

УДК 581.1

ЭКСТРАКТЫ МОРСКИХ ВОДОРОСЛЕЙ КАК БИОСТИМУЛЯТОРЫ РАСТЕНИЙ

Т. Г. Шibaева, Е. Г. Шерудило, А. Ф. Титов

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

В обзоре обобщены и систематизированы данные, накопленные в последние годы в результате научных исследований и коммерческих испытаний экстрактов морских водорослей (ЭМВ). Представлены результаты оценки ЭМВ как особого класса биостимуляторов и ключевые проблемы производства биостимуляторов на основе ЭМВ. Описан химический состав ЭМВ и спектр положительных эффектов, которые ЭМВ оказывают на растения. Среди них – ускорение прорастания семян и укоренения черенков, стимуляция роста побегов и корней, повышение эффективности поглощения минеральных элементов и урожайности растений. Приведены доказательства способности ЭМВ снижать стресс, вызванный у растений теми или иными абиотическими или биотическими факторами. Обсуждаются возможные физиолого-биохимические и молекулярно-генетические механизмы участия ЭМВ в этих процессах. Рассмотрены примеры влияния ЭМВ на ризосферу растений. Названы основные задачи, решение которых должно определить перспективы использования ЭМВ в сельском хозяйстве в ближайшие годы.

Ключевые слова: экстракты морских водорослей; биостимуляторы; регуляторы роста растений; абиотический и биотический стресс; ризосфера.

T. G. Shibaeva, E. G. Sherudilo, A. F. Titov. ALGAL EXTRACTS AS PLANT GROWTH BIOSTIMULANTS

The review summarizes and systematizes the data accumulated in recent years as a result of research and commercial trials of seaweed extracts (SEs). The results of the assessment of SEs as a special class of biostimulants and the key challenges of the manufacturing process of SEs biostimulants are presented. The chemical composition of SEs and the range of their positive effects on plants, such as acceleration of seed germination and rooting of cuttings, stimulation of the growth of shoots and roots, of nutrient uptake efficiency and yield are described. Evidence is given for the ability of SEs to alleviate plant stress caused by various abiotic or biotic factors. Possible mechanisms involved at the metabolic and genetic levels are discussed. Examples of the influence of SEs on the plant rhizosphere are considered. The priority tasks to be addressed to determine the prospects for SE use in agriculture in the coming years are stated.

Keywords: seaweed extracts; biostimulants; plant growth regulators; abiotic and biotic stress; rhizosphere.

Введение

Появление за последние полвека высокоэффективных минеральных удобрений стало важнейшим фактором значительного роста урожайности большинства сельскохозяйственных культур. Благодаря этому удалось обеспечить резко возросший запрос на продукты питания, вызванный быстрым увеличением численности населения после Второй мировой войны. Однако, поскольку потребности в питании населения (которое, по расчетам, превысит на планете к 2050 году 9 миллиардов человек) экспоненциально растут одновременно со значительным сокращением пахотных земель и деградацией почв, сельское хозяйство испытывает серьезные проблемы [Boukhari et al., 2020]. Согласно отчету ООН, только в Европе ежегодно теряется 970 миллионов тонн плодородных почв, а во всем мире – примерно 24 миллиарда тонн из-за эрозии и методов, не отвечающих современным требованиям ведения сельского хозяйства. Помимо этого ситуация осложняется возрастающими проблемами, связанными с засухой и засолением возделываемых земель [Shrivastava, Kumar, 2015] и более частым возникновением стихийных бедствий, которые только в период с 2003 по 2013 год привели к потерям продукции растениеводства и животноводства, оцениваемым в 80 миллиардов долларов США [Boukhari et al., 2020]. Для того чтобы нивелировать указанные пагубные воздействия, требуется разработка новых агрорешений, направленных на создание функциональных и устойчивых систем ведения сельского хозяйства. Они предлагаются постоянно, расширяя набор способов и методов, повышающих эффективность сельскохозяйственного производства. К набору инноваций последних лет можно, в частности, отнести применение экстрактов морских водорослей (ЭМВ), представляющих собой новый класс агроресурсов, который вызывает особый интерес и у производителей сельскохозяйственной продукции, и у ученых. Многочисленные исследования выявили широкий спектр положительных эффектов, которые оказывают ЭМВ на растения. Среди них ускорение прорастания семян и укоренения черенков, повышение урожайности и устойчивости к различным стрессам, увеличение сроков хранения скоропортящихся плодов после сбора урожая [Khan et al., 2009; Panda et al., 2012; Michalack et al., 2017; Boukhari et al., 2020]. Неудивительно, что в настоящее время ЭМВ все шире используются в качестве биостимуляторов растений.

Источниками экстрактов являются макроскопические многоклеточные морские водо-

росли, которые населяют прибрежные районы Мирового океана, где существуют подходящие субстраты. В настоящее время они насчитывают около 10 тысяч видов [Battacharyya et al., 2015], среди которых в зависимости от пигментации выделяют три группы: Phaeophyta (бурые), Rhodophyta (красные) и Chlorophyta (зеленые) [Khan et al., 2009]. Наиболее часто в сельском хозяйстве используются бурые водоросли родов *Ascophyllum*, *Fucus* и *Laminaria* [Du Jardin et al., 2015]

Химический состав ЭМВ сложен: это полисахариды, минералы, витамины, масла, жиры, кислоты, антиоксиданты, пигменты и гормоны [Khan et al., 2009; Craigie, 2011; Panda et al., 2012; Michalak, Chojnacka, 2016]. Это затрудняет изучение и понимание механизма их действия, требуя, помимо прочего, мультидисциплинарного подхода в силу множественных взаимодействий между разными биологически активными веществами в одном экстракте.

Исходя из вышесказанного, целью данного обзора является обобщение и систематизация результатов исследования ЭМВ как особого класса биостимуляторов, накопленных к настоящему времени, а также полученных за десятилетия их коммерциализации.

Биостимуляторы растений

В настоящее время при планировании развития растениеводства особое внимание уделяется минимизации его влияния на окружающую среду. В этом смысле увеличение эффективности химических удобрений и, соответственно, снижение объемов их применения считается одним из вариантов решения поставленной задачи. А одним из способов более быстрого достижения этой цели является использование вспомогательных веществ биологического происхождения – биостимуляторов [Chojnacka et al., 2015]. Биостимуляторы – это препараты, предназначенные для применения в растениеводстве с целью увеличения продуктивности культурных растений и улучшения качества урожая. Их физиологическая активность прежде всего проявляется в стимуляции ростовых процессов растений и уменьшении негативного действия стресс-факторов. Биостимуляторы могут также повышать активность «полезных» почвенных микроорганизмов и поглощение растениями питательных веществ из почвы. Биохимические аспекты применения биостимуляторов главным образом связаны с изменением гормонального статуса и метаболизма растений [Schmidt et al., 2003; Du Jardin, 2015]. Наука о биостимуляторах в настоя-

щее время быстро развивается, а они находят все более широкое применение. Прогнозируется, что мировой рынок биостимуляторов растений увеличится с 2019 к 2024 году на 10 % и достигнет 3,8 млрд долларов США, что продиктовано стремлением правительств большинства стран к сокращению растущего «углеродного следа» (выбросов парниковых газов) сельского хозяйства. Преимущества, обусловленные растительными биостимуляторами, включают повышенную устойчивость растений к различным стрессам, естественное усиление метаболизма и повышение качества урожая, более эффективное поглощение, транспорт и использование питательных веществ, улучшение плодородия почвы [Яхин и др., 2016; Жемчужин и др., 2019; Biostimulant..., 2021].

Коммерческие биостимуляторы содержат разнообразные вещества, включая питательные, поэтому указать стимулирующие свойства конкретных составляющих непросто. Тем не менее изучение отдельных компонентов позволило выявить их активность. В частности, были определены три основные группы биостимуляторов: кислотные (гуминовые и фульвокислоты, аминокислоты); ЭМВ и экстракты растений; микробиологические. В настоящее время биостимуляторы на основе морских водорослей занимают около 15 % объема мирового рынка биостимулирующих препаратов. Остальные 85 % составляют биостимуляторы на основе экстрактов растений, аминокислот, гуминовых кислот и фульвокислот [Biostimulant..., 2021]. Дополнительно увеличение спроса на ЭМВ стимулируется тенденцией к расширению применения тепличной гидропоники.

Краткая история использования морских водорослей в сельском хозяйстве

Фактически использование морских водорослей в качестве удобрений, мульчирующих веществ и эффективных добавок для компостирования началось очень давно. Так, еще во времена Древнего Рима проростки растений покрывали водорослями, чтобы стимулировать их рост. В прибрежных районах Европы фермеры добавляли водоросли в почву или использовали их в качестве компоста. На фоне относительно невысоких значений содержания питательных веществ: N – 0,3–0,5 %, P – 0,05–0,15 %, K – 0,8–1,2 % результаты применения морских водорослей (повышение урожайности и устойчивости культур) были неожиданно высокими [Chojnacka et al., 2015]. Очевидно, что дополнительный положительный эффект от их использования был обусловлен содержанием

в водорослях различных регуляторов роста и фитогормонов.

Использование водорослей в качестве источника, богатого биологически активными веществами, также практиковалось очень давно [Craigie, 2011]. В XVII веке впервые сообщалось о производстве в промышленном масштабе препаратов на основе водорослей [Basak, 2008]. Первый коммерческий ЭМВ (в жидкой форме) для опрыскивания растений и внесения в почву был выпущен в 1950-х годах по патенту, полученному Милтоном [Milton, 1952].

Первая компания, использующая сырую биомассу водорослей, была создана в Норвегии в 1937 г. В 1942 г. она начала производство альгинатов, а 20 лет спустя приступила к производству ЭМВ, которое продолжается до сих пор [Chojnacka et al., 2015].

Несмотря на то что использование биологических соединений в сельскохозяйственном производстве известно давно [Khan et al., 2009; Craigie, 2011], контролируемое применение биостимулирующих веществ и их коммерческих продуктов ощутимо увеличилось только в 70-е годы прошлого столетия [Hamza, Suggars, 2001]. Но понадобилось еще 30 лет, чтобы привлечь к этому вопросу более широкое внимание. Так, первый Всемирный конгресс по использованию биостимуляторов в сельском хозяйстве состоялся в 2012 году в г. Страсбурге (Франция). В соответствии с программой конгресса основное внимание участников было сфокусировано на роли биологически активных веществ в питании растений (их влиянии на рост и развитие), а также их способности смягчать действие абиотических стрессов и механизмах их защитного действия на растения. Наряду с этим обсуждались и правовые вопросы применения биостимуляторов.

Производство биостимуляторов на основе ЭМВ

В процессе производства ЭМВ самой важной и сложной является фаза экстракции, поскольку в процессе экстракции необходимо обеспечить целостность максимума биологически активных молекул с предполагаемым биостимулирующим эффектом. Однако такой, казалось бы, логичный подход не всегда является оптимальным, так как при этом могут быть упущены такие аспекты, как целевая культура, целевой физиологический эффект и, что особенно важно, фенологические особенности разных видов водорослей, зависящие от сезонных колебаний. Принимая это во внимание, понятно, что для большинства производителей

процесс экстракции является ключевым, который может дать им конкурентное преимущество. Неудивительно, что разработанные методики, основанные обычно на мягкой экстракции (при низком давлении, низкой температуре), часто являются предметом профессиональной тайны производителей [Boukhari et al., 2020].

Классический подход к экстракции основан на измельчении исходного материала при низкой температуре или химическом экстрагировании, при котором используют горячие водные растворы с кислотами, щелочами или фенолами. В последние годы новые технологии экстракции, такие как экстракция с помощью ультразвука, экстракция с помощью ферментов, сверхкритическая жидкостная экстракция, микроволновая экстракция и жидкостная экстракция под давлением, дают преимущества в извлечении биологических соединений, не сказываясь на их активности [Michalak, Chojnacka, 2015]. При этом важно, что в зависимости от процесса экстракции выход биоактивных соединений значительно варьирует. Например, экстракт, полученный путем водного или кислотного гидролиза, богат фитогормонами [Shukla et al., 2019], хотя такая характеристика также может быть непостоянной. На промышленном уровне наиболее широко используемый процесс экстракции подразумевает нагревание биомассы водорослей гидроксидом калия или натрия в реакционных сосудах под давлением [Craigie, 2011]. Однако в ходе этого процесса могут быть утрачены соединения с биостимулирующим потенциалом [Sharma et al., 2014]. Кроме того, при экстракции щелочью полисахаридные цепи расщепляются на более мелкие олигомеры и могут образовываться новые соединения, изначально отсутствующие [Shukla et al., 2019]. Экстракция с помощью ультразвука позволяет сократить время извлечения из биомассы водорослей каррагинанов и альгинатов без изменения их химической структуры и молекулярно-массового распределения [Youssof et al., 2017]. Кроме того, этот способ экстракции позволяет дополнительно улучшить извлечение высокомолекулярных фенольных соединений [Kadam et al., 2015].

Нужно отметить, несмотря на то, что методы экстракции совершенствовались в течение десятилетий, в результате чего появились эффективные биостимулирующие продукты, уровень их варибельности все еще остается значительным, чтобы в полной мере отвечать требованиям промышленности. В этом отношении экстракция с помощью ферментов может оказаться одной из самых многообещающих технологий для достижения постоянства составов экстрактов,

поскольку ее можно легко нацелить на конкретные соединения в зависимости от характеристик биомассы водорослей. По сути, экстракция с помощью ферментов – это «зеленая технология», заключающаяся в применении ферментов, разрушающих клеточную стенку макроводорослей при оптимальных условиях pH и температуры, чтобы получить желаемые биологически активные соединения [Kadam et al., 2013]. Для этого используют широкий спектр ферментов, таких как пепсин, целлюлаза, вискозим, алкалаза и флаворзим [Alboofetileh et al., 2019; Praveen et al., 2019; Rodrigues et al., 2019]. В недавнем исследовании [Vasquez et al., 2019] показано, что применение целлюлазы к водорослям *Macrocystis pyrifera* (L.) C. Ag. и *Chondracanthus chamissoi* (C. Agardh) Kützing привело к выходу 76,6 и 36,1 % белка соответственно. Однако время экстракции составило более 12 ч. С другой стороны, сравнение нескольких методов экстракции фукоидана из *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis показало, что экстракция с помощью ультразвука дает меньший выход, чем обычная экстракция с использованием химикатов [Okolie et al., 2019].

В целом можно сказать, что в последнее время в процессе производства ЭМВ достигнуты значительные успехи, но проблема постоянства их химического состава все еще не решена. Методика экстракции должна разрабатываться скорее с учетом характеристик биомассы, способа применения, типа сельхозкультуры и желаемого физиологического эффекта (например, увеличение устойчивости к абиотическому стрессу, повышение плодородия почвы, улучшение качества урожая и т. д.), а не руководствоваться стремлением к тому, чтобы извлекать максимум биологически активных соединений, так как при этом могут происходить различные взаимодействия внутри смеси, приводящие как к синергетическим, так и к антагонистическим эффектам [Boukhari et al., 2020]. Наконец, для использования всей биомассы водорослей продумываются комплексные подходы к экстракции, в которых используются комбинированные методы.

Среди наиболее широко применяемых в мире ЭМВ находятся Acadian, Algifert, Goe-mar, Kelpak, Maxicrop, Seasol, Strimplex. В целом пять ведущих компаний, производящих биостимуляторы из водорослей, занимают 65 % всего рынка. Описание самых популярных коммерческих продуктов приведено в нескольких статьях [Khan et al., 2009; Sharma et al., 2014; Michalak, Chojnacka, 2016].

В России имеются большие запасы различных видов морских водорослей, добыча кото-

рых традиционно осуществляется на Дальнем Востоке (Японское море), на южных и малых Курильских островах, на Сахалине, в Приморье, на материковом побережье Охотского моря и в Белом море. Исследования ламинариевых и фукусовых водорослей Белого и Японского морей подтвердили общее сходство их химического состава с характерным для этих таксономических групп: полисахариды, витамины, жирные полиеновые кислоты, ауксины и гиббереллины, практически одни и те же первичные и вторичные метаболиты, богатый состав микро- и макроэлементов [Боголицын и др., 2012; Клочкова и др., 2019]. Это дает основание считать, что указанные водоросли являются хорошим ресурсом для производства ЭМВ со свойствами биостимуляторов растений. Разработка технологий комплексного использования морских водорослей ведется, однако заказчиками являются главным образом производители пищевых, фармацевтических и косметологических продуктов, в том числе содержащих биологически активные вещества. Для применения в сельском хозяйстве в России из бурых водорослей Белого моря производят удобрения, но не экстракты с биостимулирующими свойствами.

Химический состав ЭМВ

Коммерчески важные виды морских водорослей содержат широкий спектр органических соединений, включающий несколько распространенных аминокислот, в том числе аспарагиновую и глутаминовую кислоты, аланин. Альгиновая кислота, ламинаран и маннитол составляют почти половину общего содержания углеводов в препаратах из морских водорослей. Морские водоросли также содержат большой набор витаминов, которые могут использоваться растениями. В них присутствуют витамины С, В₁ (тиамин), В₂ (рибофлавин), В₃ (никотиновая кислота), В₁₂, D₃, Е, К, пантотеновая, фолиевая и фолиниевая кислоты. Витамин А отсутствует, однако встречаются его предшественники – каротин и фукоксантин [Panda et al., 2012]. Помимо вышеуказанных органических и неорганических соединений в морских водорослях присутствуют вещества с выраженными стимулирующими и антибиотическими свойствами.

Натуральные ЭМВ получают в результате обработки растительного сырья с помощью химических, физических или ферментативных процессов, поэтому состав конечного продукта часто включает широкий спектр биоактивных соединений, которые теоретически могут

вызывать множество положительных эффектов в процессе роста и развития растений [Boukhari et al., 2020]. Помимо минералов и полисахаридов ЭМВ могут также содержать, в зависимости от метода получения, фитогормоны, витамины, полифенолы, антимикробные агенты и некоторые другие соединения, имеющие агрономическое значение [Crouch et al., 1992; Crouch, van Staden, 1993a; Stirk et al., 2009; Chojnacka et al., 2012; Rasyid, 2017; Zerrifi et al., 2018].

Углеводы. Морские водоросли, особенно красные и бурые, являются источником необычных и сложных полисахаридов, отсутствующих в наземных растениях [Painter, 1983; Blunden, Gordon, 1986; Craigie, 1990; Chizhov et al., 1998; Duarte et al., 2001]. Список полисахаридов, присущих зеленым, красным и бурым водорослям, представлен в обзоре [Khan et al., 2009]. Например, бурые водоросли *A. nodosum*, *F. vesiculosus* и *Saccharina longicuris* (Bachelot Pylaie) Kuntze содержат такие полисахариды, как ламинаран, фукоидан и альгинат [Painter, 1983; Lane et al., 2006]. Ламинаран представляет собой (1,3)- β -D-глюкан с β -(1,6) боковыми цепями [Zvyagintseva et al., 1999]. Хотя точная структура фукоиданов полностью не установлена, фукоидан из *A. nodosum* состоит в основном из сульфатированной фукозы, связанной в α -(1,3) и α -(1,4) конфигурации [Marais, Joseleau, 2001]. Альгинат представляет собой блок-сополимерную структуру, состоящую из D-маннуриновой и L-гулуриновой кислот с β -(1,4)-гликозидными связями. Свойства альгинатов различаются в зависимости от положения каждого мономерного звена в цепи, средней молекулярной массы полимера и природы связанных с ним противоионов. Момеры могут чередоваться в некоторых участках альгината (гетерополимерные), или они могут встречаться в смежных группах с образованием гомополимерных участков с любым мономером в молекуле альгината [Painter, 1983; Rioux et al., 2007]. Из этих трех полисахаридов ламинаран и фукоидан проявляют наиболее широкий спектр биологической активности [Rioux et al., 2007]. Показано, что ламинаран стимулирует защитные реакции у растений и участвует в индукции генов, кодирующих различные белки, связанные с патогенезом, с антимикробными свойствами [Fritig et al., 1998; van Loon, van Strien, 1999].

Фитогормоны. Присутствие в коммерческих ЭМВ минеральных питательных элементов не может полностью объяснить вызываемые ими ростовые реакции [Blunden, 1991]. Положительные эффекты, наблюдаемые в различ-

ных ростовых биотестах, привели к предположению, что ЭМВ содержат органические росторегулирующие вещества [Williams et al., 1981; Tay et al., 1985; Mooney, van Staden, 1986]. Более того, широкий спектр ростовых реакций, индуцированных ЭМВ, подразумевает присутствие более чем одной группы ростостимулирующих веществ/гормонов [Tay et al., 1985; Crouch, van Staden, 1993a]. Действительно, в процессе исследований в ЭМВ были обнаружены различные фитогормоны и регуляторы роста растений, а именно ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовая кислота, этилен, бетаин и полиамины [Panda et al., 2012].

Ауксины. Присутствие ауксинов или соединений с ауксиноподобным действием отмечено во многих морских водорослях. Так, индолилуксусная кислота (ИУК) обнаружена в таких видах, как *Nereocystis* spp., *Ecklonia maxima* (Osbeck Papenfuss), *M. pyrifera*, *A. nodosum*, *Porphyra perforate* J. Agardh, *F. vesiculosus*, *Caulerpa paspaloides* (Bory) Greville, *Sargassum heterophyllum* C. Agardh, *Gracilaria corticata* (J. Agardh), *Enteromorpha flexuosa* (Wulfen) J. Agardh [Crouch, van Staden, 1993a; Panda et al., 2012; Omar et al., 2015]. Например, экстракт *A. nodosum* содержит до 50 мг ИУК на грамм сухого экстракта [Kingman, Moore, 1982]. Экстракт *E. maxima* проявил значительную способность стимулировать укоренение черенков [Crouch, van Staden, 1991]. При этом анализ экстракта методом газовой хроматографии/масс-спектрологии выявил в нем присутствие соединений индола, включая ИУК [Crouch et al., 1992]. Этим же методом ИУК была идентифицирована в свежеприготовленном препарате Maxicrop [Sanderson, Jameson, 1986]. В препарате Oligo-x также содержатся ИУК и цитокинины [Abbas, 2013].

В высших растениях ИУК существует в виде неактивных конъюгатов с карбоксильными группами, гликанами, аминокислотами и пептидами, которые при гликолизе переходят в свободную активную ИУК [Bartel, 1997], а в морских водорослях – в виде конъюгатов индола и аминокислот [Stirk et al., 2004].

Биологически активные ауксиноподобные соединения, отличные от ИУК, обнаружены в щелочных гидролизатах *A. nodosum*, *F. vesiculosus* и других морских водорослей [Buggeln, Craigie, 1971]. Фенилуксусная и гидроксифенилуксусная кислоты обнаружены в экстрактах *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar [Abe et al., 1972, 1974], а гидроксиацетил-индол – в экстракте *Prionitis lanceolata* (Harvey) [Bernart, Gerwick, 1990].

