phenol reagent // *Journal of Biological Chemistry*. 1951. Vol. 193, no. 1. P. 265–275. DOI: 10.1016/S0021-9258(19)52451-6.
16. Агрохимические методы исследования почв / отв. ред. А.В. Соколов. М.: Наука, 1975. 656 с.
17. Методы биохимического исследования растений / под ред. А.И. Ермакова. Л.: Колос, 1972. 456 с.
18. Muzzarelli R.A.A. Colorimetric determination of chitosan // *Analytical Biochemistry*. 1998. Vol. 260, no. 2. P. 255–257. DOI: 10.1006/abio.1998.2705.
19. Zhang G., Xu J., Wang Y., Sun X., Huang S., Huang L., et al. Combined transcriptome and metabolome analyses reveal the mechanisms of ultrasonication improvement of brown rice germination // *Ultrasonics Sonochemistry*. 2022. Vol. 91. P. 106239. DOI: 10.1016/j.ultsonch.2022.106239.
20. Poleskaya O.G., Kashirina E.I., Alekhina N.D. Changes in the activity of antioxidant enzymes in wheat leaves and roots as a function of nitrogen source and supply // *Russian Journal of Plant Physiology*. 2004. Vol. 51. P. 615–620. DOI: 10.1023/B:RUPP.0000040746.66725.77.
21. Молекулярно-генетические и биохимические методы в современной биологии растений / под редакцией В.В. Кузнецова, В.В. Кузнецова, Г.А. Романова. М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2011. 487 с. EDN: QKUIDH.
22. Гланц С. Медико-биологическая статистика / пер. с англ. М.: Практика, 1999. 462 с.
23. Бажина Н.Л., Ондар Е.Э., Дерябина Ю.М. Специфика поглощения света в видимой и ультрафиолетовой области спектра гуминовыми кислотами почв западной части территории Тувы // *Вестник Оренбургского государственного университета*. 2014. N 6. С. 189–194. EDN: SNRJN.
24. Lopez-Moya F., Suarez-Fernandez M., Lopez-Llorca L.V. Molecular mechanisms of chitosan interactions with fungi and plants // *International Journal of Molecular Sciences*. 2019. Vol. 20, no. 2. P. 332. DOI: 10.3390/ijms20020332.
25. Rouached H., Tran L.-S.P. Regulation of plant mineral nutrition: transport, sensing and signaling // *International Journal of Molecular Sciences*. 2015. Vol. 16, no. 12. P. 29717–29719. DOI: 10.3390/ijms161226198.
26. Чистяков И.В., Трофимов Г.Я., Лысак А.В., Степанов А.А. Изменение состава и свойств гуминовых кислот под влиянием микроорганизмов // *Вестник Московского университета. Серия 17: Почвоведение*. 2013. N 1. С. 54–59. EDN: PYWIBJ.
27. Li R., He J., Xie H., Wang W., Bose S.K., Sun Y., Hu J., et al. Effects of chitosan nanoparticles on seed germination and seedling growth of wheat (*Triticum aestivum* L.) // *International Journal of Biological Macromolecules*. 2019. Vol. 126. P. 91–100. DOI: 10.1016/j.ijbiomac.2018.12.118.
28. Lopez-Moya F., Escudero N., Zavala-Gonzalez E.A., Esteve-Bruna D., Blázquez M.A., Alabadi D., et al. Induction of auxin biosynthesis and *WOX5* repression mediate changes in root development in *Arabidopsis* exposed to chitosan // *Scientific Reports*. 2017. Vol. 7. P. 16813. DOI: 10.1038/s41598-017-16874-5.

29. Mishra B.S., Sharma M., Laxmi A. Role of sugar and auxin crosstalk in plant growth and development // *Physiologia Plantarum*. 2022. Vol. 174, no. 1. P. e13546. DOI: 10.1111/ppl.13546.
30. Zhao Y., Yang K., Li Z., Zhao C., Xu J., Hu X., et al. Alleviation of salt stress during maize seed germination by presoaking with exogenous sugar // *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao*. 2015. Vol. 26, no. 9. P. 2735–2742.
31. To J.P., Reiter W.-D., Gibson S.I. Mobilization of seed storage lipid by *Arabidopsis* seedlings is retarded in the presence of exogenous sugars // *BMC Plant Biology*. 2002. Vol. 2. P. 4. DOI: 10.1186/1471-2229-2-4.
32. Pereira C., Dias M.I., Petropoulos S.A., Plexida S., Chrysargyris A., Tzortzakis N., et al. The effects of biostimulants, biofertilizers and water-stress on nutritional value and chemical composition of two spinach genotypes (*Spinacia oleracea* L.) // *Molecules*. 2019. Vol. 24, no. 24. P. 4494. DOI: 10.3390/molecules24244494.
33. Guo J., Cheng Y. Advances in fungal elicitor-triggered plant immunity // *International Journal of Molecular Sciences*. 2022. Vol. 23, no. 19. P. 12003. DOI: 10.3390/ijms231912003.
34. Abdul Malik N.A., Kumar I.S., Nadarajah K. Elicitor and receptor molecules: orchestrators of plant defense and immunity // *International Journal of Molecular Sciences*. 2020. Vol. 21, no. 3. P. 963. DOI: 10.3390/ijms21030963.
35. Hasanuzzaman M., Bhuyan M.H.M.B., Zulfiqar F., Raza A., Mohsin S.M., Mahmud J.A., et al. Reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under abiotic stress: revisiting the crucial role of a universal defense regulator // *Antioxidants*. 2020. Vol. 9, no. 8. P. 681. DOI: 10.3390/antiox9080681.
36. Marti L., Savatin D.-V., Gigli-Bisceglia N., de Turris V., Cervone F., De Lorenzo G. The intracellular ROS accumulation in elicitor-induced immunity requires the multiple organelle-targeted *Arabidopsis* NPK1-related protein kinases // *Plant, Cell & Environment*. 2021. Vol. 44, no. 3. P. 931–947. DOI: 10.1111/pce.13978.
37. Fang Y., Gu Y. Regulation of plant immunity by nuclear membrane-associated mechanisms // *Frontiers in Immunology*. 2021. Vol. 12. P. 771065. DOI: 10.3389/fimmu.2021.771065.
38. Li Z., Zhang Y., Peng D., Wang X., Peng Y., He X., et al. Corrigendum: polyamine regulates tolerance to water stress in leaves of white clover associated with antioxidant defense and dehydrin genes via involvement in calcium messenger system and hydrogen peroxide signaling // *Frontiers in Physiology*. 2016. Vol. 7. P. 52. DOI: 10.3389/fphys.2016.00052.
39. Sakr M.T., El-Sarkassy N.M., Fuller M.P. Exogenously applied antioxidants and biostimulants counteract the adverse effect of biotic stress in wheat plant // *Agricultural Research & Technology: Open Access Journal*. 2017. Vol. 12, no. 4. P. 555853. DOI: 10.19080/ARTOAJ.2017.12.555853.
40. Ali A.Y.A., Zhou G., Elsidig A.M., Zhu G., Meng T., et al. Effects of jasmonic acid in foliar spray and an humic acid amendment to saline soils on forage sorghum plants' growth and antioxidant defense system // *PeerJ*. 2022. Vol. 10. P. e13793. DOI: 10.7717/peerj.13793.
41. Karamchandani B.M., Maurya P.A., Dalvi S.G., Waghmode S., Sharma D., Rahman P.K.S.M., et al. Synergistic activity of rhamnolipid biosurfactant and nanoparticles synthesized using fungal origin chitosan against phytopathogens // *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*. 2022. Vol. 10. P. 917105. DOI: 10.3389/fbioe.2022.917105.
42. Saberi Riseh R., Vatankhah M., Hassanisaadi M., Kennedy J.F. Chitosan/silica: a hybrid formulation to mitigate phytopathogens // *International Journal of Biological Macromolecules*. 2023. Vol. 239. P. 124192. DOI: 10.1016/j.ijbiomac.2023.124192.
43. Loffredo E., Berloco M., Senesi N. The role of humic fractions from soil and compost in controlling the growth in vitro of phytopathogenic and antagonistic soil-borne fungi // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2008. Vol. 69, no. 3. P. 350–357. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2007.11.005.
44. Fedoseeva E.V., Tereshina V.M., Danilova O.A., Ianutsevich E.A., Yakimenko O.S., Terekhova V.A. Effect of humic acid on the composition of osmolytes and lipids in a melanin-containing phytopathogenic fungus *Alternaria alternata* // *Environmental Research*. 2021. Vol. 193. P. 110395. DOI: 10.1016/j.envres.2020.110395.
45. Zhang B., Li X., Zhang L., Gu L., Feng F., Li M., et al. Alleviatory effect of spent *Pleurotus eryngii* Quel substrate on replant problem of *Rehmannia glutinosa* Libosch // *International Journal of Phytoremediation*. 2018. Vol. 20, no. 1. P. 61–67. DOI: 10.1080/15226514.2017.1337064.