Гиббереллины. Присутствие в морских водорослях гиббереллиноподобных веществ

хорошо известно [Panda et al., 2012]. Гиббереллиновая кислота обнаружена в *Enteromorpha prolifera* (O. F. Müller) J. Agardh и *Ecklonia radiata* (C. Agardh) J. Agardh [Jennings, 1968], *G. corticata*, *E. flexuosa* [Omar et al., 2015]. Отмечено, однако, что терпеноид α -токоферол, присутствующий в морских водорослях, может имитировать гиббереллиновую активность [Jensen, 1969; Gopala, 1984]. Считается, что гиббереллиноподобные вещества могут легко разрушаться в процессе экстракции. Тем не менее гиббереллиновая активность была обнаружена в некоторых свежеприготовленных препаратах из морских водорослей.

Цитокинины. Самые распространенные фитогормоны, регистрируемые в ЭМВ. Обнаружены в живых морских водорослях [Hussain, Boney, 1969; Omar et al., 2015] и в их экстрактах [Brain et al., 1973; Sanderson, Jameson, 1986]. Цитокинины, присутствующие в ЭМВ, включают транс-зеатин, транс-зеатин рибозид и их производные [Stirk, van Staden, 1997]. Анализ методом жидкостной хроматографии/масс-спектрологии (ЖХ/МС) 31 вида морских водорослей, представляющих различные группы, показал, что зеатин и изопентенил конъюгаты цитокининов являются преобладающими цитокининами [Stirk et al., 2003]. ЭМВ также содержат такие ароматические цитокинины, как бензиламинопурины и тополлин [Stirk et al., 2004].

Большинство реакций растений на внесение ЭМВ связывают непосредственно с содержанием в них цитокининов. ЭМВ с цитокининовой активностью при внесении в низких концентрациях даже в полевых условиях оказывают влияние на жизнедеятельность растений [Panda et al., 2012].

Абсцизовая кислота (АБК). Наличие водорастворимых ингибиторов роста, таких как АБК, было подтверждено в *Laminaria digitata* (Huds.) Lamououx, *A. nodosum* [Hussain, Boney, 1973], *Ulva lactuca* L. [Hartmann, Kester, 1983] и *Enteromorpha compressa* (Linnaeus) Nees [Niemann, Dorfing, 1980]. В некоторых коммерческих экстрактах *A. nodosum* АБК присутствует в высоких концентрациях. Водорастворимые ингибиторы роста, экстрагированные из *L. digitata* и *A. nodosum*, привели к подавлению роста гипокотилей салата (*Lactuca sativa* L.) [Hussain, Boney, 1973]. Одно из этих веществ было похоже с АБК, что выявлено с помощью тонкослойной и газожидкостной хроматографии. Присутствие АБК в водорослях отмечено и в других работах [Kingman, Moore, 1982; Tietz et al., 1989].

Этилен. Исследований по присутствию этилена в морских водорослях крайне мало. В концентрате, приготовленном из бурой водо-

росли *E. maxima*, обнаружен предшественник этилена 1-аминоциклопропан-1-карбоновая кислота. Уровень выделения этилена составил 9,29 нмоль/мл [Nelson, van Staden, 1985]. Тем не менее присутствие этилена в концентратах морских водорослей пока окончательно не доказано [Panda et al., 2012].

Бетаины. Это соединения, содержащиеся в ЭМВ, которые ведут себя как цитокинины. Бетаины были выделены из многих видов бурых водорослей, используемых в производстве экстрактов. Экстракты *A. nodosum* содержат различные бетаины и бетаиноподобные соединения, а разные виды ламинарии содержат ряд бетаинов, включая глицин бетаин [Blunden et al., 1986]. В растениях бетаины помимо прочих функций служат совместимыми осмолитами, уменьшающими осмотический стресс, вызванный засолением или засухой [Blunden, Gordon, 1986]. Предполагается, что именно они отвечают за повышение содержания хлорофилла в листьях растений после обработки ЭМВ [Blunden et al., 1997]. В частности, этот эффект может быть связан со снижением деградации хлорофилла [Whapham et al., 1993]. Ряд авторов связывают повышение урожайности различных культурных растений с увеличением содержания хлорофилла в их листьях, обусловленным бетаинами, присутствующими в морских водорослях [Genard et al., 1991; Whapham et al., 1993; Blunden et al., 1997]. Показано, что бетаины в низкой концентрации могут служить источником азота, а в высокой – играть роль осмолитов [Naidu et al., 1987]. Показано также, что бетаины играют определенную роль в формировании соматических зародышей из семядольных тканей и зрелых семян чая [Wachira, Ogada, 1995; Akula et al., 2000].

Стерины. Являются важной группой липидов. Обычно растительная клетка содержит смесь стеринов, таких как β -ситостерин, стигмастерин, 24-метилхолестерин и холестерин [Nabil, Cosson, 1996]. Бурые водоросли в основном содержат фукостерин и его производные, тогда как красные водоросли главным образом содержат холестерин и производные холестерина. Зеленые водоросли накапливают в основном эргостерин и 24-метилхолестерин [Ragan, Charman, 1978; Hamdy, Dawes, 1988; Govindan et al., 1993; Nabil, Cosson, 1996]. Детальный список стеринов, присутствующих в зеленых, красных и бурых водорослях, представлен в обзоре Хана с соавт. [Khan et al., 2009].

Полиамины. Группа соединений, которые действуют как регуляторы роста, но не относятся к фитогормонам. Это класс соединений,

в которых есть несколько аминогрупп, замещающих водород (обычно в алкильной цепи), например, путресцин, спермидин и спермин. Полиамины оказывают существенное влияние на стабильность различных конформационных состояний РНК и ДНК. Они также придают устойчивость клеточным мембранам. Некоторые полиамины были обнаружены в одноклеточных термоацидофильных красных водорослях *Cyanidium caldarium* (Tilden) Geitler [Hamana et al., 1990]. Присутствие полиаминов в продуктах морских водорослей может обеспечивать их влияние на рост растений. Однако полиамины пока не отмечены в составе коммерческих продуктов, полученных из морских водорослей.

Влияние ЭМВ на рост и урожайность растений

Рост корней и минеральное питание растений. Препараты из морских водорослей способствуют росту и развитию корней. Эффект стимуляции роста корней был хорошо выражен, когда ЭМВ применяли на ранней стадии роста кукурузы (*Zea mays* L.), и реакция была аналогична реакции на ауксин [Jeannin et al., 1991]. Применение ЭМВ снижало стресс от пересадки у проростков бархатцев (*Tagetes patula* L.), капусты (*Brassica oleracea* var. *capitata* L.) [Aldworth, van Staden, 1987] и томатов (*Solanum lycopersicum* L.) [Crouch, van Staden, 1992] за счет увеличения размера и эффективности работы корневой системы. Обработка ЭМВ вызывала увеличение соотношения корня/побеги и накопление биомассы у проростков томатов за счет усиления роста корней [Crouch, van Staden, 1992]. Точно так же растения пшеницы (*Triticum aestivum* L.), обработанные коммерческим экстрактом Келпак, показали увеличение соотношения сухой массы корней и побегов в результате более мощного роста корней [Nelson, van Staden, 1986]. Указанный эффект исчезал при озолении, и это позволило предположить, что активные компоненты экстракта были органическими по своей природе [Finnie, van Staden, 1985]. Стимуляция роста корней наблюдается при обработке ЭМВ корней или листьев [Biddington, Dearman, 1982; Finnie, van Staden, 1985]. При этом концентрация экстракта является критическим фактором его эффективности [Finnie, van Staden, 1985]. У растений томата экстракт ламинарии в высокой концентрации (при разбавлении водой 1:100) подавляет рост корней, но при более низкой концентрации (1:600) оказывал стимулирующий эффект. В целом биостимуляторы способны влиять

на развитие корней, улучшая формирование боковых корней [Atzmon, van Staden, 1994; Vernieri et al., 2005] и увеличивая общий объем корневой системы [Thompson, 2004; Slávik, 2005; Mancuso et al., 2006]. Предположительно, стимуляция роста и развития корней может быть вызвана действием ауксинов и некоторых других веществ в экстрактах [Crouch et al., 1992; Panda et al., 2012].

Хотя биостимуляторы могут содержать какое-то количество минеральных элементов, тем не менее они не способны обеспечить растение всеми питательными веществами в необходимом объеме [Schmidt et al., 2003]. Их главное преимущество заключается в улучшении усвоения минеральных веществ корнями и листьями. Со времени «зеленой» революции эффективность использования растениями питательных веществ резко снижается [Tilman et al., 2002]. Поэтому ее повышение с использованием новых технологий является одной из самых серьезных задач, стоящих перед сельским хозяйством. Проведено множество экспериментов по изучению влияния ЭМВ на усвоение питательных веществ растениями [Vernieri et al., 2005; Mancuso et al., 2006; Rathore et al., 2009; Jannin et al., 2013; Billard et al., 2014; Stamatiadis et al., 2015; Colla et al., 2017; Di Stasio et al., 2017; Basavaraja et al., 2018; Carrasco-Gil et al., 2018].

При исследовании влияния шести коммерческих экстрактов из *Laminaria* spp. и *A. nodosum* (в концентрации 0,5 мл/л в течение 48 часов) на кукурузу анализ листьев показал, что способность растений поглощать Ca, Mg, S, Fe, Cu, Mn, Mo, Zn и B значительно увеличилась по сравнению с контролем [Ertani et al., 2018]. Кроме того, применение экстракта *A. nodosum* в экспериментах с тремя клонами тополя (*Populus × hybrid*) привело к значительному увеличению содержания калия в листьях одного из них в тепличных условиях и содержания азота в стеблях двух других в полевых условиях [Fei et al., 2017]. В работе, посвященной оценке влияния экстракта *E. maxima* на рост и физиологию растений репы (*Brassica rapa* L.) в условиях дефицита минерального питания, сообщается об увеличении в листьях P и K на 31 и 21 % соответственно [Di Stasio et al., 2017]. Внесение экстракта *A. nodosum* в питательный раствор в гидропонной системе увеличивало содержание Mn, Cu и Mg в растениях рапса (*Brassica napus* L.) [Billard et al., 2014]. У растений томата применение экстрактов *E. maxima* и *A. nodosum* увеличило соответственно содержание Ca в плодах [Colla et al., 2017] и Mn, Cu и Zn в корнях и листьях [Carrasco-Gil

et al., 2018]. Экстракты *Kappaphycus alvarezii* (Doty) L. M. Liao и *Gracilaria edulis* (S. G. Gmelin) P. C. Silva в полевом эксперименте с кукурузой привели к увеличению содержания N, P и K в зерне и в солоmine [Basavaraja et al., 2018]. При опрыскивании листьев пшеницы экстрактом *A. nodosum* в зерне возрастало содержание K [Stamatiadis et al., 2015], а у сои (*Glycine max* (L.) Merrill) экстракт *K. alvarezii* вызвал увеличение содержания N, P, K и S в бобах [Rathore et al., 2009]. Использование рубидия в качестве индикатора для оценки поглощения калия растениями миндаля (*Prunus dulcis* (Mill.) D. A. Webb) при обработке различными видами биостимуляторов позволило выявить, что экстракт *A. nodosum*, обогащенный аминокислотами и сахарами, значительно увеличивал концентрацию рубидия в листьях растений, растущих на питательной среде с 5 мкг/г калия. Это позволяет предположить, что данный экстракт может участвовать в увеличении поглощения калия [Saa et al., 2015]. Также была проведена оценка эффективности двух экстрактов на основе *K. alvarezii* и *G. edulis* в улучшении продуктивности и качества риса (*Oryza sativa* L.), выращенного со 100%-й рекомендуемой дозой удобрений [Layek et al., 2018]. Результаты показали, что высокие концентрации (10 и 15 %) обоих экстрактов значительно увеличивают поглощение рисом N и P, но не K. Обработка растений винограда (*Vitis vinifera* L.) экстрактами из ламинариевых, фукусовых и ульвовых водорослей привела к увеличению поглощения NH_4^+ и K^+ частью корня на расстоянии от 0,8 до 1,7 мм от верхушки корня [Mugnai et al., 2008].

Более интенсивное поглощение питательных веществ растениями при обработке их ЭМВ можно, хотя бы частично, объяснить их влиянием на транскрипционную активность ряда генов, кодирующих переносчиков питательных веществ в корне [Boukhari et al., 2020]. Например, показано, что значительное улучшение поглощения N и S растениями рапса, обработанными экстрактом *A. nodosum*, было связано со сверхэкспрессией генов *BnNRT1.1*, *BnNRT2.1* и *BnSultr4.1*, *BnSultr4.2*, кодирующих белки-транспортёры в корнях, связанные с поглощением N и S соответственно [Jannin et al., 2013].

Таким образом, многочисленными исследованиями доказано, что ЭМВ способны не только стимулировать рост корней, но и повышать эффективность поглощения ими минеральных элементов.

Рост побегов и урожайность растений. В последние годы ЭМВ все шире используются в сельском хозяйстве для повышения уро-

жайности сельскохозяйственных культур. Эффект достигается за счет стимуляции процессов роста и развития растений, а также за счет улучшения качества конечной продукции. Как показывают опыты, эффект зависит от концентрации экстракта [Khan et al., 2009]. Так, например, экстракт *A. nodosum* оказывает влияние на рост корней *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. в малых концентрациях (0,1 г/л), тогда как для влияния на рост растений в высоту и количество листьев требуется гораздо более высокая концентрация (1 г/л) [Rayorath et al., 2008]. Имеются данные о стимуляции роста стебля и увеличении площади листьев у ивы (*Salix* spp.) в результате предпосадочной обработки коммерческим препаратом Kelpak на основе экстракта *E. maxima* [Digruher et al., 2018]. Применение коммерческого экстракта водорослей *Durvillaea potatorum* (Labillardiere) Areschoug и *A. nodosum* на клубнике (*Fragaria* × *ananassa* Duch.) привело к увеличению плотности корней на 38 % за счет увеличения количества придаточных корней, что в высокой степени коррелировало ($r = 0,94$) с прибавкой урожая [Mattner et al., 2018].

В литературе имеется много примеров, подтверждающих влияние ЭМВ на конечный урожай. Так, ЭМВ повышал урожайность томата при опрыскивании растений в вегетативной фазе, увеличивая размер и вес (на 30 %) плодов, характеризующихся при этом высоким качеством [Crouch, van Staden, 1992]. У бархатцев, обработанных коммерческим препаратом Kelpak сразу после пересадки, количество цветков и семян в цветке увеличивалось на 50 % [Aldworth, van Staden, 1987]. Точно так же значительное увеличение урожайности после обработки препаратом Kelpak отмечено у ячменя (*Hordeum vulgare* L.) [Featonby-Smith, van Staden, 1987], перца (*Capsicum annuum* L.) [Arthur et al., 2003], фасоли [Nelson, van Staden, 1984]. Обработка растений кукурузы в фазе формирования зерна экстрактом водоросли *K. alvarezii* повышала урожайность семян на 15 % за счет увеличения количества семян в початке и длины початка [Trivedi et al., 2018]. Применение препарата Maxicrop увеличило урожай салата и цветной капусты (*Brassica oleracea* var. *botrytis* L.) [Abetz, Young, 1983]. Экстракты *A. nodosum* оказывали положительное влияние на урожайность бессемянного винограда сорта Томпсон на протяжении 3-летнего периода [Norrie, Keathley, 2006]. Отмечено, что растения, обработанные экстрактом *A. nodosum*, всегда превосходили по всем параметрам урожая контроль, выращиваемый обычным способом.

Отмечено, что ЭМВ вызывают более раннее цветение и завязывание плодов у ряда сельскохозяйственных культур [Abetz, Young, 1983; Featonby-Smith, van Staden, 1987; Arthur et al., 2003]. Например, растения томатов, обработанные ЭМВ, завязывают большее количество цветков в более ранние сроки, чем контрольные растения [Crouch, van Staden, 1992]. У винограда сорта Пино Нуар фаза начала созревания также наступала раньше, чем в контроле [Frioni et al., 2018].

Считается, что повышение урожайности растений, обработанных ЭМВ, связано с гормональными веществами, присутствующими в экстрактах, особенно цитокининами [Featonby-Smith, van Staden, 1983a, b, 1984]. Изучение гормоноподобной активности различных биостимуляторов на шпинате (*Spinacia oleracea* L.) показало, что содержание цитокининов – цисзеатина, дигидрозеатина и изопентиладенина – значительно повышалось у растений, обработанных чистым соединением Ecol, выделенным из водоросли *E. maxima* [Kulkarni et al., 2019]. Цитокинины в вегетативных органах растений связаны с распределением питательных веществ, тогда как в репродуктивных органах их высокое содержание может обеспечивать аттрагирующий эффект в отношении питательных веществ. Созревание плодов обычно вызывает активизацию транспорта питательных веществ внутри растения, а плоды выступают при этом в качестве сильного аттрагирующего центра. Поэтому распределение фотоассимилятов может быть сильно смещено от вегетативных частей (корни, стебель и молодые листья) к растущим плодам. Плоды томатов, обработанные ЭМВ, характеризовались более высокой концентрацией цитокининов по сравнению с необработанными плодами [Featonby-Smith, van Staden, 1984]. Это указывает на то, что ЭМВ участвуют или в усилении транспорта цитокининов из корней в развивающиеся плоды, или, что более вероятно, в усилении синтеза эндогенных цитокининов в плодах [Hahn et al., 1974]. У растений, обработанных ЭМВ, также обнаружены более высокие уровни цитокининов в корнях [Featonby-Smith, van Staden, 1984]. Увеличение эндогенного содержания этих гормонов в конечном итоге приводило к их большому поступлению в созревающий плод. Сообщалось, что повышенная концентрация цитокининов, отмеченная в обработанных растениях, связана с их перемещением из корней в другие части растения [Stevens, Westwood, 1984; Carlson et al., 1987].

Интересно, что ЭМВ при внесении в почву или на листья оказывают влияние и на фото-

синтетический аппарат растений. В частности, имеются данные об увеличении содержания хлорофилла в листьях растений, обработанных ЭМВ [Wharpham et al., 1993; Blunden et al., 1997]. Предположительно, это происходит в результате уменьшения деградации хлорофилла, что частично может быть вызвано присутствием в составе экстрактов бетаинов.

Обработка листьев ивы препаратом Kelpak увеличила скорость транспорта электронов в фотосистемах I и II [Digruher et al., 2018]. Также имеются данные о значительном увеличении общего содержания хлорофиллов, скорости фотосинтеза, скорости транспирации и устьичной проводимости у растений спаржи (*Asparagus aethiopicus* L.) под влиянием обработки экстрактом *A. nodosum* (7 мл/л) [Al-Ghamdi, Elansary, 2018]. Эти изменения сопровождались увеличением длины побегов (на 12 %) и сухого веса растений (на 6 %).

В исследовании, проведенном для оценки эффективности двух экстрактов из бурой водоросли *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt и красной водоросли *Jania rubens* (Linnaeus) J. V. Lamouroux для стимуляции роста и уменьшения солевого стресса у растений нута (*Cicer arietinum* L.), показано, что изменения параметров роста тесно связаны с содержанием фотосинтетических пигментов [Abdel Latef et al., 2017]. В отличие от этого увеличение длины побегов у сладкого апельсина (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck), обработанных экстрактом *A. nodosum* в условиях засухи, оказалось не связанным с изменениями скорости фотосинтеза [Spann, Little, 2011]. Не обнаружено и явного влияния обработки ЭМВ в оптимальных условиях на рост цитрусовых деревьев. Аналогично препарат Kelpak 66 влиял на урожайность пшеницы при стрессе, вызванном дефицитом калия, но его применение не оказало значительного воздействия на растения, получавшие оптимальную добавку калия [Beckett, van Staden, 1989].

На растениях репы был проведен опыт с целью оценки влияния экстракта *E. maxima* на их рост и физиологию при различных уровнях минерального питания: полное, половинное и водопроводная вода [Di Stasio et al., 2017]. Под влиянием обработки экстрактом скорость фотосинтеза значительно возрастала, а площадь листьев, сухой вес побегов и товарный урожай были выше на 14, 17 и 14 % соответственно. Обработка повысила содержание в листьях P и Na, однако не повлияла на содержание других макроэлементов. Концентрация пигментов в листьях обработанных растений также была выше по сравнению с контролем на 15 %, а антиоксидантная активность – на 38 %. Однако содержа-

ние аскорбиновой кислоты и общее количество фенолов снизилось. Экстракт из *M. pyrifera* значительно увеличил антиоксидантную активность, общее содержание фенолов и содержание витамина С в плодах огурца (*Cucumis sativus* L.) по сравнению с растениями, обработанными раствором Штайнера [Trejo Valencia et al., 2020]. Более того, применение коммерческого экстракта увеличило общее количество взвешенных твердых частиц, содержание фруктозы и сахарозы в ягодах клубники, то есть веществ, которые отвечают за фруктовый вкус [Karur et al., 2018]. Кроме того, внесение экстракта *A. nodosum* из расчета 1,5 кг/га значительно увеличило содержание антоцианов, фенолов и сухого вещества в ягодах винограда. Уровень растворимого сахара в ягодах повысился на 30 и 22 % для сортов Пино Нуар и Каберне Фран соответственно [Frioni et al., 2018].

Интересны результаты применения различных ЭМВ во время послеуборочного хранения яблок (*Malus domestica* Borkh). Они показали, что экстракт *Codium tomentosum* Stackhouse снижает индекс потемнения в гомогенате и слайсах яблок сорта Фудзи на 33 и 26 % соответственно по сравнению с контролем и ингибирует активность пероксидазы и полифенолоксидазы, которые обычно синтезируются во время стресса [Augusto et al., 2016].

Вегетативное размножение растений.

ЭМВ используют при вегетативном размножении многих видов сельскохозяйственных культур [Crouch, van Staden, 1992; Atzmon, van Staden, 1994; Kowalski et al., 1999]. Обычной практикой является экзогенное применение ауксинов для стимуляции укоренения черенков у видов, которые трудно укореняются. Увеличение количества и сухого веса корней наблюдали у черенков бархатцев, обработанных 10%-м экстрактом Kelpak в течение 18 ч [Crouch, van Staden, 1991]. Также препарат Kelpak при разбавлении 1:100 увеличивал процент укоренения и мощность корневой системы у трудноукореняемых черенков пинии (*Pinus pinea* L.) [Atzmon, van Staden, 1994]. Внекорневая подкормка коммерческим экстрактом *A. nodosum* с добавлением бензиладенина и индолилмасляной кислоты увеличивала число пропагул, способствуя вегетативному размножению декоративного лилейника (*Hemerocallis* sp.) [Leclerc et al., 2006].

Роль ЭМВ в повышении устойчивости растений к стрессам

Абиотические стрессы. Засуха, засоление, экстремальные температуры и дефицит

элементов минерального питания являются основными абиотическими факторами, вызывающими у растений стресс, тем самым отрицательно влияя на их урожайность. Польза от применения ЭМВ часто связана именно с повышением устойчивости растений к абиотическим стрессам, хотя эффекты этих препаратов все же сильно зависят от культуры (вида и сорта) и почвенно-климатических условий [Khan et al., 2009; Panda et al., 2012; Boukhari et al., 2020]. Очень часто неблагоприятные абиотические факторы вызывают окислительный стресс, возникающий в результате избыточного образования активных форм кислорода (АФК). Они выступают в качестве факторов повреждения ДНК, липидов, углеводов и белков, а также вызывают нарушение передачи сигналов в клетках [Aroca et al., 2002]. В ответ в растении запускаются механизмы антиоксидантной защиты. Многочисленные исследования показывают, что ЭМВ обладают способностью снижать уровень абиотического стресса у растений. Например, показано, что полисахариды, экстрагированные из бурых водорослей *Lessonia nigrescens* Bory de Saint-Vincent, повышают устойчивость проростков пшеницы к хлоридному засолению [Zou et al., 2019]. Обработка этими веществами способствовала увеличению длины побегов и корней, а также сухого и сырого веса растений, испытывающих действие стресс-фактора. Кроме того, в условиях засоления добавление полисахаридов снижало степень окислительного повреждения растений за счет уменьшения проницаемости мембран и перекисного окисления липидов, а также благодаря увеличению активности супероксиддисмутазы (СОД), гваякол-пероксидазы и каталазы (КАТ), участвующих в нейтрализации АФК. Одновременно с этим обработка полисахаридами поддерживала осмотический статус подвергнутых стрессу проростков пшеницы за счет увеличения содержания в них сахаров и пролина и регулирования соотношения Na^+/K^+ . Аналогичным образом выявляли [Liu et al., 2019] способность полисахаридов из *Grateloupia filicina* (J. V. Lamouroux) C. Agardh уменьшать солевой стресс у риса на стадии прорастания семян и показали, что они стимулировали развитие семян, подвергшихся засолению. Отмечено повышение активности СОД (на 47 и 181 % соответственно) в газонной траве полевице ползучей (*Agrostis stolonifera* L.) в результате ежемесячного применения ЭМВ и гуминовой кислоты [Zhang et al., 2003]. Это сопровождалось увеличением скорости фотосинтеза и привело к улучшению качества газона. Было высказано предположение, что такой

результат может быть связан с повышением содержания гормонов и осмолитов. Подобные эффекты отмечены и при изучении влияния внекорневой подкормки экстрактом *A. nodosum* на газонную траву паспалум (*Paspalum vaginatum* Sw.) во время длительных интервалов между поливами и в условиях засоления [Elansary et al., 2017]. Авторы отметили уменьшение перекисного окисления липидов, а также усиление антиоксидантной защиты за счет значительного повышения активности СОД, КАТ и аскорбат-пероксидазы, ведущей к снижению количества АФК в обработанных экстрактом растениях. Кроме того, устойчивость к засухе и засолению приписывалась кумулятивным эффектам, в частности, более высокой фотохимической активности, связанной с минеральным составом ЭМВ и регуляторами роста, такими как цитокинины и АБК, усиленным ростом корня и изменением его морфологии, большим накоплением неструктурных углеводов, что улучшало метаболизм и осмотическую регуляцию. Также было отмечено накопление пролина. Интересно, что и без ЭМВ подобные изменения являются типичными защитно-приспособительными реакциями растений, подвергнутых засухе или засолению. Следовательно, ЭМВ способны выступать в роли регуляторов ответных реакций растений на действие неблагоприятных факторов. Это соответствует работам [Shukla et al., 2018], где сообщается, что обработка растений сои экстрактом *A. nodosum* в условиях засухи приводила к усилению транскрипционной активности генов, кодирующих белки, участвующие в защите растений от действия стресс-факторов. Показано, что обработка растений ЭМВ способствовала повышению транскрипционной активности двух генов – *GmCYP707A1a* и *GmCYP707A3b*, участвующих в регуляции биосинтеза АБК во время циклов дегидратация-гидратация. В другой работе [Jithesh et al., 2019] испытывали влияние экстракта *A. nodosum* на растения *Arabidopsis thaliana* в условиях засоления. У обработанных ЭМВ растений уже в первый день после обработки регистрировали повышение уровня экспрессии 184 генов и снижение транскрипционной активности 91 гена. У этих же растений на пятые сутки после обработки ЭМВ наблюдали увеличение количества транскриптов уже 257 генов и подавление экспрессии 262 генов. Гены, контролирующие реакцию растения на абиотические стрессы, составляли 2,2 % от общего числа активизируемых генов в первый день, и их доля увеличивалась до 6 % на пятый день. Кроме того, еженедельная обработка растений спаржи экстрактом *A. nodosum* (7 мл/л)

в условиях засоления (2000 и 4000 ppm NaCl) усиливала экспрессию генов, кодирующих белки, вовлеченные в регуляцию водного обмена (*ANN1*, *ANN2* и *PIP1*), синтеза вторичных метаболитов (*P5CS1* и *CHS*) и антиоксидантов (*APX1* и *GPX3*) [Al-Ghamdi et al., 2018]. Более того, эксперимент выявил потенциал обработки ЭМВ для снижения солевого стресса за счет увеличения содержания фенолов, пролина и антиоксидантной активности.

В условиях засухи обработка растений пшеницы экстрактом из *Gracilaria dura* (С. Agardh) J. Agardh приводила к увеличению содержания АБК по сравнению с контролем за счет активации некоторых генов NCED (9-цис-эпоксикаротиноид диоксигеназы), таких как *TaNCED3.1* и *TaNCED3.2* [Sharma et al., 2019]. Растения томата обрабатывали экстрактами *A. nodosum* до и после воздействия 7-дневной засухи. Обработка в наиболее эффективной концентрации увеличивала относительное содержание воды, сырую биомассу, содержание растворимых сахаров и пролина, а также вызывала снижение содержания МДА. Между тем и засуха, и обработка экстрактом усиливали экспрессию гена стрессового белка *Tas14* [Goni et al., 2018]. В недавнем исследовании показано, что экстракт *A. nodosum*, примененный на растениях томата и сладкого перца, значительно усиливал образование транскриптов генов *Ga2Ox*, *IAA* и *IPT*, участвующих в контроле биосинтеза гиббереллина, ауксина и цитокинина соответственно [Ali et al., 2019]. Авторы предположили, что сверхэкспрессия этих генов может быть причиной усиления роста и ускорения развития растений. Обработка растений масличного рапса экстрактом *A. nodosum* значительно усиливала экспрессию гена, кодирующего белок – переносчик меди (*COPT2*), а также генов, кодирующих белки – переносчики сульфатов (*BnSULTR1.1* и *BnSULTR1.2*) и нитратов (*BnNRT1.1* и *BnNRT2.1*) [Billard et al., 2014]. При этом относительная концентрация Cu во всех обработанных растениях была значительно выше, чем в контроле.

Обработка растений пшеницы трех сортов в вегетативной и репродуктивной фазах отжатым соком *K. alvarezii* привела к снижению уровня солевого и водного стресса [Patel et al., 2018]. Препарат улучшил ростовые показатели пшеницы, увеличил общее содержание хлорофилла, каротиноидов и воды в тканях, снизил выход электролитов и перекисное окисление липидов по сравнению с растениями, подвергшимися действию стресс-факторов. У растений, испытывавших стрессовые воздействия, применение этого препарата способствовало

нормализации ионного баланса за счет снижения соотношения Na^+/K^+ и увеличения содержания кальция, а также накопления осмопротекторов, общего белка и аминокислот. Определение содержания АФК показало меньшее их влияние на растения, обработанные препаратом в условиях стресса, однако не было замечено никакой разницы между контрольными и обработанными растениями в оптимальных условиях. Антиоксидантный потенциал растений возрастал за счет увеличения содержания фенолов и неферментативных антиоксидантов [Patel et al., 2018]. Кроме того, под влиянием препарата увеличивалось содержание в растениях таких гормонов, как АБК и зеатин, при стрессе и в оптимальных условиях. Имеются сведения, что при обработке экстрактом *G. dura* растений пшеницы, подвергнутых засухе, их биомасса и урожайность увеличились соответственно на 57 и 70 % [Sharma et al., 2019]. По мнению авторов, наблюдаемый положительный эффект ЭМВ, вероятно, был обусловлен его влиянием на водный обмен растений. В то же время у кукурузы применение экстракта *K. alvarezii* в условиях водного стресса привело к повышению уровня некоторых антиоксидантов, таких как АПО, но практически не сказывалось на урожае [Trivedi et al., 2018].

Известно, что ЭМВ, которые содержат значительное количество цитокининов, нейтрализуют образовавшиеся в результате стрессов свободные радикалы и препятствуют образованию АФК, ингибируя окисление ксантина [McKersie, Leshem, 1994; Fike et al., 2001]. Предполагается, что жаростойкость, индуцированная обработкой ЭМВ, может быть в значительной степени связана с цитокининовыми компонентами экстрактов [Ervin et al., 2004; Zhang, Ervin, 2008].

ЭМВ также могут повышать устойчивость растений к низким температурам, лимитирующим рост и развитие растений. Например, препарат Algafert на основе экстрактов из *A. nodosum*, *Fucus* spp. и *Laminaria* spp. уменьшал степень некроза листьев и увеличивал плотность корней у растений кукурузы, подвергавшихся действию пониженных температур (12–14 °С) в зоне корней в течение двух недель [Bradacova et al., 2016]. Коммерческий экстракт из *A. nodosum* Seasol повышал морозостойкость винограда. В листьях винограда, обработанного препаратом Seasol, наблюдалось снижение осмотического потенциала, что является ключевым показателем осмотической устойчивости [Wilson, 2001]. Показано, что обработка препаратом Maxicrop озимого ячменя способствует повышению зимо- и морозостойкости растений в полевых условиях [Burchett et al., 1998].

Получено большое количество доказательств о защитном эффекте применения ЭМВ против стресса, вызванного дефицитом элементов минерального питания. Экстракты *A. nodosum* вызывали увеличение биомассы растений салата [Chrysargyris et al., 2018], а также длины побегов, площади и длины листьев, степени ветвления у растений миндаля в условиях, когда они испытывали дефицит калия [Saa et al., 2015]. Применение четырех коммерческих экстрактов на основе *A. nodosum* и *D. potatorum* на растениях томата снижало уровень стресса, вызванного дефицитом железа [Carrasco-Gil et al., 2018].

Предобработка семян с целью закаливания является одним из способов повышения приспособляемости растений к стрессу. Он заключается в том, чтобы поддерживать метаболизм прорастающих семян на высоком уровне за счет контроля их водного режима [Paparella et al., 2015]. Поэтому обработка семян ЭМВ может быть еще одним подходом к смягчению абиотического стресса, которому подвергаются растения в период прорастания и на ранних этапах своего развития. Например, обработка семян препаратом Kelpak увеличивала скорость прорастания семян цератотеки (*Ceratotheca triloba* (Bernh.) Hook. f) при низких температурах (от 10 до 15 °С) и при низком осмотическом потенциале [Masondo et al., 2018]. Однако обработка этим препаратом не оказывала значительного влияния на скорость прорастания, когда растения подвергались воздействию NaCl в различных концентрациях от 5 до 50 ммоль/л. В то же время обработка семян редиса (*Raphanus sativus* var. *radicula* Pers), подвергнутых воздействию NaCl (в концентрациях 150 и 200 ммоль), экстрактами *Codium taylorii* P. C. Silva или *Pterocladia capillacea* (S. G. Gmelin) Bornet in Bornet & Thuret вызывала изменения в структуре ДНК растений [Kasim et al., 2016].

Биотические стрессы. Борьба с вредителями и почвенными патогенами ведется главным образом с использованием химических средств (фунгициды, пестициды, нематодциды), что приводит к загрязнению окружающей среды и непредсказуемым последствиям (гибель полезных почвенных организмов, накопление токсинов, возникновение эпифитотий, появление более агрессивных и вредоносных патотипов (расс) паразитических организмов). Чтобы избежать опасного воздействия химикатов, ведется поиск альтернативных средств для контроля численности паразитических организмов. Предполагается, что ЭМВ являются перспективными препаратами для фитоконтроля, так как не оставляют в растениях никаких остатков

и при их применении не требуется определения максимально допустимого уровня остатка и соблюдения сроков последней обработки [Chojnacka et al., 2015].

Фитопаразитические нематоды. Обнаружено, что применение ЭМВ эффективно против нематод – паразитов растений [Featonby-Smith, van Staden, 1983a; Wu et al., 1997]. Большая часть исследований по влиянию морских водорослей и экстрактов из них на растения выполнена на представителях нематод рода *Maloidogyne*, паразитирующих на корнях широкого круга растений-хозяев. При внесении ЭМВ в почву наблюдалось снижение зараженности растений томатов и *Arabidopsis thaliana* галловой нематодой [Featonby-Smith, van Staden, 1983a; Crouch, van Staden, 1993b; Blunden, 2003]. В экспериментах *in vitro* на растениях кукурузы показано, что обработка ЭМВ снижала воспроизводство нематоды *Pratylenchus zeae* на 47–63 %. Однако в эксперименте с растениями в контейнерах экстракт не повлиял на размножение *P. zeae* [De Waele et al., 1988]. Порошок *U. lactuca*, применяемый для обработки почвы в дозе 5 г/кг, значительно снижал заражение растений банана (*Musa paradisiaca* L.) галловыми нематодами *Maloidogyne* spp. за счет уменьшения галлообразования (на 76 %), что, в свою очередь, сказалось на популяции нематод новой генерации и напрямую коррелировало с содержанием фенолов в препарате [El-Ansary, Hamouda, 2014].

Результаты опытов на паразитарной системе «растения томатов – галловая нематода» (*Maloidogyne javanica* и *M. incognita*) показали эффективность применения бетаинов против биотрофных паразитов на разных стадиях жизненного цикла: наблюдалось значительное снижение инвазии корней личинками второго возраста нематоды и количества яиц в самках, развившихся на корнях обработанных растений [Blunden, 2003]. Отмечено, что эффекты ЭМВ на рост растений и развитие нематод в корнях зависят от способа обработки растений. Так, внесение ЭМВ в почву было эффективным для стимулирования роста корней и снижения зараженности нематодой, а опрыскивание листьев не повлияло на рост корней, но увеличило галлообразование [Crouch, van Staden, 1993b]. При применении ЭМВ на разных по устойчивости к *M. incognita* сортах томата в эксперименте *in vitro* зараженность восприимчивого сорта уменьшалась, а на устойчивом сорте наблюдалось увеличение количества галлов на корнях растений [Crouch, van Staden, 1993b]. На узкоспециализированном паразите картофеля (*Solanum tuberosum* L.) – картофельной цисто-

образующей нематоды *Globodera rostochiensis* Woll. протестированы нематодцидные свойства фукуса пузырчатого и выявлено, что внесение фукуса в почву снижает зараженность корней растений цистами нематоды нового поколения. Кроме того, отмечена низкая жизнеспособность яиц в цистах, что негативно сказывается на инвазионном потенциале паразитической нематоды [Евстратова и др., 2017].

Грибковые и бактериальные патогены. Многие ЭМВ были исследованы в отношении их фунгицидных свойств. Экстракт нескольких видов макроводорослей с бразильского пляжа в Мангуиньос (*Hypnea musciformis* (Wulfen) J. V. Lamouroux, *Ochtodes secundiramea* (Montagne) M. Howe, *Pterocladia capillacea* (S. G. Gmelin) Santelices & Hommersand, *Laurencia dendroidea* J. Agardh. и *Padina gymnospora* (Kützinger) Sonder) успешно ингибировал развитие грибка *Colletotrichum gloeosporioides* (Penz.) Penz. & Sacc. – возбудителя антракноза у растений папайи (*Carica papaya* L.) и банана, который значительно снижает качество плодов [Machado et al., 2014]. Анализ экстрактов методом газовой хроматографии и масс-спектрометрии показал, что их наибольший фунгицидный эффект коррелирует с присутствием в составе экстрактов галогенированных терпенов, жирных кислот (гексадекановой и октадекановой) и кверцетина. Аналогичным образом эксперименты *in vitro* показали, что ЭМВ не нарушает развитие возбудителя антракноза *Colletotrichum trifolii* Bain et Assary. Это позволяет предположить, что индуцированная устойчивость может быть обусловлена исключительно элиситирующим воздействием экстракта [Cluzet et al., 2004]. Действительно, помимо вышеупомянутых антимикробных свойств, биоактивные молекулы ЭМВ могут играть роль элиситоров, вызывая специфические реакции растений против патогенов. Растения защищают себя от вторжения патогенов за счет восприятия сигнальных молекул – элиситоров, которые включают в себя целый спектр разных молекул, таких как олиго- и полисахариды, пептиды, белки и липиды, часто обнаруживаемые в клеточной стенке атакующих патогенов [Boller, 1995; Côté et al., 1998]. Разнообразные полисахариды, присутствующие в ЭМВ, включают эффективные элиситоры, индуцирующие болезнеустойчивость растений [Kloareg, Quatrano, 1988]. Красные водоросли обычно содержат агары и каррагинаны в своих клеточных стенках, экстракты бурых водорослей содержат альгинаты, ламинараны, сульфатированные фукуаны и другие сложные слизи, а зеленые водоросли содержат слизь, состоящую из та-

ких веществ, как рамноза, уроновая кислота и ксилоза [Cluzet et al., 2004]. Показано, что ламинараны и сульфатированные фукуаны из бурых водорослей вызывают множественные защитные реакции у люцерны (*Medicago sativa* L.) и табака (*Nicotiana tabacum* L.) [Kobayashi et al., 1993; Klarzynski et al., 2000, 2003]. Аналогично каррагинанам сульфатированные линейные галактаны являются эффективными элиситорами у растений табака [Mercier et al., 2001]. Ламинараны, фукоиданы и растворимые альгиновые кислоты бурых водорослей морей Дальнего Востока повышают устойчивость сои к бактериозу и грибковым болезням (фузариоз, аскохитоз, пероноспороз, септориоз), на что указывает снижение пораженности растений почвенными патогенами и повышение урожая сои [Заостровных и др., 2009]. Опрыскивание листьев винограда экстрактом *A. nodosum* уменьшало зараженность фитофторой *Phytophthora capsici* у *Capsicum* и плазмопарой *Plasmopara viticola* [Lizzy et al., 1998]. Показана эффективность применения бетаинов в низких концентрациях при поражении растений грибковой инфекцией [Blunden, 2003]. При выращивании капусты внесение в почву жидких ЭМВ стимулировало рост и активность микроорганизмов, которые являются антагонистами *Pythium ultimum*, опасного грибкового патогена, возбудителя черной ножки у проростков капусты [Dixon, Walsh, 2004]. Применение экстракта *A. nodosum* и гуминовой кислоты к полевице увеличивало активность СОД, что, в свою очередь, значительно снижало заболеваемость долларовой пятнистостью, вызываемой грибом *Sclerotinia homoeocarpa*. Морские водоросли являются богатым источником полифенолов-антиоксидантов с бактерицидными свойствами [Zhang et al., 2006]. Vacciplant – один из примеров коммерческих препаратов, зарегистрированный как фитотерапевтический. Он представляет собой экстракт бурой водоросли *L. digitata*, содержащей ламинараны, вызывающий повышение болезнеустойчивости растений.

Показано, что опрыскивание экстрактом *Ulva* spp. в концентрации всего 5 мкг/мл защищало люцерну (*Medicago truncatula* Gaertn.) от возбудителя антракноза *Colletotrichum trifolii* [Cluzet et al., 2004]. Анализ данных показал, что под влиянием экстракта были активированы гены, кодирующие ключевые ферменты биосинтеза фитоалексинов и фенилпропаноидов, и гены, кодирующие ферменты, связанные с патогенезом (фенилаланин-аммиак-лиаза, халкон-синтаза, изофлавоон-редуктаза, хитиназа и др.). Также отмечено, что обработка ЭМВ предотвращала подавление экспрессии генов,

кодирующих белки, участвующие в метаболизме углерода и азота, что является обычной реакцией растений, испытывающих воздействие патогенов [Rojas et al., 2014].

«Чувство кворума» (quorum sensing, QS) бактерий и влияние морских водорослей на QS. «Чувство кворума» – это коммуникационный механизм, наблюдаемый в популяциях бактерий, зависящих от плотности клеток, который запускает и контролирует экспрессию генов, регулирующих различные физиологические функции и реакции [Dong, Zhang, 2005]. Этот отклик опосредуется низкомолекулярными сигнальными молекулами, называемыми ацил-гомосерин-лактонами (ацил-HSL). Вирулентность патогенных бактерий находится под контролем системы QS. Агенты, влияющие на систему QS, потенциально могут изменять патогенность. Красная морская водоросль *Delisea pulchra* (Greville) Montagne содержит галогенированные фураноны и еноны, гомологичные ацил-HSL. Они связываются с LuxR в сайте связывания ацил-HSL и предотвращают связывание аутоиндукторов ацил-HSL, тем самым ингибируя процесс QS. Эти фураноны в природе, по-видимому, влияют на QS у морских бактерий, таких как *Serratia liquefaciens*, *Vibrio fischeri* и *Vibrio harveyi* [Rasmussen et al., 2000; Manefield et al., 2002].

Другие вредители. Тля и другие питающиеся соком насекомые обычно избегают растений, обработанных ЭМВ [Stephenson, 1966; Hankins, Hockey, 1990]. Распыление гидролизованых ЭМВ на яблони уменьшало популяции красных паутинных клещей, а применение экстрактов в течение 2–3 лет снижало их до уровня, наблюдаемого при применении акарицидов [Stephenson, 1966]. Также замечено, что использование экстракта Maxicrop на растениях клубники значительно сокращает популяцию обыкновенного паутинного клеща (*Tetranychus urticae*) [Hankins, Hockey, 1990]. Высказано предположение, что ЭМВ могут содержать хелатные комплексы металлов, которые, как известно, уменьшают популяцию обыкновенного паутинного клеща [Terriere, Rajadhyaksha, 1964; Abetz, 1980]. Хлороформный и бензольный экстракты бурой водоросли *Padina pavonica* продемонстрировали нимфицидную активность и способность значительно сокращать или увеличивать период развития нимф, «вмешиваясь» в физиологию красного хлопкового жука (*Dysdercus cingulatus*). Такой эффект связывают с содержанием в ЭМВ гормонов, препятствующих развитию вредителей на стадии зародыша [Sahayaraj, Kalidas, 2011].

Имеются данные и о противовирусном действии ЭМВ. Так, у препарата SPS4, изготовленного из красной водоросли *Hypnea musciformis*, выявлена биологическая активность против вируса табачной мозаики [Grannam et al., 2013].

В целом в многочисленных исследованиях убедительно доказана способность ЭМВ снижать стресс, вызванный у растений теми или иными стрессорами. Однако эти эффекты сильно зависят от вида водорослей и метода экстракции. Кроме того, и вид растений также является важным фактором, который необходимо учитывать, поскольку реакция разных растений на определенный стресс может существенно меняться в зависимости от их видовой и даже сортовой принадлежности.