REFERENCES

1. Ruzzi M., Colla G., Roupheal Y. Editorial: Biostimulants in agriculture II: towards a sustainable future. *Frontiers in Plant Science*. 2024;15:1427283. DOI: 10.3389/fpls.2024.1427283.
2. Tarasov S.S., Mikhalev E.V., Rechkin A.I., Krutova E.K. Plant growth and development regulators: classification, nature and mechanism of action. *Agrokhimiya*. 2023;9:65–80. (In Russian). DOI: 10.31857/S0002188123090120. EDN: YUDEAW.
3. Bartucca M.L., Cerri M., Del Buono D., Forni C. Use of biostimulants as a new approach for the improvement of phytoremediation performance – a review. *Plants (Basel)*. 2022;11(15):1946. DOI: 10.3390/plants11151946.
4. Rao J.R., Watabe M., Stewart T.A., Millar B.C., Moore J.E. Pelleted organo-mineral fertilisers from composted pig slurry solids, animal wastes and spent mushroom compost for amenity grasslands. *Waste Management*. 2007;27(9):1117–1128. DOI: 10.1016/j.wasman.2006.06.010.
5. Chang K.-L., Chen X.-M., Sun J., Liu J., Sun S., Yang Z., et al. Spent mushroom substrate biochar as a potential amendment in pig manure and rice straw composting processes. *Environmental Technology*. 2017;38(13-14):1765–1769. DOI: 10.1080/09593330.2016.1234000.
6. Wan Mahari W.A., Peng W., Nam W.L., Yang H., Lee X.Y., Lee Y.K., et al. A review on valorization of oyster mushroom and waste generated in the mushroom cultivation industry. *Journal of Hazardous Materials*. 2020;400:123156. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2020.123156.
7. Monda H., Cozzolino V., Vinci G., Spaccini R., Piccolo A. Molecular characteristics of water-extractable organic matter from different composted biomasses and their effects on seed germination and early growth of maize. *Science of the Total Environment*. 2017;590-591:40–49. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2017.03.026.
8. Chen H., Mao L., Zhao N., Xia C., Liu J., Kubicek C.P., et al. Verification of *TRI3* acetylation of trichodermol to

trichodermin in the plant endophyte *Trichoderma taxi*. *Frontiers in Microbiology*. 2021;12:731425. DOI: 10.3389/fmicb.2021.731425.

9. Tarchevskii I.A. *Plant cell signaling systems*. Moscow: Nauka; 2002, 293 p. (In Russian).

10. Guo J., Cheng Y. Advances in fungal elicitor-triggered plant immunity. *International Journal of Molecular Sciences*. 2022;23(19):12003. DOI: 10.3390/ijms231912003.

11. Pršić J., Ongena M. Elicitors of plant immunity triggered by beneficial bacteria. *Frontiers in Plant Science*. 2020;11:594530. DOI: 10.3389/fpls.2020.594530.