Влияние ЭМВ на ризосферу растений

Большинство работ, посвященных исследованию механизма действия ЭМВ, сосредоточены исключительно на физиологических изменениях в растениях, а вопрос их возможного влияния на ризосферу не рассматривается, несмотря на его большое значение. Вероятно, это связано со способом внесения экстрактов, чаще всего с помощью опрыскивания листьев. Тем не менее применение ЭМВ стимулирует рост полезных ризосферных микроорганизмов и секрецию этими микробами веществ, кондиционирующих почву [Boukhari et al., 2020]. Например, при выращивании хризантемы (*Chrysanthemum morifolium* Ramat.) внесение в почву коммерческого ЭМВ на основе альгината значительно увеличивало доступный для растений в ризосфере фосфор (на 49 %), хотя микробное сообщество почвы при этом не изменялось [Ji et al., 2017]. Результаты исследования влияния коммерческого препарата из *A. nodosum* на разнообразие почвенного и корневого микробиома растений перца показали, что обработка значительно изменяла бактериальное альфа-разнообразие в образцах почвы [Renaut et al., 2019]. Однако эффект не был очевиден при оценке альфа-разнообразия грибов в почве, а также бактерий и грибов в корнях. При оценке действия различных биостимуляторов на образцы почв, нарушенных эрозией, показано, что экстракт *M. pyrifer* увеличивал гидрогеназную активность образца почвы на 32 % по сравнению с контролем [Onet et al., 2019]. Кроме того, внесение в почву с проростками яблони *Malus hupehensis* Rehd. биостимулирующего экстракта на основе *L. nigrescens* и *Lessonia flavicans* Bory de Saint-Vincent в дозе 40 г/кг вызывало значительное повышение в почве активности ферментов инвертазы, уре-

азы, протеиназы и фосфатазы. При этом специальными методами было установлено, что после применения ЭМВ сообщество почвенных грибов изменялось [Wang et al., 2016]. Таким же образом метаболическая активность микроорганизмов почвы, на которой выращивалась клубника, а также их функциональное разнообразие, количество колоний и дыхание почвы увеличивались в ответ на обработку экстрактом *A. nodosum* в полевых и тепличных условиях [Alam et al., 2013].

Как показывают исследования, альгинаты не только влияют на свойства почвы, но и способствуют росту полезных грибов. Так, альгинатные олигосахариды, продуцируемые в результате ферментативного расщепления альгиновой кислоты, в основном экстрагированной из бурых водорослей, оказывают сильное стимулирующее воздействие на рост гиф и удлинение арбускулярных микоризных (АМ) грибов, и способствовали заражению этими грибами проростков понцируса (*Poncirus trifoliata* (Linn.) Raf. [Ishii et al., 2000]. Экстракты различных морских бурых водорослей (*Laminaria japonica* Areschoug и *U. pinnatifida*) могут быть использованы в качестве стимуляторов роста АМ-грибов [Kuwada et al., 2006]. Аборигенные АМ-грибы вызывали увеличение колонизации корней на 27 %, а количество спор увеличилось примерно на 21 % по сравнению с контролем, когда на плантации цитрусовых через систему разбрызгивания применяли жидкие удобрения, содержащие экстракт *L. japonica*) [Kuwada et al., 2000]. Органические фракции (25 % MeOH элюаты) красных и зеленых водорослей значительно улучшали рост гиф АМ-грибов *in vitro* [Kuwada et al., 2006]. Нанесение 25 % MeOH элюатов экстрактов красных и зеленых водорослей на корни папайи и маракуйи (*Pasiflora edulis* Sims.) улучшало развитие микоризы. Авторы предположили, что как красные, так и зеленые водоросли содержат соединения, которые играют положительную роль в развитии микоризы у высших растений. Однако, хотя эти эффекты и имеют большое значение, они все еще мало изучены.

Заключение

Европейский Союз (ЕС) стал первым крупным объединением многих (27) стран, законодательно признавшим биостимуляторы растений отдельной группой сельскохозяйственных препаратов [Boukhari et al., 2020]. Недавно опубликован регламент, устанавливающий правила размещения удобрений на рынке ЕС (2019/1009), в котором понятие «биостимуля-

тор растений» определяется как «продукт, назначение которого заключается в стимулировании процессов питания растений независимо от содержания питательных веществ в продукте с целью улучшения одной или более из следующих характеристик растения или ризосферы растения: а) эффективность поглощения и использования питательных веществ растениями, б) устойчивость растений к абиотическому стрессу, в) качественные признаки культур и г) доступность ограниченных питательных веществ в почве или ризосфере» [European..., 2019]. Таким образом, ЭМВ в странах Европы отнесены к группе немикробных биостимуляторов растений.

Данное решение не является неожиданным, так как из года в год применение ЭМВ в качестве биостимуляторов растений неуклонно расширяется в сельскохозяйственном секторе во всем мире. Этот прогресс достигнут благодаря накопленным научным данным, описывающим их действие и удовлетворяющим в определенной степени запросы производителей сельхозпродукции. Более того, нововведения в законодательстве, регулирующие рынок биостимуляторов растений в ЕС, открывают новые возможности для расширения использования ЭМВ уже в ближайшем будущем. Однако, учитывая результаты исследований, обсуждаемые в настоящей статье, многие пробелы в знаниях об ЭМВ еще сохраняются. Очевидно, что более полно преимущества ЭМВ могут быть использованы в растениеводстве прежде всего в результате дальнейших исследований их биохимической природы и тонких механизмов действия.

Вслед за другими авторами [Boukhari et al., 2020] назовем первоочередные задачи, решение которых должно определять перспективы использования ЭМВ в ближайшие годы.

Во-первых, необходимо завоевать доверие производителей сельскохозяйственной продукции. Удовлетворение их требований имеет особо важное значение для успеха любого сельскохозяйственного новшества. Фермеры должны рассматривать применение ЭМВ как способ повышения отдачи от своих затрат и как дополнительную возможность для удовлетворения спроса потребителей на «более мягкие» и экологичные формы ведения сельского хозяйства и производство продуктов для здорового питания [Chojnaska et al., 2015]. Поэтому по результатам исследований, связанных с ЭМВ, для них должно быть разработано руководство, состоящее из набора рекомендаций по способам и нормам внесения, частоте и срокам применения экстрактов и т. д.

Во-вторых, необходим переход от узко-секторальной экономической ниши к более широкому рынку, в то время как сейчас биостимуляторы растений по-прежнему рассматриваются как продукты специализированного рыночного сектора, поскольку они предназначены исключительно для садоводства и конкретных культур. Это можно объяснить несколькими факторами, в том числе отсутствием последовательного и строгого законодательного регулирования, методами их применения и мнением фермеров. Понятно, что использование ЭМВ в сельском хозяйстве сокращает применение вредных агрохимикатов и способствует сохранению окружающей среды [Panda et al., 2012]. Однако вряд ли целесообразно противопоставлять ЭМВ обычным химическим удобрениям. Наоборот, внедрение технологий применения ЭМВ совместно с минеральными удобрениями позволит максимально использовать более широкий рынок, сфокусировавшись на повышении экоэффективности удобрений.

В-третьих, и это особенно важно, требуется расшифровка механизма действия ЭМВ. Разумеется, выяснение механизма их действия представляется весьма непростой задачей, которая помимо прочих предполагает использование междисциплинарного подхода с применением сложных технологий для установления специфических эффектов ЭМВ как на физиолого-биохимическом, так и на молекулярно-генетическом уровне. Сложный химический состав ЭМВ серьезно затрудняет точное определение биоактивных молекул, вызывающих конкретный эффект, что приводит к определенным противоречиям, которые не всегда полностью объясняются, поскольку комплекс растение/почва представляет собой сложную экосистему, находящуюся под влиянием целого набора переменных, включая почвенно-климатические условия, видо- и сортоспецифичность сельскохозяйственных растений и особенности почвенного микробиома. Тем не менее эти сложные комплексы необходимо расшифровать с точностью до каждого элемента, чтобы помимо прочего установить возможные синергетические и антагонистические эффекты. Такая задача может показаться на первый взгляд нерешаемой, так как потребует проведения многочисленных исследований и анализа огромного количества данных. Однако быстрый научно-технический прогресс, появление и использование новых высокопроизводительных методов исследований вселяют определенную надежду. Добавим к этому, что, учитывая положительное влияние ЭМВ на полезные для растений микроорганизмы, усиление синергии

между ЭМВ и микробными биостимуляторами может стать еще одним направлением в разработке биостимуляторов растений следующего поколения.

Наконец, следует сказать, что более широкое применение ЭМВ в практике сельского хозяйства предполагает решение ряда задач научно-прикладного и производственного (технологического) характера, таких как: а) правильный выбор времени сбора морских водорослей, зависящий от их видовой принадлежности и условий окружающей среды; б) оптимизация процесса экстракции и достижение стабильности в составе производимых препаратов; в) установление наиболее надежных способов хранения и транспортировки ЭМВ и некоторые другие.

Работа выполнена при финансовой поддержке из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0074) и в рамках программы НИР НОЦ «Российская Арктика: новые материалы, технологии и методы исследования».

Литература

- Боголицын К. Г., Каплицин П. А., Ульяновский Н. В., Пронина О. А. Комплексное исследование химического состава бурых водорослей Белого моря // Химия растительного сырья. 2012. № 4. С. 153–160.
- Евстратова Л. П., Матвеева Е. М., Николаева Е. В., Евстратов И. В. Новое средство в защите картофеля от золотистой цистообразующей нематоды // Картофельводство: Совр. технологии производства, хранения и переработки картофеля: Матер. науч.-практ. конф. М., 2017. С. 233–236.
- Жемчужин С. Г., Спиридонов Ю. Я., Босак Г. С. Биопестициды: современное состояние проблемы (дайджест публикаций за 2012–2017 гг.) // Агрохимия. 2019. № 11. С. 77–85.
- Заостровных В. И., Трофимова Т. Ф., Шевченко Н. М., Чайкина Е. Л., Звягинцева Т. Н., Анисимов М. М. Влияние углеводовсодержащих биополимеров из морских водорослей на устойчивость сои к заболеваниям // Защита и карантин растений. 2009. № 12. С. 24.
- Клочкова Т. А., Климова А. В., Клочкова Н. Г. Перспективы использования камчатских ламинариевых водорослей в региональном растениеводстве // Вестник КамчатГТУ. 2019. № 48. С. 90–103.
- Яхин О. И., Лубянов А. А., Яхин И. А. Физиологическая активность биостимуляторов и эффективность их применения // Агрохимия. 2016. № 6. С. 72–94.
- Abbas S. M. The influence of biostimulants on the growth and on the biochemical composition of *Vicia faba* CV. Giza 3 beans // Rom. Biotechnical. Lett. 2013. Vol. 18, no. 2. P. 8061–8068.
- Abdel Latef A. A. H., Strivastava A. K., Saber H., Alwaleed E. A., Tran L. -S. P. *Sargassum muticum* and Ja-

- nia rubens* regulate amino acid metabolism to improve growth and alleviate salinity in chickpea // *Sci. Rep.* 2017. Vol. 7. P. 1–12. doi: 10.1038/s41598-017-07692-w
- Abe H., Uchiyama M., Sato R. Isolation and identification of native auxins in marine algae // *Agric. Biol. Chem.* 1972. Vol. 36. P. 2259–2260. doi: 10.1271/bbb1961.36.2259
- Abe H., Uchiyama M., Sato R. Isolation of phenylacetic acid and its p-hydroxy derivative as auxin-like substances from *Undaria pinnatida* // *Agric. Biol. Chem.* 1974. Vol. 38. P. 897–898. doi: 10.1271/bbb1961.38.897
- Abetz P. Seaweed extracts: have they a place in Australian agriculture or horticulture? // *J. Austral. Inst. Agric. Sci.* 1980. Vol. 46. P. 23–29.
- Abetz P., Young C. L. The effect of seaweed extract sprays derived from *Ascophyllum nodosum* on lettuce and cauliflower crops // *Bot. Mar.* 1983. Vol. 26. P. 487–492.
- Akula A., Akula C., Bateson M. Betaine: a novel candidate for rapid induction of somatic embryogenesis in tea (*Camellia sinensis* [L.] O. Kuntze) // *Plant Growth Regul.* 2000. Vol. 30. P. 241–246.
- Alam M., Braun G., Norrie J., Hodges D. Effect of *Ascophyllum* extract application on plant growth, fruit yield and soil microbial communities of strawberry // *Can. J. Plant Sci.* 2013. Vol. 93. P. 23–36. doi: 10.4141/CJPS2011-260
- Alboofetileh M., Rezaei M., Tabarsa M. Enzyme-assisted extraction of *Nizamuddinina zanardinii* for the recovery of sulfated polysaccharides with anti-cancer and immune-enhancing activities // *J. Appl. Phycol.* 2019. Vol. 31. P. 1391–1402. doi: 10.1007/s10811-018-1651-7
- Aldworth S. J., van Staden J. The effect of seaweed concentrate on seedling transplants // *S. Afr. J. Bot.* 1987. Vol. 53. P. 187–189.
- Al-Ghamdi A. A., Elansary H. O. Synergetic effects of 5-aminolevulinic acid and *Ascophyllum nodosum* seaweed extracts on *Asparagus* phenolics and stress related genes under saline irrigation // *Plant Physiol. Biochem.* 2018. Vol. 129. P. 273–284. doi: 10.1016/j.plaphy.2018.06.008
- Ali O., Ramsubhag A., Jayaraman J. Biostimulatory activities of *Ascophyllum nodosum* extract in tomato and sweet pepper crops in a tropical environment // *PLOS One.* 2019. Vol. 14: e0216710. doi: 10.1371/journal.pone.0216710
- Arora A., Sairam R. K., Srivastava G. C. Oxidative stress and antioxidative systems in plants // *Curr. Sci.* 2002. Vol. 82. P. 1227–1238.
- Arthur G. D., Stirk W. A., van Staden J. Effect of a seaweed concentrate on the growth and yield of three varieties of *Capsicum annuum* // *S. Afr. J. Bot.* 2003. Vol. 69. P. 207–211. doi: 10.1016/S0254-6299(15)30348-3
- Atzmon N., van Staden J. The effect of seaweed concentrate on the growth of *Pinus pinea* seedlings // *New Forest.* 1994. Vol. 8. P. 279–288. doi: 10.1007/BF00025373
- Augusto A., Simoes T., Pedrosa R., Silva S. F. J. Evaluation of seaweed extracts functionality as post-harvest treatment for minimally processed Fuji apples // *Innov. Food Sci. Emerg. Technol.* 2016. Vol. 33. P. 589–595. doi: 10.1016/j.ifset.2015.10.004
- Bartel B. Auxin biosynthesis // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1997. Vol. 48. P. 51–66. doi: 10.1146/annurev.arplant.48.1.51
- Basak F. Effect of preharvest treatment with seaweed products, Kelpak® and Goëmar BM 86®, on fruit quality in apple // *Int. J. Fruit Sci.* 2008. Vol. 8. P. 1–14. doi: 10.1080/15538360802365251
- Basavaraja P. K., Yogendra N. D., Zodape S. T., Prakash R., Ghosh A. Effect of seaweed sap as foliar spray on growth and yield of hybrid maize // *J. Plant Nutr.* 2018. Vol. 41. P. 1851–1861. doi: 10.1080/01904167.2018.1463381
- Battacharyya D., Babgohari M. Z., Rathor P., Prithiviraj B. Seaweed extracts as biostimulants in horticulture // *Sci. Hortic.* 2015. Vol. 196. P. 39–48. doi: 10.1016/j.scienta.2015.09.012
- Beckett R. P., van Staden J. The effect of seaweed concentrate on the growth and yield of potassium stressed wheat // *Plant Soil.* 1989. Vol. 116. P. 29–36.
- Bernart M., Gerwick W. H. 3-(Hydroxyacetyl) indole, a plant growth regulator from the Oregon red alga *Prionitis lanceolata* // *Phytochem.* 1990. Vol. 29. P. 3697–3698. doi: 10.1016/0031-9422(90)85315-7
- Biddington N. L., Dearman A. S. The involvement of the root apex and cytokinins in the control of lateral root emergence in lettuce seedlings // *Plant Growth Regul.* 1982. Vol. 1. P. 183–193. doi: 10.1007/BF00036997
- Billard V., Etienne P., Jannin L., Garnica M., Cruz F., Garcia-Mina J.-M., Yvin J.-C., Ourry A. Two biostimulants derived from algae or humic acid induce similar responses in the mineral content and gene expression of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) // *J. Plant Growth Regul.* 2014. Vol. 33. P. 305–316. doi: 10.1007/s00344-013-9372-2
- Biostimulant Market: Trends, Forecast and Competitive Analysis // *Research and Markets Report [Электронный ресурс].* April 2021. URL: <https://www.researchandmarkets.com/reports/5003421/biostimulant-market-trends-forecast-and#pos-0> (дата обращения: 05.02.2021).
- Blunden G. Agricultural uses of seaweeds and seaweed extracts. In: *Seaweed resources in Europe: uses and potential* / Eds. M. D. Guiry, G. Blunden. Chichester: Wiley, 1991. P. 65–81.
- Blunden G., Gordon S. M. Betaines and their sulphono analogues in marine algae // *Progress in phycological research* / Eds. F. E. Round, D. J. Chapman. Bristol: Biopress Ltd, 1986. Vol. 4. P. 39–80.
- Blunden G., Cripps A. L., Gordon S. M., Mason T. G., Turner C. H. The characterisation and quantitative estimation of betaines in commercial seaweed extracts // *Bot. Mar.* 1986. Vol. 29. P. 155–160.
- Blunden G., Jenkins T., Liu Y. Enhanced leaf chlorophyll levels in plants treated with seaweed extract // *J. Appl. Phycol.* 1997. Vol. 8. P. 535–543.
- Blunden G. Betaines in the plant kingdom and their use in ameliorating stress conditions in plants // *Acta Hortic.* 2003. Vol. 597. P. 23–29. doi: 10.17660/ActaHortic.2003.597.2

- Boller T. Chemoperception of microbial signals in plant cells // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1995. Vol. 46. P. 189–214.
- Boukhari M. E. M. E., Barakate M., Bouhia Y., Lyamlouli K. Trends in seaweed extract based biostimulants: manufacturing process and beneficial effect on soil-plant systems // *Plants.* 2020. Vol. 9(3): 359. doi: 10.3390/plants9030359
- Bradacova K., Weber N. F., Morad-Talab N., Asim M., Imran M., Weinmann M., Neumann G. Micronutrients (Zn/Mn), seaweed extracts, and plant growth-promoting bacteria as cold-stress protectants in maize // *Chem. Biol. Technol. Agric.* 2016. P. 3–19. doi: 10.1186/s40538-016-0069-1
- Brain K. R., Chalopin M. C., Turner T. D., Blunden G., Wildgoose P. B. Cytokinin activity of commercial aqueous seaweed extract // *Plant Sci. Lett.* 1973. Vol. 1. P. 241–245. doi: 10.1016/0304-4211(73)90026-6
- Buggeln R. G., Craigie J. S. Evaluation of evidence for the presence of indole-3-acetic acid in marine algae // *Planta.* 1971. Vol. 97. P. 173–178. doi: 10.1007/BF00386764
- Burchett S., Fuller M. P., Jellings A. J. Application of seaweed extract improves winter hardiness of winter barley cv. Igri. // *Proceed. Soc. Experimental Biol., Annual Meeting, The York University, March 22–27, 1998.* Springer, 1998.
- Carlson D. R., Dyer D. J., Cotterman C. D., Durley R. C. The physiological basis for cytokinin induced increases in pod set in IX 93–100 soybeans // *Plant Physiol.* 1987. Vol. 84. P. 233–239. doi: 10.1104/pp.84.2.233
- Carrasco-Gil S., Hernandez-Apaolaza L., Lucena J. J. Effect of several commercial seaweed extracts in the mitigation of iron chlorosis of tomato plants (*Solanum lycopersicum* L.) // *Plant Growth Regul.* 2018. Vol. 86. P. 401–411. doi: 10.1007/s10725-018-0438-9
- Chizhov A. O., Dell A., Morris H. R., Reason A. J., Haslam S. M., McDowell R. A., Reason A. J., Chizhov O. S., Usov A. I. Structural analysis of laminaran by MALDI and FAB mass spectrometry // *Carbohydrate Res.* 1998. Vol. 310. P. 203–210. doi: 10.1016/S0008-6215(98)00177-3
- Chojnacka K., Saeid A., Witkowska Z., Tuhy L. Biologically active compounds in seaweed extracts—the prospects for the application // *Open Conf. Proc. J.* 2012. Vol. 3. P. 20–28. doi: 10.2174/1876326X01203020020
- Chojnacka K., Michalak I., Dmytryk A., Gramza M., Słowiński A., Gorecki H. Algal extracts as plant growth biostimulants // *Marine Algae Extracts: Processes, Products, and Applications* / Eds. S.-K. Kim, K. Chojnacka. Wiley-VCH Verlag GmbH and Co, 2015. Chapter 11. P. 189–212. doi: 10.1002/9783527679577.ch11
- Chrysargyris A., Xylia P., Anastasiou M., Panteledes I., Tzortzakis N. Effects of *Ascophyllum nodosum* seaweed extracts on lettuce growth, physiology and fresh-cut salad storage under potassium deficiency // *J. Sci. Food Agric.* 2018. Vol. 98. P. 5861–5872. doi: 10.1002/jsfa.9139
- Cluzet S., Torregrosa C., Jacquet C., Lafitte C., Fournier J., Mercier L., Salamagne S., Briand X., Esquerré-Tugayé M.-T., Dumas B. Gene expression profiling and protection of *Medicago truncatula* against a fungal infection in response to an elicitor from green algae *Ulva* spp. // *Plant. Cell Environ.* 2004. Vol. 27. P. 917–928. doi: 10.1111/j.1365-3040.2004.01197.x
- Colla G., Cardarelli M., Bonini P., Rouphael Y. Foliar applications of protein hydrolysate, plant and seaweed extracts increase yield but differentially modulate fruit quality of greenhouse tomato // *Hort. Sci.* 2017. Vol. 52. P. 1214–1220. doi: 10.21273/HORTSCI12200-17
- Côté F., Ham K. S., Hahn M. G., Bergmann C. W. Oligosaccharide elicitors in host-pathogen interactions: generation, perception, and signal transduction // *Plant-Microbe Interactions. Subcellular biochemistry* / Ed. D. Biswas. New York: Plenum Press, 1998. Vol. 29. P. 385–432. doi: 10.1007/978-1-4899-1707-2_13
- Craigie J. S. Cell walls. In: *Biology of the red algae* / Eds. K. M. Cole, R. G. Sheath. Cambridge: Cambridge University Press, 1990. P. 221–257.
- Craigie J. S. Seaweed extract stimuli in plant science and agriculture // *J. Appl. Phycol.* 2011. Vol. 23. P. 371–393. doi: 10.1007/s10811-010-9560-4
- Crouch I. J., Smith M. T., van Staden J., Lewis M. J., Hoard G. V. Identification of auxins in a commercial seaweed concentrate // *J. Plant Physiol.* 1992. Vol. 139. P. 590–594. doi: 10.1016/S0176-1617(11)80375-5
- Crouch I. J., van Staden J. Evidence for rooting factors in a seaweed concentrate prepared from *Ecklonia maxima* // *J. Plant Physiol.* 1991. Vol. 137. P. 319–322. doi: 10.1016/S0176-1617(11)80138-0
- Crouch I. J., van Staden J. Effect of seaweed concentrate on the establishment and yield of greenhouse tomato plants // *J. Appl. Phycol.* 1992. Vol. 4. P. 291–296. doi: 10.1007/BF02185785
- Crouch I. J., van Staden J. Evidence for the presence of plant growth regulators in commercial seaweed products // *Plant Growth Regul.* 1993a. Vol. 13. P. 21–29. doi: 10.1007/BF00207588
- Crouch I. J., van Staden J. Effect of seaweed concentrate from *Ecklonia maxima* (Osbeck) Papenfuss on *Meloidogyne incognita* infestation on tomato // *J. Appl. Phycol.* 1993b. Vol. 5. P. 37–43. doi: 10.1007/BF02182420
- De Waele D., McDonald A. H., De Waele E. Influence of seaweed concentrate on the reproduction of *Pratylenchus zeae* (Nematoda) on maize // *Nematologica.* 1988. Vol. 34. P. 71–77. doi: 10.1163/002825988X00062
- Di Stasio E., Rouphael Y., Colla G., Raimondi G., Giordano M., Pannico A., El-Nakhel C., De Pascale S. The influence of *Ecklonia maxima* seaweed extract on growth, photosynthetic activity and mineral composition of *Brassica rapa* L. subsp. *sylvestris* under nutrient stress conditions // *Eur. J. Hortic. Sci.* 2017. Vol. 82. P. 286–293. doi: 10.17660/eJHS.2017/82.6.3
- Digruber T., Sas, L., Cseri A., Paul K., Nagy A. V., Remenyik J., Molnar I., Vass I., Toldi O., Gyuricza C., Dudits D. Stimulation of energy willow biomass with triacontanol and seaweed extract // *Ind. Crops Prod.* 2018. Vol. 120. P. 104–112. doi: 10.1016/J.INDCROP.2018.04.047
- Dixon G. R., Walsh U. F. Suppressing *Pythium ultimum* induced damping-off in cabbage seedlings by biostimulation with proprietary liquid seaweed extracts // *Acta Hort.* 2004. Vol. 635. P. 103–106. doi: 10.17660/ActaHortic.2004.635.13