12. Alcalde M.A., Perez-Matas E., Escrich A., Cusido R.M., Palazon J., Bonfill M. Biotic elicitors in adventitious and hairy root cultures: a review from 2010 to 2022. *Molecules*. 2022;27(16):5253. DOI: 10.3390/molecules27165253.

13. Goncharuk E.A., Saibel O.L., Zaitsev G.P., Zagorskina N.V. The elicitor effect of yeast extract on the accumulation of phenolic compounds in *Linum grandiflorum* cells cultured *in vitro* and their antiradical activity. *Biology Bulletin*. 2022;49:620-628. DOI: 10.1134/S1062359022060061.

14. Morozov A.I. *Mushrooms: breeding guide*. Donetsk: Stalker; 2000, 304 p. (In Russian).

15. Lowry O.N., Rosenbrough N.J., Farr A.L., Randall R.J. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *Journal of Biological Chemistry*. 1951;193(1):265-275. DOI: 10.1016/S0021-9258(19)52451-6.

16. Sokolov A.V. *Agrochemical methods of soil research*. Moscow: Nauka; 1975, 656 p. (In Russian).

17. Ermakov A.I. *Methods of biochemical research of plants*. Leningrad: Kolos; 1972, 456 p. (In Russian).

18. Muzzarelli R.A.A. Colorimetric determination of chitosan. *Analytical Biochemistry*. 1998;260(2):255-257. DOI: 10.1006/abio.1998.2705.

19. Zhang G., Xu J., Wang Y., Sun X., Huang S., Huang L., et al. Combined transcriptome and metabolome analyses reveal the mechanisms of ultrasonication improvement of brown rice germination. *Ultrasonics Sonochemistry*. 2022;91:106239. DOI: 10.1016/j.ultsonch.2022.106239.

20. Polesskaya O.G., Kashirina E.I., Alekhina N.D. Changes in the activity of antioxidant enzymes in wheat leaves and roots as a function of nitrogen source and supply. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2004;51:615-620. DOI: 10.1023/B:RUPP.0000040746.66725.77.

21. Kuznetsov V.V., Kuznetsov V.V., Romanov G.A. *Molecular genetics and biochemical methods in modern plant biology*. Moscow: BINOM. Laboratoriya znaniy; 2011, 487 p. (In Russian).

22. Glantz S.A. *Primer of biostatistics*; 1992, 472 p. (Russ. ed.: *Mediko-biologicheskaya statistika*. Moscow: Praktika; 1999, 462 p.).

23. Bazhina N.L., Ondar E.E., Deryabina Y.M. Specificity light absorption in visible and ultraviolet regions of humic acids of soils western part of the territory Tuva. *Vestnik of the Orenburg State University*. 2014;6:189-194. (In Russian). EDN: SNRJN.

24. Lopez-Moya F., Suarez-Fernandez M., Lopez-Llorca L.V. Molecular mechanisms of chitosan interactions with fungi and plants. *International Journal of Molecular Sciences*. 2019;20(2):332. DOI: 10.3390/ijms20020332.

25. Rouached H., Tran L.-S.P. Regulation of plant mineral nutrition: transport, sensing and signaling. *International Journal of Molecular Sciences*. 2015;16(12):29717-29719. DOI: 10.3390/ijms161226198.

26. Chistyakov I.V., Trofimov S.Ya., Lysak L.V., Stepanov A.A. Changes in the composition and properties of humic acids under the influence of microorganisms. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 17: Pochvovedenie*. 2013;1:54-59. (In Russian). EDN: PYWIBJ.

27. Li R., He J., Xie H., Wang W., Bose S.K., Sun Y., Hu J., et al. Effects of chitosan nanoparticles on seed germination and seedling growth of wheat (*Triticum aestivum* L.). *International Journal of Biological Macromolecules*. 2019;126:91-100. DOI: 10.1016/j.ijbiomac.2018.12.118.

28. Lopez-Moya F., Escudero N., Zavala-Gonzalez E.A., Esteve-Bruna D., Blázquez M.A., Alabadi D., et al. Induction of auxin biosynthesis and WOX5 repression mediate changes in root development in Arabidopsis exposed to chitosan. *Scientific Reports*. 2017;7:16813. DOI: 10.1038/s41598-017-16874-5.