- Dong Y., Zhang L. Quorum sensing and quorum-quenching enzymes // J. Microbiol. 2005. Vol. 43 (Suppl). P. 101–109.
- Du Jardin P. Plant biostimulants: Definition, concept, main categories and regulation // Sci. Hortic. 2015. Vol. 196. P. 3–14. doi: 10.1016/j.scienta.2015.09.021
- Duarte M. E. R., Cardoso M. A., Nosedá M. D., Cerezo A. S. Structural studies on fucoidan from brown seaweed *Sagassum stenophyllum* // Carbohydrate Res. 2001. Vol. 333. P. 281–293. doi: 10.1016/S0008-6215(01)00149-5
- Elansary H. O., Yessoufou K., Abdel-Hamid A. M. E., El-Esawi M. A., Ali H. M., Elshikh M. S. Seaweed extracts enhance salam turfgrass performance during prolonged irrigation intervals and saline shock // Front. Plant Sci. 2017. Vol. 8. 830 p. doi: 10.3389/fpls.2017.00830
- El-Ansary M. S. M., Hamouda R. A. Biocontrol of root-knot nematode infected banana plants by some marine algae // Russ. J. Mar. Biol. 2014. Vol. 40. P. 140–146. doi: 10.1134/S1063074014020047
- Ertani A., Francioso O., Tinti A., Schiavon M., Pizzeghello D., Nardi S. Evaluation of seaweed extracts from *Laminaria* and *Ascophyllum nodosum* spp. as biostimulants in *Zea mays* L. using a combination of chemical, biochemical and morphological approaches // Front. Plant Sci. 2018. Vol. 9. P. 428. doi: 10.3389/fpls.2018.00428
- Ervin E. H., Zhang X., Fike J. Ultraviolet-B radiation damage on Kentucky bluegrass II: Hormone supplement effects // Hort. Sci. 2004. Vol. 39. P. 1471–1474. doi: 10.21273/HORTSCI.39.6.1471
- European Union. Regulation (EU) 2019/1009 of the European Parliament and of the Council of 5 June 2019 laying down rules on the making available on the market of EU fertilising products and amending Regulations (EC) No 1069/2009 and (EC) No 1107/2009 and repealing Regula. 2019. 114 p. URL: <https://eur-lex.europa.eu/eli/reg/2019/1009/oj> (дата обращения: 05.02.2021).
- Featonby-Smith B. C., van Staden J. The effect of seaweed concentrate on the growth of tomato plants in nematode-infested soil // Sci. Hortic. 1983a. Vol. 20. P. 137–146.
- Featonby-Smith B. C., van Staden J. The effect of seaweed concentrate and fertilizer on the growth of *Beta vulgaris* // Z. Pflanzenphysiol. 1983b. Vol. 112. P. 155–162.
- Featonby-Smith B. C., van Staden J. The effect of seaweed concentrate and fertilizer on growth and the endogenous cytokinin content of *Phaseolus vulgaris* // S. Afr. J. Bot. 1984. Vol. 3. P. 375–379.
- Featonby-Smith B. C., van Staden J. Effects of seaweed concentrate on grain yield in barley // S. Afr. J. Bot. 1987. Vol. 53. P. 125–128.
- Fei H., Crouse M., Papadopoulos Y., Vessey J. K. Enhancing the productivity of hybrid poplar (*Populus hybrid*) and switchgrass (*Panicum virgatum* L.) by the application of beneficial soil microbes and a seaweed extract // Biomass Bioenergy. 2017. Vol. 107. P. 122–134.
- Fike J. H., Allen V. G., Schmidt R. E., Zhang X., Fontenot J. P., Bagley C. P., Ivy R. L., Evans R. R., Coelho R. W., Wester D. B. Tasco-Forage: I. Influence of a seaweed extract on antioxidant activity in tall festue and in ruminants // J. Anim. Sci. 2001. Vol. 79. P. 1011–1021. doi: 10.2527/2001.7941011x
- Finnie J. F., van Staden J. Effect of seaweed concentrate and applied hormones on *in vitro* cultured tomato roots // J. Plant Physiol. 1985. Vol. 120. P. 215–222. doi: 10.1016/S0176-1617(85)80108-5
- Frióni T., Sabbatini P., Tombesi S., Norrie J., Poni S., Gatti M., Palliotti A. Effects of a biostimulant derived from the brown seaweed *Ascophyllum nodosum* on ripening dynamics and fruit quality of grapevines // Sci. Hortic. 2018. Vol. 232. P. 97–106. doi: 10.1016/2Fj.scienta.2017.12.054
- Fritig B., Heitz T., Legrand M. Antimicrobial proteins in induced plant defense // Curr. Opin. Immunol. 1998. Vol. 10. P. 16–22. doi: 10.1016/S0952-7915(98)80025-3
- Genard H., Le Saos J., Billard J.-P., Tremolieres A., Boucaud J. Effect of salinity on lipid composition, glycine betaine content and photosynthetic activity in chloroplasts of *Suaeda maritime* // Plant Physiol. Biochem. 1991. Vol. 29. P. 421–427.
- Goni O., Quille P., O'Connell S. *Ascophyllum nodosum* biostimulants and their role in enhancing tolerance to drought stress in tomato plants // Plant Physiol. Biochem. 2018. Vol. 126. P. 63–73. doi: 10.1016/j.plaphy.2018.02.024
- Gopala R. P. Gibberellin-like behaviour of α -tocophero; in green gram *Vigna radiata* // Geobios. 1984. Vol. 11. P. 21–25.
- Govindan M., Hodge J. D., Brown K. A., Nunez-Smith M. Distribution of cholesterol in Caribbean marine algae // Steroids. 1993. Vol. 58. P. 178–180. doi: 10.1016/0039-128x(93)90065-u
- Grannam A., Abbas A., Alek H., Al-Waari Z., Al-Ktaifani M. Enhancement of local plant immunity against tobacco mosaic virus infection after treatment with sulphaned-carrageenan from red alga (*Hypnea musciformis*) // Physiol. Mol. Plant Pathol. 2013. Vol. 84. P. 19–27. doi: 10.1016/j.pmpp.2013.07.001
- Hahn H., de Zacks R., Kende H. Cytokinin formation in pea seeds // Naturwissenschaften. 1974. Vol. 61. P. 170–171.
- Hamana K., Matsuzaki S., Niitsu M., Samejima K., Nagashima H. Polyamines of unicellular thermoacidophilic red alga *Cyanidium caldarium* // Phytochemistry. 1990. Vol. 29. P. 377–380. doi: 10.1016/0031-9422(90)85082-Q
- Hamdy A. E. A., Dawes C. J. Proximate constituents and lipid chemistry in two species of *Sargassum* from the west coast Florida // Bot. Mar. 1988. Vol. 31. P. 79–81. doi: 10.1515/botm.1988.31.1.79
- Hamza B., Suggars A. Biostimulants: myths and realities // Turfgrass Trends. 2001. Vol. 10. P. 6–10.
- Hankins S. D., Hockey H. P. The effect of a liquid seaweed extract from *Ascophyllum nodosum* (Fucales, Phaeophyta) on the two spotted red spider mite *Tetranychus urticae* // Hydrobiologia. 1990. Vol. 204(205). P. 555–559.
- Hartmann H. T., Kester D. E. Plant propagation: Principles and practices (4th Edn.), Englewood Cliffs, USA: Prentice Hall, 1983. P. 234–297.
- Hussain A., Boney A. D. Isolation of kinin-like substances from *Laminaria digitata* // Nature. 1969. Vol. 223. P. 504–505.

- Hussain A., Boney A. D. Hydrophilic growth inhibitors from *Laminaria* and *Ascophyllum* // *New Phytol.* 1973. Vol. 72. P. 403–410.
- Ishii T., Aikawa J., Kirino S., Kitabayashi H., Matsu-moto I., Kadoya K. Effects of alginate oligosaccharide and polyamines on hyphal growth of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and their infectivity of citrus roots // *Proceedings of the 9th International Society of Citriculture Congress, Orlando, FL, 3–7 December, 2000.* P. 1030–1032.
- Jannin L., Arkoun M., Etienne P., Laîné P., Goux D., Garnica M., Fuentes M., Francisco S. S., Baigorri R., Cruz F., Garcia-Mina J. *Brassica napus* growth is promoted by *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. seaweed extract: microarray analysis and physiological characterization of N, C, and S metabolisms // *J. Plant Growth Regul.* 2013. Vol. 32. P. 31–52. doi: 10.1007/s00344-012-9273-9
- Jeannin I., Lescure J. C., Morot-Gaudry J. F. The effects of aqueous seaweed sprays on the growth of maize // *Bot. Mar.* 1991. Vol. 34. P. 469–473. doi: 10.1515/botm.1991.34.6.469
- Jennings R. C. Gibberellins as endogenous growth regulators in green and brown algae // *Planta.* 1968. Vol. 80. P. 34–42.
- Jensen A. Tocopherol content of seaweed and seaweed meal. I. Analytical methods and distribution of tocopherols in benthic algae // *J. Sci. Food and Agric.* 1969. Vol. 20. P. 449–453.
- Ji R., Dong G., Shi W., Min J. Effects of liquid organic fertilizers on plant growth and rhizosphere soil characteristics of *Chrysanthemum* // *Sustainability.* 2017. Vol. 9. 841 p. doi: 10.3390/su9050841
- Jithesh M. N., Shukla P. S., Kant P., Josh J., Critchley A. T., Prithiviraj B. Physiological and transcriptomics analyses reveal that *Ascophyllum nodosum* extracts induce salinity tolerance in *Arabidopsis* by regulating the expression of stress responsive genes // *J. Plant Growth Regul.* 2019. Vol. 38. P. 463–478. doi: 10.1007/s00344-018-9861-4
- Kadam S. U., Tiwari B. K., O'Connell S., O'Donnell C. P. Effect of ultrasound pretreatment on the extraction kinetics of bioactives from brown seaweed (*Ascophyllum nodosum*) // *Sep. Sci. Technol.* 2015. Vol. 50. P. 670–675. doi: 10.1080/01496395.2014.960050
- Kadam S. U., Tiwari B. K., O'Donnell C. P. Application of novel extraction technologies for bioactives from marine algae // *J. Agric. Food Chem.* 2013. Vol. 61. P. 4667–4675. doi: 10.1021/jf400819p
- Kapur B., Sarıdaş M. A., Çeliktöpus E., Kafkas E., Kargı S. P. Health and taste related compounds in strawberries under various irrigation regimes and bio-stimulant application // *Food Chem.* 2018. Vol. 263. P. 67–73. doi: 10.1016/j.foodchem.2018.04.108
- Kasim W. A. E.-A., Saad-Allah K. M., Hamouda M. Seed priming with extracts of two seaweeds alleviates the physiological and molecular impacts of salinity stress on radish (*Raphanus sativus*) // *Int. J. Agric. Biol.* 2016. Vol. 18. P. 653–660. doi: 10.17957/IJAB/15.0152
- Khan W., Rayirath U. P., Subramanian S., Jithesh M. N., Rayorath P., Hodges D. M., Critchley A. T., Craigie J. S., Norrie J., Prithiviraj B. Seaweed extracts as biostimulants of plant growth and development // *J. Plant Growth Regul.* 2009. Vol. 28. P. 386–399. doi: 10.1007/s00344-009-9103-x
- Kingman A. R., Moore J. Isolation, purification and quantification of several growth regulating substances in *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyta) // *Bot. Mar.* 1982. Vol. 25. P. 149–153. doi: 10.1515/botm.1982.25.4.149
- Klarzynski O., Plesse B., Joubert J. M., Yvin J. C., Kopp M., Kloareg B., Fritig B. Linear beta-1, 3 glucans are elicitors of defense responses in tobacco // *Plant Physiol.* 2000. Vol. 124. P. 1027–1038. doi: 10.1104/pp.124.3.1027
- Klarzynski O., Descamps V., Plesse B., Yvin J.-C., Kloareg B., Fritig B. Sulfated fucan oligosaccharides elicit defense responses in tobacco and local and systemic resistance against tobacco mosaic virus // *Mol. Plant Microbe Interact.* 2003. Vol. 16. P. 115–122. doi: 10.1094/MPMI.2003.16.2.115
- Kloareg B., Quatrano R. S. Structure of the cell walls of marine algae and ecophysiological functions of the matrix polysaccharides // *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 1988. Vol. 26. P. 259–315.
- Kobayashi A., Tai A., Kanzaki H., Kawazu K. Elicitor-active oligosaccharides from algal laminaran stimulate the production of antifungal compounds in alfalfa // *Z. Naturforsch.* 1993. Vol. 48. P. 575–579. doi: 10.1515/znc-1993-7-808
- Kowalski B., Jager A. K., van Staden J. The effect of a seaweed concentrate on the *in vitro* growth and acclimatization of potato plantlets // *Potato Res.* 1999. Vol. 42. P. 131–139.
- Kulkarni M. G., Rengasamy K. R. R., Pendota S. C., Gruz J., Plackova L., Novak O., Dolezal K., Van Staden J. Bioactive molecules derived from smoke and seaweed *Ecklonia maxima* showing phytohormone-like activity in *Spinacia oleracea* L. // *N. Biotechnol.* 2019. Vol. 48. P. 83–89. doi: 10.1016/j.nbt.2018.08.004
- Kuwada K., Utamura M., Matsushita I., Ishii T. Effect of tangle stock ground extracts on *in vitro* hyphal growth of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and their *in vivo* infections of citrus roots. In: *Proceed. 9th Int. Soc. of Citriculture Congress, Orlando, FL, 3–7 Dec. 2000.* P. 1034–1037.
- Kuwada K., Wamocho L. S., Utamura M., Matsushita I., Ishii T. Effect of red and green algal extracts on hyphal growth of arbuscular fungi, and on mycorrhizal development and growth of papaya and passion fruit // *Agron. J.* 2006. Vol. 98. P. 1340–1344. doi: 10.2134/agronj2005.0354
- Lane C. E., Mayes C., Druehl L. D., Saunders G. W. A multi-gene molecular investigation of the kelp (*Laminariales*, *Phaeophyceae*) supports substantial taxonomic re-organization // *J. Phycol.* 2006. Vol. 42. P. 493–512. doi: 10.1111/j.1529-8817.2006.00204.x
- Layek J., Das A., Idapuganti R. G., Sarkar D., Ghosh A., Zodape S. T., Lal R., Yadav G. S., Panwar A. S., Ngachan S., Layek J., Das A., Ramkrushna G. I., Trivedi K., Yesuraj D., Chandramohan M., Kubavat D., Agarwal P. K., Ghosh A. Seaweed extract as organic bio-stimulant improves productivity and quality of rice in eastern Himalayas // *J. Appl. Phycol.* 2018. Vol. 30. P. 547–558. doi: 10.1007/s10811-017-1225-0

- Leclerc M., Caldwell C. D., Lada R. R. Effect of plant growth regulators on propagule formation in *Hemerocallis* spp. and *Hosta* spp. // Hort. Sci. 2006. Vol. 41. P. 651–653. doi: 10.21273/HORTSCI.41.3.651
- Liu H., Chen X., Song L., Li K., Zhang X., Liu S., Qin Y., Li P. Polysaccharides from *Grateloupia filicina* enhance tolerance of rice seeds (*Oryza sativa* L.) under salt stress // Int. J. Biol. Macromol. 2019. Vol. 124. P. 1197–1204. doi: 10.1016/j.ijbiomac.2018.11.270
- Lizzi Y., Coulomb C., Polian C., Coulomb P. J., Coulomb P. O. Seaweed and mildew: what does the future hold? Laboratory tests have produced encouraging results // Phytoma. 1998. Vol. 508. P. 29–30.
- Machado L. P., Matsumoto S. T., Jamal C. M., da Silva M. B., da Cruz Centeno D., Neto P. C., de Carvalho L. R., Yokoya N. S. Chemical analysis and toxicity of seaweed extracts with inhibitory activity against tropical fruit anthracnose fungi // J. Sci. Food Agric. 2014. Vol. 94. P. 1739–1744. doi: 10.1002/jsfa.6483
- Mancuso S., Azzarello E., Mugnai S., Briand X. Marine bioactive substances (IPA extract) improve ion fluxes and water stress tolerance in potted *Vitis vinifera* plants // Adv. Hort. Sci. 2006. Vol. 20. P. 156–161.
- Manefield M., Rasmussen T. B., Henzter M., Andersen J. B., Steinberg P., Kjelleberg S., Givskov M. Halogenated furanones inhibit quorum sensing through accelerated LuxR turnover // Microbiology. 2002. Vol. 148. P. 1119–1127.
- Marais M. F., Joseleau J. P. A fucoidan fraction from *Ascophyllum nodosum* // Carbohydrate Res. 2001. Vol. 336. P. 155–159. doi: 10.1016/S0008-6215(01)00257-9
- Masondo N. A., Kulkarni M. G., Finnie J. F., Van Staden J. Influence of biostimulants-seed-priming on *Ceratostroma triloba* germination and seedling growth under low temperatures, low osmotic potential and salinity stress // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2018. Vol. 147. P. 43–48. doi: 10.1016/j.ecoenv.2017.08.017
- Mattner S. W., Milinkovic M., Arioli T. Increased growth response of strawberry roots to a commercial extract from *Durvillaea potatorum* and *Ascophyllum nodosum* // J. Appl. Phycol. 2018. Vol. 30. P. 2943–2951. doi: 10.1007/s10811-017-1387-9
- McKersie B. D., Leshem Y. Y. Stress and stress coping in cultivated plants. Dordrecht: Kluwer Academic Publ., 1994. 256 p. doi: 10.1007/978-94-017-3093-8
- Mercier L., Lafitte C., Borderies G., Briand X., Esquerré-Tugayé M. T., Fournier J. The algal polysaccharide carrageenans can act as an elicitor of plant defence // New Phytol. 2001. Vol. 149. P. 43–51. doi: 10.1046/j.1469-8137.2001.00011.x
- Michalak I., Chojnacka K. Algae as production systems of bioactive compounds // Eng. Life Sci. 2015. Vol. 15. P. 160–176. doi: 10.1002/elsc.201400191
- Michalak I., Chojnacka K. The potential usefulness of a new generation of agro-products based on raw materials of biological origin // Acta Sci. Pol. Hortorum Cultus. 2016. Vol. 15. P. 97–120.
- Michalak I., Chojnacka K., Saeid A. Plant growth biostimulants, dietary feed supplements and cosmetics formulated with supercritical CO₂ algal extracts // Molecules. 2017. Vol. 22. P. 66–83. doi: 10.3390/molecules22010066
- Milton R. F. Improvements in or relating to horticultural and agricultural fertilizers. The Patent Office London, 1952. No. 664. 989 p.
- Mooney P. A., van Staden J. Algae and cytokinins // J. Plant Physiol. 1986. Vol. 123. P. 1–21. doi: 10.1016/S0176-1617(86)80061-X
- Mugnai S., Azzarello E., Pandolfi C., Salamagne S., Briand X., Mancuso S. Enhancement of ammonium and potassium root influxes by the application of marine bioactive substances positively affects *Vitis vinifera* plant growth // J. Appl. Phycol. 2008. Vol. 20. P. 177–182. doi: 10.1007/s10811-007-9203-6
- Nabil S., Cosson J. Seasonal variations in sterol composition of *Delesseria sanguinea* (Ceramiaceae, Rhodophyta) // Hydrobiologia. 1996. Vol. 326(327). P. 511–514. doi: 10.1007/BF00047854
- Naidu B. P., Jones G. P., Paleg L. G., Poljakoff-Mayber A. Proline analogues of *Melaleuca* species: response of *Melaleuca lanceolata* and *M. uncinata* to water stress and salinity // Aust. J. Plant Physiol. 1987. Vol. 14. P. 669–677. doi: 10.1071/PP9870669
- Nelson W. R., van Staden J. The effect of seaweed concentrate on wheat culms // J. Plant Physiol. 1984. Vol. 115. P. 433–437. doi: 10.1016/S0176-1617(84)80042-5
- Nelson W. R., Van Staden J. 1-Aminocyclopropane-l-carboxylic acid in seaweed concentrate // Bot. Mar. 1985. Vol. 28. P. 415–417. doi: 10.1515/botm.1985.28.9.415
- Nelson W. R., van Staden J. Effect of seaweed concentrate on the growth of wheat // S. Afr. J. Sci. 1986. Vol. 82. P. 199–200.
- Niemann D. I., Dorfling K. Growth inhibitors and growth promoters in *Enteromorpha compressa* (Chlorophyta) // J. Phycol. 1980. Vol. 16. P. 383–389. doi: 10.1111/j.1529-8817.1980.tb03049.x
- Norrie J., Keathley J. P. Benefits of *Ascophyllum nodosum* marine-plant extract applications to 'Thompson seedless' grape production // Acta Hort. 2006. Vol. 727. P. 243–247. doi: 10.17660/ActaHortic.2006.727.27
- Okolie C. L., Mason B., Mohan A., Pitts N., Udenigwe C. C. The comparative influence of novel extraction technologies on in vitro prebiotic-inducing chemical properties of fucoidan extracts from *Ascophyllum nodosum* // Food Hydrocoll. 2019. Vol. 90. P. 462–471. doi: 10.1016/j.foodhyd.2018.12.053
- Omar H., Ahdullarif B., Al-Kazan M., El-Gendy A. Various applications of seaweed improves growth and biochemical constituents of *Zea mays* L. and *Helianthus annuus* L. // J. Plant Nutr. 2015. Vol. 38, no. 1. P. 28–40.
- Onet A., Dincua L. C., Grenni P., Laslo V., Teusdea A. C., Vasile D. L., Enescu R. E., Crisan V. E. Biological indicators for evaluating soil quality improvement in a soil degraded by erosion processes // J. Soils Sediments. 2019. Vol. 19. P. 2393–2404. doi: 10.1007/s11368-018-02236-9
- Painter T. J. Algal polysaccharides // The polysaccharides / Ed. G. O. Aspinall. New York: Academic Press, 1983. P. 195–285. doi: 10.1016/B978-0-12-065602-8.50009-1
- Panda D., Pramanik K., Nayak B. R. Use of seaweed extracts as plant growth regulators for sustainable ag-

riculture // Int. J. Biores. Stress Manag. 2012. Vol. 3. P. 404–411.

Paparella S., Araújo S. S., Rossi G., Wijayasinghe M., Carbonera D., Balestrazzi A. Seed priming: state of the art and new perspectives // Plant Cell Rep. 2015. Vol. 34. P. 1281–1293. doi: 10.1007/s00299-015-1784-y

Patel K., Agarwal P., Agarwal P. K. *Kappaphycus alvarezii* sap mitigates abiotic-induced stress in *Triticum durum* by modulating metabolic coordination and improves growth and yield // J. Appl. Phycol. 2018. Vol. 30. P. 2659–2673. doi: 10.1007/s10811-018-1423-4

Praveen A. M., Parvathy K. K. R., Jayabalan R., Balasubramanian P. Dietary fiber from Indian edible seaweeds and its in-vitro prebiotic effect on the gut microbiota // Food Hydrocoll. 2019. Vol. 96. P. 343–353. doi: 10.1016/j.foodhyd.2019.05.031

Ragan M. A., Chapman D. J. A biochemical phylogeny of the protists. New York: Academic Press, 1978. 317 p.

Rasmussen T. B., Manefield M., Andersen J. B., Eberl L., Anthoni U., Christophersen C., Steinberg P., Kjelleberg S., Givskov M. How *Delisea pulchra* furanones affect quorum sensing and swarming motility in *Serratia liquefaciens* MG1 // Microbiol. 2000. Vol. 146. P. 3237–3244. doi: 10.1099/00221287-146-12-3237

Rasyid A. Evaluation of nutritional composition of the dried seaweed *Ulva lactuca* from Pameungpeuk waters, Indonesia // Trop. Life Sci. Res. 2017. Vol. 28. P. 119. doi: 10.21315/tlsr2017.28.2.9

Rathore S. S., Chaudhary D. R., Boricha G. N., Ghosh A., Bhatt B. P., Zodape S. T., Patolia J. S. Effect of seaweed extract on the growth, yield and nutrient uptake of soybean (*Glycine max*) under rainfed conditions // S. Afr. J. Bot. 2009. Vol. 75. P. 351–355. doi: 10.1016/j.sajb.2008.10.009

Rayorath P., Narayanan J. M., Farid A., Khan W., Palanisamy R., Hankins S., Critchley A. T., Prithiviraj B. Rapid bioassays to evaluate the plant growth promoting activity of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. using a model plant, *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh // J. Appl. Phycol. 2008. Vol. 20. P. 423–429. doi: 10.1007/s10811-007-9280-6

Renaut S., Masse J., Norrie J. P., Blal B., Hijri M. A commercial seaweed extract structured microbial communities associated with tomato and pepper roots and significantly increased crop yield // Microb. Biotechnol. 2019. Vol. 12. P. 1346–1358. doi: 10.1111/1751-7915.13473

Rioux L. E., Turgeon S. L., Beaulieu M. Characterization of polysaccharides extracted from brown seaweeds // Carbohydr. Polym. 2007. Vol. 69. P. 530–537. doi: 10.1016/j.carbpol.2007.01.009

Rodrigues D., Costa-Pinto A. R., Sousa S., Vasconcelos M. W., Pintado M. M., Pereira L., Rocha-Santos T. A. P., da Costa J. P., Silva A. M. S., Duarte A. C., Gomes A. M. P., Freitas A. C. *Sargassum muticum* and *Osmundea pinnatifida* enzymatic extracts: chemical, structural, and cytotoxic characterization // Mar. Drugs. 2019. Vol. 17(4): 209. doi: 10.3390/md17040209

Rojas C., Senthil-Kumar M., Tzin V., Mysore K. Regulation of primary plant metabolism during plant-pathogen interactions and its contribution to plant defense // Front. Plant Sci. 2014. Vol. 5. P. 17. doi: 10.3389/fpls.2014.00017

Saa S., Olivos-Del Rio A., Castro S., Brown P. H. Foliar application of microbial and plant based biostimulants increases growth and potassium uptake in almond (*Prunus dulcis* [Mill.] D. A. Webb) // Front. Plant Sci. 2015. Vol. 6. P. 87. doi: 10.3389/fpls.2015.00087

Sahayaraj K., Kalidas S. Evaluation of nymphicidal and ovicidal effect of a seaweed, *Padina pavonica* (Linn.) (Phaeophyceae) on cotton pest, *Dysdercus cingulatus* (Fab.) // Indian J. Geo-Marine Sci. 2011. Vol. 40. P. 125–129.

Sanderson K. J., Jameson P. E. The cytokinins in a liquid seaweed extract: Could they be the active ingredients? // Acta Hort. 1986. No. 179. P. 113–116.

Schmidt R. E., Ervin E. H., Zhang X. Questions and answers about biostimulants // Golf Course Manage. 2003. Vol. 71. P. 91–94.

Sharma H. S. S., Fleming C., Selby C., Rao J. R., Martin T. Plant biostimulants: A review on the processing of macroalgae and use of extracts for crop management to reduce abiotic and biotic stresses // J. Appl. Phycol. 2014. Vol. 26. P. 465–490. doi: 10.1007/s10811-013-0101-9

Sharma S., Chen C., Khatri K., Rathore M. S., Pandey S. P. *Gracilaria dura* extract confers drought tolerance in wheat by modulating abscisic acid homeostasis // Plant Physiol. Biochem. 2019. Vol. 136. P. 143–154. doi: 10.1016/j.plaphy.2019.01.015

Shrivastava P., Kumar R. Soil salinity: A serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation // Saudi J. Biol. Sci. 2015. Vol. 22. P. 123–131. doi: 10.1016/j.sjbs.2014.12.001

Shukla P. S., Mantin E. G., Adil M., Bajpai S., Critchley A. T., Prithiviraj B. *Ascophyllum nodosum*-based biostimulants: sustainable applications in agriculture for the stimulation of plant growth, stress tolerance, and disease management // Front. Plant Sci. 2019. Vol. 10. P. 655. doi: 10.3389/fpls.2019.00655

Shukla P. S., Shotton K., Norman E., Neily W., Critchley A. T., Prithiviraj B. Seaweed extract improve drought tolerance of soybean by regulating stress-response genes // AoB Plants. 2018. Vol. 10. plx051. doi: 10.1093/aobpla/plx051

Slávik M. Production of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) seedlings on substrate mixes using growth stimulants // J. For. Sci. 2005. Vol. 51. P. 15–23. doi: 10.17221/4540-JFS

Spann T. M., Little H. A. Applications of a commercial extract of the brown seaweed *Ascophyllum nodosum* increases drought tolerance in container-grown 'Hamlin' Sweet Orange nursery trees // Hort. Sci. 2011. Vol. 46. P. 577–582. doi: 10.21273/HORTSCI.46.4.577

Stamatiadis S., Evangelou L., Yvin J.-C., Tsadilas C., Mina J. M. G., Cruz F. Responses of winter wheat to *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. extract application under the effect of N fertilization and water supply // J. Appl. Phycol. 2015. Vol. 27. P. 589–600. doi: 10.1007/s10811-014-0344-0

Stephenson W. M. The effect of hydrolyzed seaweed on certain plant pests and diseases // Proc. Int. Seaweed Symp. 1966. Vol. 5. P. 405–415. doi: 10.1016/B978-0-08-011841-3.50064-1

- Stevens G. A., Westwood M. N. Fruit set and cytokinin-like activity in the xylem sap of sweet cherry (*Prunus avium*) as affected by rootstock // *Physiol. Plant.* 1984. Vol. 61. P. 464–468. doi: 10.1111/j.1399-3054.1984.tb06357.x
- Stirk W. A., Novak M. S., van Staden J. Cytokinins in macroalgae // *Plant Growth Regul.* 2003. Vol. 41. P. 13–24. doi: 10.1023/A:1027376507197
- Stirk W. A., Arthur G. D., Lourens A. F., Novak O., Strnad M., van Staden J. Changes in cytokinin and auxin concentrations in seaweed concentrates when stored at an elevated temperature // *J. Appl. Phycol.* 2004. Vol. 16. P. 31–39. doi: 10.1023/B:JAPH.0000019057.45363.f5
- Stirk W. A., Novak O., Hradecka V., Pencik A., Rolcik J., Strnad M., Van Staden J. Endogenous cytokinins, auxins and abscisic acid in *Ulva fasciata* (Chlorophyta) and *Dictyota humifusa* (Phaeophyta): Towards understanding their biosynthesis and homeostasis // *Eur. J. Phycol.* 2009. Vol. 44. P. 231–240. doi: 10.1080/09670260802573717
- Stirk W. A., van Staden J. Isolation and identification of cytokinins in a new commercial seaweed product made from *Fucus serratus* L. // *J. Appl. Phycol.* 1997. Vol. 9. P. 327–330. doi: 10.1023/A:1007910110045
- Tay S. A., Macleod J. K., Palni L. M., Letham D. S. Detection of cytokinins in a seaweed extract // *Phytochemistry.* 1985. Vol. 24. P. 2611–2614. doi: 10.1016/S0031-9422(00)80679-2
- Terriere L. C., Rajadhyaksha N. Reduced fecundity of the two spotted spider mite on metal-chelate treated leaves // *J. Econ. Entomol.* 1964. Vol. 57. P. 95–99. doi: 10.1093/jee/57.1.95
- Thompson B. Five years of Irish trials on biostimulants: the conversion of a skeptic // *USDA Forest Serv. Proc.* 2004. Vol. 33. P. 72–79.
- Tietz A., Ruttkowski U., Kohler R., Kasprisk W. Further investigations on the occurrence and the effects of abscisic acid in algae // *Biochem. Physiol. Pflanzen.* 1989. Vol. 184. P. 259–266. doi: 10.1016/S0015-3796(89)80011-3
- Tilman D., Cassman K. G., Matson P. A., Naylor R., Polasky S. Agricultural sustainability and intensive production practices // *Nature.* 2002. Vol. 418. P. 671–677.
- Trivedi K., Anand K. V., Vaghela P., Ghosh A. Differential growth, yield and biochemical responses of maize to the exogenous application of *Kappaphycus alvarezii* seaweed extract, at grain-filling stage under normal and drought conditions // *Algal Res.* 2018. Vol. 35. P. 236–244. doi: 10.1016/j.algal.2018.08.027
- Trejo Valencia R., Sánchez Acosta L., Fortis Hernández M., Preciado Rangel P., Gallegos Robles M. Á., Antonio Cruz R. C., Vázquez Vázquez C. Effect of seaweed aqueous extracts and compost on vegetative growth, yield, and nutraceutical quality of cucumber (*Cucumis sativus* L.) fruit // *Prime Archives in Agronomy.* Hyderabad, India: Vide Leaf, 2020. P. 1–25.
- van Loon L. C., van Strien E. A. The families of pathogenesis related proteins, their activities, and comparative analysis of PR-1 type proteins // *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 1999. Vol. 55. P. 85–97. doi: 10.1006/pmpp.1999.0213
- Vasquez V., Martinez R., Bernal C. Enzyme-assisted extraction of proteins from the seaweeds *Macrocystis pyrifera* and *Chondracanthus chamissoi*: characterization of the extracts and their bioactive potential // *J. Appl. Phycol.* 2019. Vol. 31. P. 1999–2010. doi: 10.1007/s10811-018-1712-y
- Vernieri P., Borghesi E., Ferrante A., Magnani G. Application of biostimulants in floating system for improving rocket quality // *J. Food Agric. Environ.* 2005. Vol. 3. P. 86–88. doi: 10.1234/4.2005.663
- Wachira F., Ogada J. *In vitro* regeneration of *Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze by somatic embryogenesis // *Plant Cell Rep.* 1995. Vol. 14. P. 463–466. doi: 10.1007/BF00234056
- Wang Y., Fu F., Li J., Wang G., Wu M., Zhan J., Chen X., Mao Z. Effects of seaweed fertilizer on the growth of *Malus hupehensis* Rehd. Seedlings, soil enzyme activities and fungal communities under replant condition // *Eur. J. Soil Biol.* 2016. Vol. 75. P. 1–7. doi: 10.1016/j.ejsobi.2016.04.003
- Whapham C. A., Blunden G., Jenkins T., Hankins S. D. Significance of betaines in the increased chlorophyll content of plants treated with seaweed extract // *J. Appl. Phycol.* 1993. Vol. 5. P. 231–234. doi: 10.1007/BF00004023
- Williams D. C., Brain K. R., Blunden G., Wildgoose P. B., Jewers K. Plant growth regulatory substances in commercial seaweed extracts // *Proc. Int. Seaweed Symp.* 1981. Vol. 8. P. 760–763.
- Wilson S. Frost management in cool climate vineyards // *University of Tasmania Research Report UT 99/1, Grape and Wine Research & Development Corporation.* 2001.
- Wu Y., Jenkins T., Blunden G., von Mende N., Hankins S. D. Suppression of fecundity of the root-knot nematode, *Meloidogyne javanica*, in monoxenic cultures of *Arabidopsis thaliana* treated with an alkaline extract of *Ascophyllum nodosum* // *J. Appl. Phycol.* 1997. Vol. 10. P. 91–94. doi: 10.1023/A:1008067420092
- Youssef L., Lallemand L., Giraud P., Soule F., Bhaw-Luximon A., Meilhac O., D'Hellencourt C. L., Jhurry D., Couprie J. Ultrasound-assisted extraction and structural characterization by NMR of alginates and carrageenans from seaweeds // *Carbohydr. Polym.* 2017. Vol. 166. P. 55–63. doi: 10.1016/j.carbpol.2017.01.041
- Zerri S. E. A., El Khalloufi F., Oudra B., Vasconcelos V. Seaweed bioactive compounds against pathogens and microalgae: potential uses on pharmacology and harmful algae bloom control // *Mar. Drugs.* 2018. Vol. 16. P. 55. doi: 10.3390/md16020055
- Zhang Q., Zhang J., Shen J., Silva A., Dennis D. A., Barrow C. J. A simple 96-well microplate method for estimation of total polyphenol content in seaweeds // *J. Appl. Phycol.* 2006. Vol. 18. P. 445–450. doi: 10.1007/s10811-006-9048-4
- Zhang X., Ervin E. H. Impact of seaweed extract-based cytokinins and zeatin riboside on creeping bentgrass heat tolerance // *Crop Sci.* 2008. Vol. 48. P. 364–370. doi: 10.2135/cropsci2007.05.0262
- Zhang X., Ervin E. H., Schmidt R. E. Physiological effects of liquid applications of a seaweed extract and a humic acid on creeping bentgrass // *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 2003. Vol. 128, no. 4. P. 492–496. doi: 10.21273/JASHS.128.4.0492

Zou P., Lu X., Zhao H., Yuan Y., Meng L., Zhang C., Li Y. Polysaccharides derived from the brown algae *Lessonia nigrescens* enhance salt stress tolerance to wheat seedlings by enhancing the antioxidant system and modulating intracellular ion concentration // *Front. Plant Sci.* 2019. Vol. 10. P. 48. doi: 10.3389/2Ffpls.2019.00048

Zvyagintseva T. N., Shevchenko N. M., Popivnich I. B., Isakov V. V., Scobun A. S., Sundukova E. V. A new procedure for separation of water-soluble polysaccharides from brown seaweeds // *Carbohydr. Res.* 1999. Vol. 322. P. 32–39. doi: 10.1016/S0008-6215(99)00206-2

Поступила в редакцию 10.02.2021

References

Bogolitsyn K. G., Kaplitsin P. A., Ul'yanovskii N. V., Pronina O. V. Kompleksnoe issledovanie khimicheskogo sostava burykh vodoroslei Belogo morya [Comprehensive study of the chemical composition of brown algae in the White Sea]. *Khim. rastitel'nogo syr'ya* [Chem. Plant Raw Materials]. 2012. No. 4. P. 153–160.

Evstratova L. P., Matveeva E. M., Nikolaeva E. V., Evstratov I. V. Novoe sredstvo v zashchite kartofelya ot zolotistoi tsistoobrazuyushchei nematody [A new method for protecting potatoes from golden cyst nematode]. *Kartofelevodstvo: Sovr. tekhnologii proizvodstva, khraneniya i pererabotki kartofelya: Mater. nauch.-prakt. konf.* [Potato growing: Current technologies for the production, storage, and processing of potatoes: Proceed. sci.-pract. conf.]. Moscow, 2017. P. 233–236.

Klochkova T. A., Klimova A. V., Klochkova N. G. Perspektivy ispol'zovaniya kamchatskikh laminariyevykh vodoroslei v regional'nom rastenievodstve [Prospects for the use of Kamchatka kelp algae in regional plant growing]. *Vestnik KamchatGTU* [Bull. Kamchatka St. Tech. Univ.]. 2019. No. 48. P. 90–103.

Yakhin O. I., Lubyaynov A. A., Yakhin I. A. Fiziologicheskaya aktivnost' biostimulyatorov i effektivnost' ikh primeneniya [Physiological activity of biostimulants and their effectiveness]. *Agrokimiya* [Agrochemistry]. 2016. No. 6. P. 72–94.

Zaostrovnykh V. I., Trofimova T. F., Shevchenko N. M., Chaikina E. L., Zvyagintseva T. N., Anisimov M. M. Vliyaniye uglevodsoedershashchikh biopolimerov iz morskikh vodoroslei na ustoychivost' soi k zabolevaniyam [Impact of carbohydrate-containing biopolymers from seaweed on the resistance of soybeans to diseases]. *Zashchita i karantin rastenii* [Plant Protection and Quarantine]. 2009. No. 12. P. 24.

Zhemchuzhin S. G., Spiridonov Yu. A., Bosak G. S. Biopetsitsidy: sovremennoe sostoyanie problemy (daidzhest publikatsii za 2012–2017 gg.) [Biopesticides: Modern condition of the problem (digest of publications for 2012–2017)]. *Agrokimiya* [Agrochemistry]. 2019. No. 11. P. 77–85.

Abbas S. M. The influence of biostimulants on the growth and on the biochemical composition of *Vicia faba* CV. Giza 3 beans. *Rom. Biotechnical. Lett.* 2013. Vol. 18, no. 2. P. 8061–8068.

Abdel Latif A. A. H., Strivastava A. K., Saber H., Alwaleed E. A., Tran L.-S. P. *Sargassum muticum* and *Jania rubens* regulate amino acid metabolism to improve growth and alleviate salinity in chickpea. *Sci. Rep.* 2017. Vol. 7. P. 1–12. doi: 10.1038/s41598-017-07692-w

Abe H., Uchiyama M., Sato R. Isolation and identification of native auxins in marine algae. *Agricult. Biol. Chem.* 1972. Vol. 36. P. 2259–2260. doi: 10.1271/bbb1961.36.2259

Abe H., Uchiyama M., Sato R. Isolation of phenylacetic acid and its p-hydroxy derivative as auxin-like substances from *Undaria pinnatifida*. *Agricult. Biol. Chem.* 1974. Vol. 38. P. 897–898. doi: 10.1271/bbb1961.38.897

Abetz P. Seaweed extracts: have they a place in Australian agriculture or horticulture? *J. Austral. Inst. Agric. Sci.* 1980. Vol. 46. P. 23–29.

Abetz P., Young C. L. The effect of seaweed extract sprays derived from *Ascophyllum nodosum* on lettuce and cauliflower crops. *Bot. Mar.* 1983. Vol. 26. P. 487–492.

Akula A., Akula C., Bateson M. Betaine: a novel candidate for rapid induction of somatic embryogenesis in tea (*Camellia sinensis* [L.] O. Kuntze). *Plant Growth Regul.* 2000. Vol. 30. P. 241–246.

Alam M., Braun G., Norrie J., Hodges D. Effect of *Ascophyllum* extract application on plant growth, fruit yield and soil microbial communities of strawberry. *Can. J. Plant Sci.* 2013. Vol. 93. P. 23–36. doi: 10.4141/CJPS2011-260

Alboofetileh M., Rezaei M., Tabarsa M. Enzyme-assisted extraction of *Nizamuddinina zanardinii* for the recovery of sulfated polysaccharides with anticancer and immune-enhancing activities. *J. Appl. Phycol.* 2019. Vol. 31. P. 1391–1402. doi: 10.1007/s10811-018-1651-7

Aldworth S. J., van Staden J. The effect of seaweed concentrate on seedling transplants. *S. Afr. J. Bot.* 1987. Vol. 53. P. 187–189.

Al-Ghamdi A. A., Elansary H. O. Synergetic effects of 5-aminolevulinic acid and *Ascophyllum nodosum* seaweed extracts on *Asparagus* phenolics and stress related genes under saline irrigation. *Plant Physiol. Biochem.* 2018. Vol. 129. P. 273–284. doi: 10.1016/j.plaphy.2018.06.008

Ali O., Ramsabhadra A., Jayaraman J. Biostimulatory activities of *Ascophyllum nodosum* extract in tomato and sweet pepper crops in a tropical environment. *PLOS One.* 2019. Vol. 14, e0216710. doi: 10.1371/journal.pone.0216710

Arora A., Sairam R. K., Srivastava G. C. Oxidative stress and antioxidative systems in plants. *Curr. Sci.* 2002. Vol. 82. P. 1227–1238.