29. Mishra B.S., Sharma M., Laxmi A. Role of sugar and auxin crosstalk in plant growth and development. *Physiologia Plantarum*. 2022;174(1):e13546. DOI: 10.1111/ppl.13546.

30. Zhao Y., Yang K., Li Z., Zhao C., Xu J., Hu X., et al. Alleviation of salt stress during maize seed germination by presoaking with exogenous sugar. *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao*. 2015;26(9):2735-2742.

31. To J.P., Reiter W.-D., Gibson S.I. Mobilization of seed storage lipid by Arabidopsis seedlings is retarded in the presence of exogenous sugars. *BMC Plant Biology*. 2002;2:4. DOI: 10.1186/1471-2229-2-4.

32. Pereira C., Dias M.I., Petropoulos S.A., Plexida S., Chrysargyris A., Tzortzakakis N., et al. The effects of biostimulants, biofertilizers and water-stress on nutritional value and chemical composition of two spinach genotypes (*Spinacia oleracea* L.). *Molecules*. 2019;24(24):4494. DOI: 10.3390/molecules24244494.

33. Guo J., Cheng Y. Advances in fungal elicitor-triggered plant immunity. *International Journal of Molecular Sciences*. 2022;23(19):12003. DOI: 10.3390/ijms231912003.

34. Abdul Malik N.A., Kumar I.S., Nadarajah K. Elicitor and receptor molecules: orchestrators of plant defense and immunity. *International Journal of Molecular Sciences*. 2020;21(3):963. DOI: 10.3390/ijms21030963.

35. Hasanuzzaman M., Bhuyan M.H.M.B., Zulfiqar F., Raza A., Mohsin S.M., Mahmud J.A., et al. Reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under abiotic stress: revisiting the crucial role of a universal defense regulator. *Antioxidants*. 2020;9(8):681. DOI: 10.3390/antiox9080681.

36. Marti L., Savatin D.-V., Gigli-Bisceglia N., de Turris V., Cervone F., De Lorenzo G. The intracellular ROS accumulation in elicitor-induced immunity requires the multiple organelle-targeted Arabidopsis NPK1-related protein kinases. *Plant, Cell & Environment*. 2021;44(3):931-947. DOI: 10.1111/pce.13978.

37. Fang Y., Gu Y. Regulation of plant immunity by nuclear membrane-associated mechanisms. *Frontiers in Immunology*. 2021;12:771065. DOI: 10.3389/fimmu.2021.771065.

38. Li Z., Zhang Y., Peng D., Wang X., Peng Y., He X., et al. Corrigendum: polyamine regulates tolerance to water stress in leaves of white clover associated with antioxidant defense and dehydrin genes via involvement in calcium messenger system and hydrogen peroxide signaling. *Frontiers in Physiology*. 2016;7:52. DOI: 10.3389/fphys.2016.00052.

39. Sakr M.T., El-Sarkassy N.M., Fuller M.P. Exogenously applied antioxidants and biostimulants counteract the adverse effect of biotic stress in wheat plant. *Agricultural Research & Technology: Open Access Journal*. 2017;12(4):555853. DOI: 10.19080/ARTOAJ.2017.12.555853.

40. Ali A.Y.A., Zhou G., Elsiddig A.M., Zhu G., Meng T., et al. Effects of jasmonic acid in foliar spray and an humic acid amendment to saline soils on forage sorghum plants' growth and antioxidant defense system. *PeerJ*. 2022;10:e13793. DOI: 10.7717/peerj.13793.

41. Karamchandani B.M., Maurya P.A., Dalvi S.G., Waghmode S., Sharma D., Rahman P.K.S.M., et al. Synergistic activity of rhamnolipid biosurfactant and nanoparticles synthesized using fungal origin chitosan against phytopathogens. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*. 2022;10:917105. DOI: 10.3389/fbioe.2022.917105.