Arthur G. D., Stirk W. A., van Staden J. Effect of a seaweed concentrate on the growth and yield of three varieties of *Capsicum annuum*. *S. Afr. J. Bot.* 2003. Vol. 69. P. 207–211. doi: 10.1016/S0254-6299(15)30348-3

Atzmon N., van Staden J. The effect of seaweed concentrate on the growth of *Pinus pinea* seedlings. *New Forest.* 1994. Vol. 8. P. 279–288. doi: 10.1007/BF00025373

Augusto A., Simoes T., Pedrosa R., Silva S. F. J. Evaluation of seaweed extracts functionality as post-harvest treatment for minimally processed Fuji

- apples. *Innov. Food Sci. Emerg. Technol.* 2016. Vol. 33. P. 589–595. doi: 10.1016/j.ifset.2015.10.004
- Bartel B. Auxin biosynthesis. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1997. Vol. 48. P. 51–66. doi: 10.1146/annurev.arplant.48.1.51
- Basak F. Effect of preharvest treatment with seaweed products, Kelpak® and Goëmar BM 86®, on fruit quality in apple. *Int. J. Fruit Sci.* 2008. Vol. 8. P. 1–14. doi: 10.1080/15538360802365251
- Basavaraja P. K., Yogendra N. D., Zodape S. T., Prakash R., Ghosh A. Effect of seaweed sap as foliar spray on growth and yield of hybrid maize. *J. Plant Nutr.* 2018. Vol. 41. P. 1851–1861. doi: 10.1080/01904167.2018.1463381
- Battacharyya D., Babgohari M. Z., Rathor P., Prithiviraj B. Seaweed extracts as biostimulants in horticulture. *Sci. Hort.* 2015. Vol. 196. P. 39–48. doi: 10.1016/j.scienta.2015.09.012
- Beckett R. P., van Staden J. The effect of seaweed concentrate on the growth and yield of potassium stressed wheat. *Plant Soil.* 1989. Vol. 116. P. 29–36.
- Bernart M., Gerwick W. H. 3-(Hydroxyacetyl) indole, a plant growth regulator from the Oregon red alga *Prionitis lanceolata*. *Phytochemistry.* 1990. Vol. 29. P. 3697–3698. doi: 10.1016/0031-9422(90)85315-7
- Biddington N. L., Dearman A. S. The involvement of the root apex and cytokinins in the control of lateral root emergence in lettuce seedlings. *Plant Growth Regul.* 1982. Vol. 1. P. 183–193. doi: 10.1007/BF00036997
- Billard V., Etienne P., Jannin L., Garnica M., Cruz F., Garcia-Mina J.-M., Yvin J.-C., Ourry A. Two biostimulants derived from algae or humic acid induce similar responses in the mineral content and gene expression of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.). *J. Plant Growth Regul.* 2014. Vol. 33. P. 305–316. doi: 10.1007/s00344-013-9372-2
- Biostimulant Market: Trends, Forecast and Competitive Analysis // Research and Markets Report. April 2021. URL: <https://www.researchandmarkets.com/reports/5003421/biostimulant-market-trends-forecast-and#pos-0> (accessed: 05.02.2021).
- Blunden G. Agricultural uses of seaweeds and seaweed extracts. *Seaweed resources in Europe: uses and potential*. Eds. M. D. Guiry, G. Blunden. Wiley, Chichester, 1991. P. 65–81.
- Blunden G., Gordon S. M. Betaines and their sulphono analogues in marine algae. *Progress in Phycological Research*. Eds. F. E. Round, D. J. Chapman. Biopress Ltd, Bristol, 1986. Vol. 4. P. 39–80.
- Blunden G., Cripps A. L., Gordon S. M., Mason T. G., Turner C. H. The characterisation and quantitative estimation of betaines in commercial seaweed extracts. *Bot. Mar.* 1986. Vol. 29. P. 155–160.
- Blunden G., Jenkins T., Liu Y. Enhanced leaf chlorophyll levels in plants treated with seaweed extract. *J. Appl. Phycol.* 1997. Vol. 8. P. 535–543.
- Blunden G. Betaines in the plant kingdom and their use in ameliorating stress conditions in plants. *Acta Hort.* 2003. Vol. 597. P. 23–29. doi: 10.17660/ActaHortic.2003.597.2
- Boller T. Chemoperception of microbial signals in plant cells. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1995. Vol. 46. P. 189–214.
- Boukhari M. E. M. E., Barakate M., Bouhia Y., Lyamlouli K. Trends in seaweed extract based biostimulants: manufacturing process and beneficial effect on soil-plant systems. *Plants.* 2020. Vol. 9(3): 359. doi: 10.3390/plants9030359
- Bradacova K., Weber N. F., Morad-Talab N., Asim M., Imran M., Weinmann M., Neumann G. Micronutrients (Zn/Mn), seaweed extracts, and plant growth-promoting bacteria as cold-stress protectants in maize. *Chem. Biol. Technol. Agric.* 2016. P. 3–19. doi: 10.1186/s40538-016-0069-1
- Brain K. R., Chalopin M. C., Turner T. D., Blunden G., Wildgoose P. B. Cytokinin activity of commercial aqueous seaweed extract. *Plant Sci. Lett.* 1973. Vol. 1. P. 241–245. doi: 10.1016/0304-4211(73)90026-6
- Buggeln R. G., Craigie J. S. Evaluation of evidence for the presence of indole-3-acetic acid in marine algae. *Planta.* 1971. Vol. 97. P. 173–178. doi: 10.1007/BF00386764
- Burchett S., Fuller M. P., Jellings A. J. Application of seaweed extract improves winter hardiness of winter barley cv. Igri. *Proceedings of the Society for Experimental Biology, Annual Meeting, The York University, March 22–27, 1998*. Springer, 1998.
- Carlson D. R., Dyer D. J., Cotterman C. D., Durley R. C. The physiological basis for cytokinin induced increases in pod set in IX 93–100 soybeans. *Plant Physiol.* 1987. Vol. 84. P. 233–239. doi: 10.1104/pp.84.2.233
- Carrasco-Gil S., Hernandez-Apaolaza L., Lucena J. J. Effect of several commercial seaweed extracts in the mitigation of iron chlorosis of tomato plants (*Solanum lycopersicum* L.). *Plant Growth Regul.* 2018. Vol. 86. P. 401–411. doi: 10.1007/s10725-018-0438-9
- Chizhov A. O., Dell A., Morris H. R., Reason A. J., Haslam S. M., McDowell R. A., Reason A. J., Chizhov O. S., Usov A. I. Structural analysis of laminaran by MALDI and FAB mass spectrometry. *Carbohydrate Res.* 1998. Vol. 310. P. 203–210. doi: 10.1016/S0008-6215(98)00177-3
- Chojnacka K., Saeid A., Witkowska Z., Tuhy L. Biologically active compounds in seaweed extracts—the prospects for the application. *Open Conf. Proc. J.* 2012. Vol. 3. P. 20–28. doi: 10.2174/1876326X01203020020
- Chojnacka K., Michalak I., Dmytryk A., Gramza M., Słowiński A., Gorecki H. Algal extracts as plant growth biostimulants. *Marine Algae Extracts: Processes, Products, and Applications*. Eds. S.-K. Kim, K. Chojnacka. Wiley-VCH Verlag GmbH and Co, 2015. Chapter 11. P. 189–212. doi: 10.1002/9783527679577.ch11
- Chrysargyris A., Xylia P., Anastasiou M., Panteledes I., Tzortzakis N. Effects of *Ascophyllum nodosum* seaweed extracts on lettuce growth, physiology and fresh-cut salad storage under potassium deficiency. *J. Sci. Food Agric.* 2018. Vol. 98. P. 5861–5872. doi: 10.1002/jsfa.9139
- Cluzet S., Torregrosa C., Jacquet C., Lafitte C., Fournier J., Mercier L., Salamagne S., Briand X., Esquerré-Tugayé M.-T., Dumas B. Gene expression profiling and protection of *Medicago truncatula* against a fungal infection in response to an elicitor from green algae *Ulva* spp. *Plant. Cell Environ.* 2004. Vol. 27. P. 917–928. doi: 10.1111/j.1365-3040.2004.01197.x

- Colla G., Cardarelli M., Bonini P., Rouphael Y. Foliar applications of protein hydrolysate, plant and seaweed extracts increase yield but differentially modulate fruit quality of greenhouse tomato. *Hort. Sci.* 2017. Vol. 52. P. 1214–1220. doi: 10.21273/HORTSCI12200-17
- Côté F., Ham K. S., Hahn M. G., Bergmann C. W. Oligosaccharide elicitors in host-pathogen interactions: generation, perception, and signal transduction. *Plant-Microbe Interactions. Subcellular biochemistry*. Eds. D. Biswas. Plenum Press, New York, 1998. Vol. 29. P. 385–432. doi: 10.1007/978-1-4899-1707-2_13
- Craigie J. S. Cell walls. *Biology of the red algae*. Eds. K. M. Cole, R. G. Sheath. Cambridge University Press, Cambridge, 1990. P. 221–257.
- Craigie J. S. Seaweed extract stimuli in plant science and agriculture. *J. Appl. Phycol.* 2011. Vol. 23. P. 371–393. doi: 10.1007/s10811-010-9560-4
- Crouch I. J., Smith M. T., van Staden J., Lewis M. J., Hoard G. V. Identification of auxins in a commercial seaweed concentrate. *J. Plant Physiol.* 1992. Vol. 139. P. 590–594. doi: 10.1016/S0176-1617(11)80375-5
- Crouch I. J., van Staden J. Evidence for rooting factors in a seaweed concentrate prepared from *Ecklonia maxima*. *J. Plant Physiol.* 1991. Vol. 137. P. 319–322. doi: 10.1016/S0176-1617(11)80138-0
- Crouch I. J., van Staden J. Effect of seaweed concentrate on the establishment and yield of greenhouse tomato plants. *J. Appl. Phycol.* 1992. Vol. 4. P. 291–296. doi: 10.1007/BF02185785
- Crouch I. J., van Staden J. Evidence for the presence of plant growth regulators in commercial seaweed products. *Plant Growth Regul.* 1993a. Vol. 13. P. 21–29. doi: 10.1007/BF00207588
- Crouch I. J., van Staden J. Effect of seaweed concentrate from *Ecklonia maxima* (Osbeck) Papenfuss on *Meloidogyne incognita* infestation on tomato. *J. Appl. Phycol.* 1993b. Vol. 5. P. 37–43. doi: 10.1007/BF02182420
- De Waele D., McDonald A. H., De Waele E. Influence of seaweed concentrate on the reproduction of *Pratylenchus zeae* (Nematoda) on maize. *Nematologica*. 1988. Vol. 34. P. 71–77. doi: 10.1163/002825988X00062
- Di Stasio E., Rouphael Y., Colla G., Raimondi G., Giordano M., Pannico A., El-Nakhel C., De Pascale S. The influence of *Ecklonia maxima* seaweed extract on growth, photosynthetic activity and mineral composition of *Brassica rapa* L. subsp. *sylvestris* under nutrient stress conditions. *Eur. J. Hort. Sci.* 2017. Vol. 82. P. 286–293. doi: 10.17660/eJHS.2017/82.6.3
- Digruber T., Sas L., Cseri A., Paul K., Nagy A. V., Remenyik J., Molnar I., Vass I., Toldi O., Gyuricza C., Dudits D. Stimulation of energy willow biomass with triacontanol and seaweed extract. *Ind. Crops Prod.* 2018. Vol. 120. P. 104–112. doi: 10.1016/J.INDCROP.2018.04.047
- Dixon G. R., Walsh U. F. Suppressing *Pythium ultimum* induced damping-off in cabbage seedlings by biostimulation with proprietary liquid seaweed extracts. *Acta Hort.* 2004. Vol. 635. P. 103–106. doi: 10.17660/ActaHort.2004.635.13
- Dong Y., Zhang L. Quorum sensing and quorum-quenching enzymes. *J. Microbiol.* 2005. Vol. 43 (Suppl). P. 101–109.
- Du Jardin P. Plant biostimulants: Definition, concept, main categories and regulation. *Sci. Hort.* 2015. Vol. 196. P. 3–14. doi: 10.1016/j.scienta.2015.09.021
- Duarte M. E. R., Cardoso M. A., Noseda M. D., Cerezo A. S. Structural studies on fucoidan from brown seaweed *Sagassum stenophyllum*. *Carbohydrate Res.* 2001. Vol. 333. P. 281–293. doi: 10.1016/S0008-6215(01)00149-5
- Elansary H. O., Yessoufou K., Abdel-Hamid A. M. E., El-Esawi M. A., Ali H. M., Elshikh M. S. Seaweed extracts enhance salam turfgrass performance during prolonged irrigation intervals and saline shock. *Front. Plant Sci.* 2017. Vol. 8. P. 830. doi: 10.3389/fpls.2017.00830
- El-Ansary M. S. M., Hamouda R. A. Biocontrol of root-knot nematode infected banana plants by some marine algae. *Russ. J. Mar. Biol.* 2014. Vol. 40. P. 140–146. doi: 10.1134/S1063074014020047
- Ertani A., Francioso O., Tinti A., Schiavon M., Pizzeghello D., Nardi S. Evaluation of seaweed extracts from *Laminaria* and *Ascophyllum nodosum* spp. as biostimulants in *Zea mays* L. using a combination of chemical, biochemical and morphological approaches. *Front. Plant Sci.* 2018. Vol. 9. P. 428. doi: 10.3389/fpls.2018.00428
- Ervin E. H., Zhang X., Fike J. Ultraviolet-B radiation damage on Kentucky bluegrass II: Hormone supplement effects. *Hort. Sci.* 2004. Vol. 39. P. 1471–1474. doi: 10.21273/HORTSCI.39.6.1471
- European Union. Regulation (EU) 2019/1009 of the European Parliament and of the Council of 5 June 2019 laying down rules on the making available on the market of EU fertilising products and amending Regulations (EC) No 1069/2009 and (EC) No 1107/2009 and repealing Regula. 2019. 114 p. URL: <https://eur-lex.europa.eu/eli/reg/2019/1009/oj> (accessed: 05.02.2021)
- Featonby-Smith B. C., van Staden J. The effect of seaweed concentrate on the growth of tomato plants in nematode-infested soil. *Sci. Hort.* 1983a. Vol. 20. P. 137–146.
- Featonby-Smith B. C., van Staden J. The effect of seaweed concentrate and fertilizer on the growth of *Beta vulgaris*. *Z. Pflanzenphysiol.* 1983b. Vol. 112. P. 155–162.
- Featonby-Smith B. C., van Staden J. The effect of seaweed concentrate and fertilizer on growth and the endogenous cytokinin content of *Phaseolus vulgaris*. *S. Afr. J. Bot.* 1984. Vol. 3. P. 375–379.
- Featonby-Smith B. C., van Staden J. Effects of seaweed concentrate on grain yield in barley. *S. Afr. J. Bot.* 1987. Vol. 53. P. 125–128.
- Fei H., Crouse M., Papadopoulos Y., Vessey J. K. Enhancing the productivity of hybrid poplar (*Populus xhybrid*) and switchgrass (*Panicum virgatum* L.) by the application of beneficial soil microbes and a seaweed extract. *Biomass Bioenergy*. 2017. Vol. 107. P. 122–134.
- Fike J. H., Allen V. G., Schmidt R. E., Zhang X., Fontenot J. P., Bagley C. P., Ivy R. L., Evans R. R., Coelho R. W., Wester D. B. Tasco-Forage: I. Influence of a seaweed extract on antioxidant activity in tall fescue and in ruminants. *J. Anim. Sci.* 2001. Vol. 79. P. 1011–1021. doi: 10.2527/2001.7941011x
- Finnie J. F., van Staden J. Effect of seaweed concentrate and applied hormones on *in vitro* cultured tomato

- roots. *J. Plant Physiol.* 1985. Vol. 120. P. 215–222. doi: 10.1016/S0176-1617(85)80108-5
- Frioni T., Sabbatini P., Tombesi S., Norrie J., Poni S., Gatti M., Palliotti A. Effects of a biostimulant derived from the brown seaweed *Ascophyllum nodosum* on ripening dynamics and fruit quality of grapevines. *Sci. Hort.* 2018. Vol. 232. P. 97–106. doi: 10.1016/2Fj.scienta.2017.12.054
- Fritig B., Heitz T., Legrand M. Antimicrobial proteins in induced plant defense. *Curr. Opin. Immunol.* 1998. Vol. 10. P. 16–22. doi: 10.1016/s0952-7915(98)80025-3
- Genard H., Le Saos J., Billard J.-P., Tremolieres A., Boucaud J. Effect of salinity on lipid composition, glycine betaine content and photosynthetic activity in chloroplasts of *Suaeda maritima*. *Plant Physiol. Biochem.* 1991. Vol. 29. P. 421–427.
- Goni O., Quille P., O'Connell S. *Ascophyllum nodosum* biostimulants and their role in enhancing tolerance to drought stress in tomato plants. *Plant Physiol. Biochem.* 2018. Vol. 126. P. 63–73. doi: 10.1016/j.plaphy.2018.02.024
- Gopala R. P. Gibberellin-like behaviour of α -tocophero; in green gram *Vigna radiate*. *Geobios.* 1984. Vol. 11. P. 21–25.
- Govindan M., Hodge J. D., Brown K. A., Nunez-Smith M. Distribution of cholesterol in Caribbean marine algae. *Steroids.* 1993. Vol. 58. P. 178–180. doi: 10.1016/0039-128x(93)90065-u
- Grannam A., Abbas A., Alek H., Al-Waari Z., Al-Ktaifani M. Enhancement of local plant immunity against tobacco mosaic virus infection after treatment with sulphated-carrageenan from red alga (*Hypnea musciformis*). *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 2013. Vol. 84. P. 19–27. doi: 10.1016/j.pmpp.2013.07.001
- Hahn H., de Zacks R., Kende H. Cytokinin formation in pea seeds. *Naturwissenschaften.* 1974. Vol. 61. P. 170–171.
- Hamana K., Matsuzaki S., Niitsu M., Samejima K., Nagashima H. Polyamines of unicellular thermoacidophilic red alga *Cyanidium caldarium*. *Phytochemistry.* 1990. Vol. 29. P. 377–380. doi: 10.1016/0031-9422(90)85082-Q
- Hamdy A. E. A., Dawes C. J. Proximate constituents and lipid chemistry in two species of *Sargassum* from the west coast Florida. *Bot. Mar.* 1988. Vol. 31. P. 79–81. doi: 10.1515/botm.1988.31.1.79
- Hamza B., Suggars A. Biostimulants: myths and realities. *Turfgrass Trends.* 2001. Vol. 10. P. 6–10.
- Hankins S. D., Hockey H. P. The effect of a liquid seaweed extract from *Ascophyllum nodosum* (Fucales, Phaeophyta) on the two spotted red spider mite *Tetranychus urticae*. *Hydrobiologia.* 1990. Vol. 204(205). P. 555–559.
- Hartmann H. T., Kester D. E. Plant Propagation: Principles and Practices (4th Edn.), Englewood Cliffs, USA: Prentice Hall, 1983. P. 234–297.
- Hussain A., Boney A. D. Isolation of kinin-like substances from *Laminaria digitata*. *Nature.* 1969. Vol. 223. P. 504–505.
- Hussain A., Boney A. D. Hydrophilic growth inhibitors from *Laminaria* and *Ascophyllum*. *New Phytol.* 1973. Vol. 72. P. 403–410.
- Ishii T., Aikawa J., Kirino S., Kitabayashi H., Matsu-moto I., Kadoya K. Effects of alginate oligosaccharide and polyamines on hyphal growth of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and their infectivity of citrus roots. *Proceed. 9th Int. Soc. of Citriculture Congress, Orlando, FL, 3–7 December, 2000.* P. 1030–1032.
- Jannin L., Arkoun M., Etienne P., Laïné P., Goux D., Garnica M., Fuentes M., Francisco S. S., Baigorri R., Cruz F., Garcia-Mina J. *Brassica napus* growth is promoted by *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. seaweed extract: microarray analysis and physiological characterization of N, C, and S metabolisms. *J. Plant Growth Regul.* 2013. Vol. 32. P. 31–52. doi: 10.1007/s00344-012-9273-9
- Jeannin I., Lescure J. C., Morot-Gaudry J. F. The effects of aqueous seaweed sprays on the growth of maize. *Bot. Mar.* 1991. Vol. 34. P. 469–473. doi: 10.1515/botm.1991.34.6.469
- Jennings R. C. Gibberellins as endogenous growth regulators in green and brown algae. *Planta.* 1968. Vol. 80. P. 34–42.
- Jensen A. Tocopherol content of seaweed and seaweed meal. I. Analytical methods and distribution of tocopherols in benthic algae. *J. Sci. Food and Agric.* 1969. Vol. 20. P. 449–453.
- Ji R., Dong G., Shi W., Min J. Effects of liquid organic fertilizers on plant growth and rhizosphere soil characteristics of *Chrysanthemum*. *Sustainability.* 2017. Vol. 9. 841 p. doi: 10.3390/su9050841
- Jithesh M. N., Shukla P. S., Kant P., Josh J., Critchley A. T., Prithiviraj B. Physiological and transcriptomics analyses reveal that *Ascophyllum nodosum* extracts induce salinity tolerance in *Arabidopsis* by regulating the expression of stress responsive genes. *J. Plant Growth Regul.* 2019. Vol. 38. P. 463–478. doi: 10.1007/s00344-018-9861-4
- Kadam S. U., Tiwari B. K., O'Connell S., O'Donnell C. P. Effect of ultrasound pretreatment on the extraction kinetics of bioactives from brown seaweed (*Ascophyllum nodosum*). *Sep. Sci. Technol.* 2015. Vol. 50. P. 670–675. doi: 10.1080/01496395.2014.960050
- Kadam S. U., Tiwari B. K., O'Donnell C. P. Application of novel extraction technologies for bioactives from marine algae. *J. Agric. Food Chem.* 2013. Vol. 61. P. 4667–4675. doi: 10.1021/jf400819p
- Kapur B., Sarıdaş M. A., Çeliktopuz E., Kafkas E., Kargı S. P. Health and taste related compounds in strawberries under various irrigation regimes and bio-stimulant application. *Food Chem.* 2018. Vol. 263. P. 67–73. doi: 10.1016/j.foodchem.2018.04.108
- Kasim W. A. E.-A., Saad-Allah K. M., Hamouda M. Seed priming with extracts of two seaweeds alleviates the physiological and molecular impacts of salinity stress on radish (*Raphanus sativus*). *Int. J. Agric. Biol.* 2016. Vol. 18. P. 653–660. doi: 10.17957/IJAB/15.0152
- Khan W., Rayirath U. P., Subramanian S., Jithesh M. N., Rayorath P., Hodges D. M., Critchley A. T., Craigie J. S., Norrie J., Prithiviraj B. Seaweed extracts as biostimulants of plant growth and development. *J. Plant Growth Regul.* 2009. Vol. 28. P. 386–399. doi: 10.1007/s00344-009-9103-x
- Kingman A. R., Moore J. Isolation, purification and quantification of several growth regulating substances in *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyta). *Bot. Mar.* 1982. Vol. 25. P. 149–153. doi: 10.1515/botm.1982.25.4.149