42. Saberi Riseh R., Vatankhah M., Hassanisaadi M., Kennedy J.F. Chitosan/silica: a hybrid formulation to

mitigate phytopathogens. *International Journal of Biological Macromolecules*. 2023;239:124192. DOI: 10.1016/j.ijbiomac.2023.124192.

43. Loffredo E., Berloco M., Senesi N. The role of humic fractions from soil and compost in controlling the growth in vitro of phytopathogenic and antagonistic soil-borne fungi. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2008;69(3):350-357. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2007.11.005.

44. Fedoseeva E.V., Tereshina V.M., Danilova O.A., Ianutsevich E.A., Yakimenko O.S., Terekhova V.A. Effect of humic acid on the composition of osmolytes and lipids in a melanin-containing phytopathogenic fungus *Alternaria alternate*. *Environmental Research*. 2021;193:110395. DOI: 10.1016/j.envres.2020.110395.

45. Zhang B., Li X., Zhang L., Gu L., Feng F., Li M., et al. Alleviatory effect of spent *Pleurotus eryngii* Quel substrate on replant problem of *Rehmannia glutinosa* Libosch. *International Journal of Phytoremediation*. 2018;20(1):61-67. DOI: 10.1080/15226514.2017.1337064.

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Тарасов Сергей Сергеевич,

старший преподаватель,
Нижегородский государственный
агротехнологический университет,
603107, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, 97,
Российская Федерация,
✉ tarasov_ss@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0001-7774-6968>

Михалев Евгений Васильевич,

к.с.-х.н., доцент, доцент,
Нижегородский государственный
агротехнологический университет,
603107, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, 97,
Российская Федерация,
zajakyn1898@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0003-4320-8410>

Крутова Елена Константиновна,

к.б.н., доцент, заведующий кафедрой,
Нижегородский государственный
агротехнологический университет,
603107, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, 97,
Российская Федерация,
elena.krutova@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-0456-7923>

INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Sergei S. Tarasov,

Senior Lecturer,
Nizhny Novgorod State Agrotechnological University,
97, Gagarin Ave., Nizhny Novgorod, 603107,
Russian Federation,
✉ tarasov_ss@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0001-7774-6968>

Evgeny V. Mikhalev,

Cand. Sci. (Agriculture), Associate Professor, Associate
Professor,
Nizhny Novgorod State Agrotechnological University,
97, Gagarin Ave., Nizhny Novgorod, 603107,
Russian Federation,
zajakyn1898@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0003-4320-8410>

Elena K. Krutova,

Cand. Sci. (Biology), Associate Professor,
Head of the Department,
Nizhny Novgorod State Agrotechnological University,
97, Gagarin Ave., Nizhny Novgorod, 603107,
Russian Federation,
elena.krutova@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-0456-7923>

Вклад авторов

С.С. Тарасов – разработка концепции, разработка методологии, формальный анализ, проведение исследования, предоставление ресурсов, разработка программного обеспечения, валидация результатов, визуализация, написание черновика рукописи, редактирование рукописи.
Е.В. Михалев – формальный анализ, предоставление ресурсов, научное руководство, валидация результатов, редактирование рукописи.
Е.К. Крутова – курирование данных, формальный анализ, получение финансирования, административное руководство исследовательским проектом, предоставление ресурсов, научное руководство, валидация результатов, редактирование рукописи.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.

Информация о статье

Поступила в редакцию 05.10.2024.
Одобрена после рецензирования 28.02.2025.
Принята к публикации 03.09.2025.

Contribution of the authors

Sergei S. Tarasov – conceptualization, methodology, formal analysis, investigation, resources, software, validation, visualization, writing – original draft, editing.
Evgeny V. Mikhalev – formal analysis, resources, supervision, validation, editing.
Elena K. Krutova – data curation, formal analysis, funding acquisition, project administration, resources, supervision, validation, editing.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interests regarding the publication of this article.

The final manuscript has been read and approved by all the co-authors.

Information about the article

The article was submitted 05.10.2024.
Approved after reviewing 28.02.2025.
Accepted for publication 03.09.2025.