- Klarzynski O., Plesse B., Joubert J. M., Yvin J. C., Kopp M., Kloareg B., Fritig B. Linear beta-1, 3 glucans are elicitors of defense responses in tobacco. *Plant Physiol.* 2000. Vol. 124. P. 1027–1038. doi: 10.1104/pp.124.3.1027
- Klarzynski O., Descamps V., Plesse B., Yvin J.-C., Kloareg B., Fritig B. Sulfated fucan oligosaccharides elicit defense responses in tobacco and local and systemic resistance against tobacco mosaic virus. *Mol. Plant Microbe Interact.* 2003. Vol. 16. P. 115–122. doi: 10.1094/MPMI.2003.16.2.115
- Kloareg B., Quatrano R. S. Structure of the cell walls of marine algae and ecophysiological functions of the matrix polysaccharides. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 1988. Vol. 26. P. 259–315.
- Kobayashi A., Tai A., Kanzaki H., Kawazu K. Elicitor-active oligosaccharides from algal laminaran stimulate the production of antifungal compounds in alfalfa. *Z. Naturforsch.* 1993. Vol. 48. P. 575–579. doi: 10.1515/znc-1993-7-808
- Kowalski B., Jager A. K., van Staden J. The effect of a seaweed concentrate on the *in vitro* growth and acclimatization of potato plantlets. *Potato Res.* 1999. Vol. 42. P. 131–139.
- Kulkarni M. G., Rengasamy K. R. R., Pendota S. C., Gruz J., Plackova L., Novak O., Dolezal K., Van Staden J. Bioactive molecules derived from smoke and seaweed *Ecklonia maxima* showing phytohormone-like activity in *Spinacia oleracea* L. *N. Biotechnol.* 2019. Vol. 48. P. 83–89. doi: 10.1016/j.nbt.2018.08.004
- Kuwada K., Utamura M., Matsushita I., Ishii T. Effect of tangle stock ground extracts on *in vitro* hyphal growth of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and their *in vivo* infections of citrus roots. *Proceed. 9th Int. Soc. of Citriculture Congress, Orlando, FL, 3–7 December 2000.* 2000. P. 1034–1037.
- Kuwada K., Wamocho L. S., Utamura M., Matsushita I., Ishii T. Effect of red and green algal extracts on hyphal growth of arbuscular fungi, and on mycorrhizal development and growth of papaya and passion fruit. *Agron. J.* 2006. Vol. 98. P. 1340–1344. doi: 10.2134/agronj2005.0354
- Lane C. E., Mayes C., Druel L. D., Saunders G. W. A multi-gene molecular investigation of the kelp (Laminariales, Phaeophyceae) supports substantial taxonomic re-organization. *J. Phycol.* 2006. Vol. 42. P. 493–512. doi: 10.1111/j.1529-8817.2006.00204.x
- Layek J., Das A., Idapuganti R. G., Sarkar D., Ghosh A., Zodape S. T., Lal R., Yadav G. S., Panwar A. S., Ngachan S., Layek J., Das A., Ramkrushna G. I., Trivedi K., Yesuraj D., Chandramohan M., Kubavat D., Agarwal P. K., Ghosh A. Seaweed extract as organic bio-stimulant improves productivity and quality of rice in eastern Himalayas. *J. Appl. Phycol.* 2018. Vol. 30. P. 547–558. doi: 10.1007/s10811-017-1225-0
- Leclerc M., Caldwell C. D., Lada R. R. Effect of plant growth regulators on propagule formation in *Hemerocallis* spp. and *Hosta* spp. *Hort. Sci.* 2006. Vol. 41. P. 651–653. doi: 10.21273/HORTSCI.41.3.651
- Liu H., Chen X., Song L., Li K., Zhang X., Liu S., Qin Y., Li P. Polysaccharides from *Grateloupia filicina* enhance tolerance of rice seeds (*Oryza sativa* L.) under salt stress. *Int. J. Biol. Macromol.* 2019. Vol. 124. P. 1197–1204. doi: 10.1016/j.ijbiomac.2018.11.270
- Lizzi Y., Coulomb C., Polian C., Coulomb P. J., Coulomb P. O. Seaweed and mildew: what does the future hold? Laboratory tests have produced encouraging results. *Phytoma.* 1998. Vol. 508. P. 29–30.
- Machado L. P., Matsumoto S. T., Jamal C. M., da Silva M. B., da Cruz Centeno D., Neto P. C., de Carvalho L. R., Yokoya N. S. Chemical analysis and toxicity of seaweed extracts with inhibitory activity against tropical fruit anthracnose fungi. *J. Sci. Food Agric.* 2014. Vol. 94. P. 1739–1744. doi: 10.1002/jsfa.6483
- Mancuso S., Azzarello E., Mugnai S., Briand X. Marine bioactive substances (IPA extract) improve ion fluxes and water stress tolerance in potted *Vitis vinifera* plants. *Adv. Hort. Sci.* 2006. Vol. 20. P. 156–161.
- Manefield M., Rasmussen T. B., Henzter M., Andersen J. B., Steinberg P., Kjelleberg S., Givskov M. Halogenated furanones inhibit quorum sensing through accelerated LuxR turnover. *Microbiol.* 2002. Vol. 148. P. 1119–1127.
- Marais M. F., Joseleau J. P. A fucoidan fraction from *Ascophyllum nodosum*. *Carbohydr. Res.* 2001. Vol. 336. P. 155–159. doi: 10.1016/S0008-6215(01)00257-9
- Masondo N. A., Kulkarni M. G., Finnie J. F., Van Staden J. Influence of biostimulants-seed-priming on *Ceratostylea triloba* germination and seedling growth under low temperatures, low osmotic potential and salinity stress. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2018. Vol. 147. P. 43–48. doi: 10.1016/j.ecoenv.2017.08.017
- Mattner S. W., Milinkovic M., Arioli T. Increased growth response of strawberry roots to a commercial extract from *Durvillaea potatorum* and *Ascophyllum nodosum*. *J. Appl. Phycol.* 2018. Vol. 30. P. 2943–2951. doi: 10.1007/s10811-017-1387-9
- McKersie B. D., Leshem Y. Y. Stress and stress coping in cultivated plants. Kluwer Academic Publ., Dordrecht, 1994. 256 p. doi: 10.1007/978-94-017-3093-8
- Mercier L., Lafitte C., Borderies G., Briand X., Esquerré-Tugayé M. T., Fournier J. The algal polysaccharide carrageenans can act as an elicitor of plant defence. *New Phytol.* 2001. Vol. 149. P. 43–51. doi: 10.1046/J.1469-8137.2001.00011.X
- Michalak I., Chojnacka K. Algae as production systems of bioactive compounds. *Eng. Life Sci.* 2015. Vol. 15. P. 160–176. doi: 10.1002/elsc.201400191
- Michalak I., Chojnacka K. The potential usefulness of a new generation of agro-products based on raw materials of biological origin. *Acta Sci. Pol. Hortorum Cultus.* 2016. Vol. 15. P. 97–120.
- Michalak I., Chojnacka K., Saeid A. Plant growth biostimulants, dietary feed supplements and cosmetics formulated with supercritical CO₂ algal extracts. *Molecules.* 2017. Vol. 22. P. 66–83. doi: 10.3390/molecules22010066
- Milton R. F. Improvements in or relating to horticultural and agricultural fertilizers. The Patent Office London, 1952. No. 664. 989 p.
- Mooney P. A., van Staden J. Algae and cytokinins. *J. Plant Physiol.* 1986. Vol. 123. P. 1–21. doi: 10.1016/S0176-1617(86)80061-X
- Mugnai S., Azzarello E., Pandolfi C., Salamagne S., Briand X., Mancuso S. Enhancement of ammonium and potassium root influxes by the application of marine

- bioactive substances positively affects *Vitis vinifera* plant growth. *J. Appl. Phycol.* 2008. Vol. 20. P. 177–182. doi: 10.1007/s10811-007-9203-6
- Nabil S., Cosson J. Seasonal variations in sterol composition of *Delesseria sanguinea* (Ceramiales, Rhodophyta). *Hydrobiologia.* 1996. Vol. 326(327). P. 511–514. doi: 10.1007/BF00047854
- Naidu B. P., Jones G. P., Paleg L. G., Poljakoff-Mayber A. Proline analogues in *Melaleuca* species: response of *Melaleuca lanceolata* and *M. uncinata* to water stress and salinity. *Aust. J. Plant Physiol.* 1987. Vol. 14. P. 669–677. doi: 10.1071/PP9870669
- Nelson W. R., van Staden J. The effect of seaweed concentrate on wheat culms. *J. Plant Physiol.* 1984. Vol. 115. P. 433–437. doi: 10.1016/S0176-1617(84)80042-5
- Nelson W. R., Van Staden J. 1-Aminocyclopropane-L-carboxylic acid in seaweed concentrate. *Bot. Mar.* 1985. Vol. 28. P. 415–417. doi: 10.1515/botm.1985.28.9.415
- Nelson W. R., van Staden J. Effect of seaweed concentrate on the growth of wheat. *S. Afr. J. Sci.* 1986. Vol. 82. P. 199–200.
- Niemann D. I., Dorfing K. Growth inhibitors and growth promoters in *Enteromorpha compressa* (Chlorophyta). *J. Phycol.* 1980. Vol. 16. P. 383–389. doi: 10.1111/j.1529-8817.1980.tb03049.x
- Norrie J., Keathley J. P. Benefits of *Ascophyllum nodosum* marine-plant extract applications to 'Thompson seedless' grape production. *Acta Hort.* 2006. Vol. 727. P. 243–247. doi: 10.17660/ActaHortic.2006.727.27
- Okolie C. L., Mason B., Mohan A., Pitts N., Udenigwe C. C. The comparative influence of novel extraction technologies on *in vitro* prebiotic-inducing chemical properties of fucoidan extracts from *Ascophyllum nodosum*. *Food Hydrocoll.* 2019. Vol. 90. P. 462–471. doi: 10.1016/j.foodhyd.2018.12.053
- Omar H., Ahdullarif B., Al-Kazan M., El-Gendy A. Various applications of seaweed improves growth and biochemical constituents of *Zea mays* L. and *Helianthus annuus* L. *J. Plant Nutr.* 2015. Vol. 38, no. 1. P. 28–40.
- Onet A., Dincua L. C., Grenni P., Laslo V., Teusdea A. C., Vasile D. L., Enescu R. E., Crisan V. E. Biological indicators for evaluating soil quality improvement in a soil degraded by erosion processes. *J. Soils Sediments.* 2019. Vol. 19. P. 2393–2404. doi: 10.1007/s11368-018-02236-9
- Painter T. J. Algal polysaccharides. The polysaccharides. Ed. G. O. Aspinall. New York: Academic Press, 1983. P. 195–285. doi: 10.1016/B978-0-12-065602-8.50009-1
- Panda D., Pramanik K., Nayak B. R. Use of seaweed extracts as plant growth regulators for sustainable agriculture. *Int. J. Biores. Stress Manag.* 2012. Vol. 3. P. 404–411.
- Paparella S., Araújo S. S., Rossi G., Wijayasinghe M., Carbonera D., Balestrazzi A. Seed priming: state of the art and new perspectives. *Plant Cell Rep.* 2015. Vol. 34. P. 1281–1293. doi: 10.1007/s00299-015-1784-y
- Patel K., Agarwal P., Agarwal P. K. *Kappaphycus alvarezii* sap mitigates abiotic-induced stress in *Triticum durum* by modulating metabolic coordination and improves growth and yield. *J. Appl. Phycol.* 2018. Vol. 30. P. 2659–2673. doi: 10.1007/s10811-018-1423-4
- Praveen A. M., Parvathy K. K. R., Jayabalan R., Balasubramanian P. Dietary fiber from Indian edible seaweeds and its *in-vitro* prebiotic effect on the gut microbiota. *Food Hydrocoll.* 2019. Vol. 96. P. 343–353. doi: 10.1016/j.foodhyd.2019.05.031
- Ragan M. A., Chapman D. J. A biochemical phylogeny of the protists. New York: Academic Press, 1978. 317 p.
- Rasmussen T. B., Manefield M., Andersen J. B., Eberl L., Anthoni U., Christophersen C., Steinberg P., Kjelleberg S., Givskov M. How *Delisea pulchra* furanones affect quorum sensing and swarming motility in *Serratia liquefaciens* MG1. *Microbiol.* 2000. Vol. 146. P. 3237–3244. doi: 10.1099/00221287-146-12-3237
- Rasyid A. Evaluation of nutritional composition of the dried seaweed *Ulva lactuca* from Pameungpeuk waters, Indonesia. *Trop. Life Sci. Res.* 2017. Vol. 28. P. 119. doi: 10.21315/tlsr2017.28.2.9
- Rathore S. S., Chaudhary D. R., Boricha G. N., Ghosh A., Bhatt B. P., Zodape S. T., Patolia J. S. Effect of seaweed extract on the growth, yield and nutrient uptake of soybean (*Glycine max*) under rainfed conditions. *S. Afr. J. Bot.* 2009. Vol. 75. P. 351–355. doi: 10.1016/j.sajb.2008.10.009
- Rayorath P., Narayanan J. M., Farid A., Khan W., Palanisamy R., Hankins S., Critchley A. T., Prithiviraj B. Rapid bioassays to evaluate the plant growth promoting activity of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. using a model plant, *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *J. Appl. Phycol.* 2008. Vol. 20. P. 423–429. doi: 10.1007/s10811-007-9280-6
- Renaut S., Masse J., Norrie J. P., Blal B., Hijri M. A commercial seaweed extract structured microbial communities associated with tomato and pepper roots and significantly increased crop yield. *Microb. Biotechnol.* 2019. Vol. 12. P. 1346–1358. doi: 10.1111/1751-7915.13473
- Rioux L. E., Turgeon S. L., Beaulieu M. Characterization of polysaccharides extracted from brown seaweeds. *Carbohydr. Polym.* 2007. Vol. 69. P. 530–537. doi: 10.1016/j.carbpol.2007.01.009
- Rodrigues D., Costa-Pinto A. R., Sousa S., Vasconcelos M. W., Pintado M. M., Pereira L., Rocha-Santos T. A. P., da Costa J. P., Silva A. M. S., Duarte A. C., Gomes A. M. P., Freitas A. C. *Sargassum muticum* and *Osmundea pinnatifida* enzymatic extracts: chemical, structural, and cytotoxic characterization. *Mar. Drugs.* 2019. Vol. 17(4): 209. doi: 10.3390/md17040209
- Rojas C., Senthil-Kumar M., Tzin V., Mysore K. Regulation of primary plant metabolism during plant-pathogen interactions and its contribution to plant defense. *Front. Plant Sci.* 2014. Vol. 5. 17 p. doi: 10.3389/fpls.2014.00017
- Saa S., Olivos-Del Rio A., Castro S., Brown P. H. Foliar application of microbial and plant based biostimulants increases growth and potassium uptake in almond (*Prunus dulcis* [Mill.] D. A. Webb). *Front. Plant Sci.* 2015. Vol. 6. P. 87. doi: 10.3389/fpls.2015.00087
- Sahayaraj K., Kalidas S. Evaluation of nymphicidal and ovicidal effect of a seaweed, *Padina pavonica* (Linn.) (Phaeophyceae) on cotton pest, *Dysdercus cingulatus* (Fab.). *Indian J. Geo-Marine Sci.* 2011. Vol. 40. P. 125–129.

- Sanderson K. J., Jameson P. E. The cytokinins in a liquid seaweed extract: Could they be the active ingredients? *Acta Hort.* 1986. No. 179. P. 113–116.
- Schmidt R. E., Ervin E. H., Zhang X. Questions and answers about biostimulants. *Golf Course Manage.* 2003. Vol. 71. P. 91–94.
- Sharma H. S. S., Fleming C., Selby C., Rao J. R., Martin T. Plant biostimulants: A review on the processing of macroalgae and use of extracts for crop management to reduce abiotic and biotic stresses. *J. Appl. Phycol.* 2014. Vol. 26. P. 465–490. doi: 10.1007/s10811-013-0101-9
- Sharma S., Chen C., Khatri K., Rathore M. S., Pandey S. P. *Gracilaria dura* extract confers drought tolerance in wheat by modulating abscisic acid homeostasis. *Plant Physiol. Biochem.* 2019. Vol. 136. P. 143–154. doi: 10.1016/j.plaphy.2019.01.015
- Shrivastava P., Kumar R. Soil salinity: A serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation. *Saudi J. Biol. Sci.* 2015. Vol. 22. P. 123–131. doi: 10.1016/j.sjbs.2014.12.001
- Shukla P. S., Mantin E. G., Adil M., Bajpai S., Critchley A. T., Prithiviraj B. *Ascophyllum nodosum*-based biostimulants: sustainable applications in agriculture for the stimulation of plant growth, stress tolerance, and disease management. *Front. Plant Sci.* 2019. Vol. 10. P. 655. doi: 10.3389/fpls.2019.00655
- Shukla P. S., Shotton K., Norman E., Neily W., Critchley A. T., Prithiviraj B. Seaweed extract improve drought tolerance of soybean by regulating stress-response genes. *AoB Plants.* 2018. Vol. 10. plx051. doi: 10.1093/aobpla/plx051
- Slávik M. Production of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) seedlings on substrate mixes using growth stimulants. *J. For. Sci.* 2005. Vol. 51. P. 15–23. doi: 10.17221/4540-JFS
- Spann T. M., Little H. A. Applications of a commercial extract of the brown seaweed *Ascophyllum nodosum* increases drought tolerance in container-grown 'Hamlin' Sweet Orange nursery trees. *Hort. Sci.* 2011. Vol. 46. P. 577–582. doi: 10.21273/HORTSCI.46.4.577
- Stamatiadis S., Evangelou L., Yvin J.-C., Tsadilas C., Mina J. M. G., Cruz F. Responses of winter wheat to *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. extract application under the effect of N fertilization and water supply. *J. Appl. Phycol.* 2015. Vol. 27. P. 589–600. doi: 10.1007/s10811-014-0344-0
- Stephenson W. M. The effect of hydrolyzed seaweed on certain plant pests and diseases. *Proc. Int. Seaweed Symp.* 1966. Vol. 5. P. 405–415. doi: 10.1016/B978-0-08-011841-3.50064-1
- Stevens G. A., Westwood M. N. Fruit set and cytokinin-like activity in the xylem sap of sweet cherry (*Prunus avium*) as affected by rootstock. *Physiol. Plant.* 1984. Vol. 61. P. 464–468. doi: 10.1111/j.1399-3054.1984.tb06357.x
- Stirk W. A., Novak M. S., van Staden J. Cytokinins in macroalgae. *Plant Growth Regul.* 2003. Vol. 41. P. 13–24. doi: 10.1023/A:1027376507197
- Stirk W. A., Arthur G. D., Lourens A. F., Novak O., Strnad M., van Staden J. Changes in cytokinin and auxin concentrations in seaweed concentrates when stored at an elevated temperature. *J. Appl. Phycol.* 2004. Vol. 16. P. 31–39. doi: 10.1023/B:JAPH.0000019057.45363.f5
- Stirk W. A., Novak O., Hradecka V., Pencik A., Rolcik J., Strnad M., Van Staden J. Endogenous cytokinins, auxins and abscisic acid in *Ulva fasciata* (Chlorophyta) and *Dictyota humifusa* (Phaeophyta): Towards understanding their biosynthesis and homeostasis. *Eur. J. Phycol.* 2009. Vol. 44. P. 231–240. doi: 10.1080/09670260802573717
- Stirk W. A., van Staden J. Isolation and identification of cytokinins in a new commercial seaweed product made from *Fucus serratus* L. *J. Appl. Phycol.* 1997. Vol. 9. P. 327–330. doi: 10.1023/A:1007910110045
- Tay S. A., Macleod J. K., Palni L. M., Letham D. S. Detection of cytokinins in a seaweed extract. *Phytochemistry.* 1985. Vol. 24. P. 2611–2614. doi: 10.1016/S0031-9422(00)80679-2
- Terriere L. C., Rajadhyaksha N. Reduced fecundity of the two spotted spider mite on metal-chelate treated leaves. *J. Econ. Entomol.* 1964. Vol. 57. P. 95–99. doi: 10.1093/jee/57.1.95
- Thompson B. Five years of Irish trials on biostimulants: the conversion of a skeptic. *USDA Forest Serv. Proc.* 2004. Vol. 33. P. 72–79.
- Tietz A., Ruttkowski U., Kohler R., Kasprick W. Further investigations on the occurrence and the effects of abscisic acid in algae. *Biochem. Physiol. Pflanzen.* 1989. Vol. 184. P. 259–266. doi: 10.1016/S0015-3796(89)80011-3
- Tilman D., Cassman K. G., Matson P. A., Naylor R., Polasky S. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature.* 2002. Vol. 418. P. 671–677.
- Trivedi K., Anand K. V., Vaghela P., Ghosh A. Differential growth, yield and biochemical responses of maize to the exogenous application of *Kappaphycus alvarezii* seaweed extract, at grain-filling stage under normal and drought conditions. *Algal Res.* 2018. Vol. 35. P. 236–244. doi: 10.1016/j.algal.2018.08.027
- Trejo Valencia R., Sánchez Acosta L., Fortis Hernández M., Preciado Rangel P., Gallegos Robles M. Á., Antonio Cruz R. C., Vázquez Vázquez C. Effect of seaweed aqueous extracts and compost on vegetative growth, yield, and nutraceutical quality of cucumber (*Cucumis sativus* L.) fruit. *Prime Archives in Agronomy.* Hyderabad, India: Vide Leaf, 2020. P. 1–25.
- van Loon L. C., van Strien E. A. The families of pathogenesis related proteins, their activities, and comparative analysis of PR-1 type proteins. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 1999. Vol. 55. P. 85–97. doi: 10.1006/pmpp.1999.0213
- Vasquez V., Martinez R., Bernal C. Enzyme-assisted extraction of proteins from the seaweeds *Macrocystis pyrifera* and *Chondracanthus chamissoi*: characterization of the extracts and their bioactive potential. *J. Appl. Phycol.* 2019. Vol. 31. P. 1999–2010. doi: 10.1007/s10811-018-1712-y
- Vernieri P., Borghesi E., Ferrante A., Magnani G. Application of biostimulants in floating system for improving rocket quality. *J. Food Agric. Environ.* 2005. Vol. 3. P. 86–88. doi: 10.1234/4.2005.663
- Wachira F., Ogada J. *In vitro* regeneration of *Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze by somatic embryogenesis. *Plant Cell Rep.* 1995. Vol. 14. P. 463–466. doi: 10.1007/BF00234056

Wang Y., Fu F., Li J., Wang G., Wu M., Zhan J., Chen X., Mao Z. Effects of seaweed fertilizer on the growth of *Malus hupehensis* Rehd. Seedlings, soil enzyme activities and fungal communities under replant condition. *Eur. J. Soil Biol.* 2016. Vol. 75. P. 1–7. doi: 10.1016/j.ejsobi.2016.04.003

Whapham C. A., Blunden G., Jenkins T., Hankins S. D. Significance of betaines in the increased chlorophyll content of plants treated with seaweed extract. *J. Appl. Phycol.* 1993. Vol. 5. P. 231–234. doi: 10.1007/BF00004023

Williams D. C., Brain K. R., Blunden G., Wildgoose P. B., Jewers K. Plant growth regulatory substances in commercial seaweed extracts. *Proc. Int. Seaweed Symp.* 1981. Vol. 8. P. 760–763.

Wilson S. Frost management in cool climate vineyards. *University of Tasmania Research Report UT 99/1*, Grape and Wine Research & Development Corporation. 2001.

Wu Y., Jenkins T., Blunden G., von Mende N., Hankins S. D. Suppression of fecundity of the root-knot nematode, *Meloidogyne javanica*, in monoxenic cultures of *Arabidopsis thaliana* treated with an alkaline extract of *Ascophyllum nodosum*. *J. Appl. Phycol.* 1997. Vol. 10. P. 91–94. doi: 10.1023/A:1008067420092

Youssef L., Lallemand L., Giraud P., Soule F., Bhaw-Luximon A., Meilhac O., D'Hellencourt C. L., Jhurry D., Couprie J. Ultrasound-assisted extraction and structural characterization by NMR of alginates and carrageenans from seaweeds. *Carbohydr. Polym.* 2017. Vol. 166. P. 55–63. doi: 10.1016/j.carbpol.2017.01.041

Zerrifi S. E. A., El Khalloufi F., Oudra B., Vasconcelos V. Seaweed bioactive compounds against pathogens and microalgae: potential uses on pharmacology and harmful algae bloom control. *Mar. Drugs.* 2018. Vol. 16. P. 55. doi: 10.3390/md16020055

Zhang Q., Zhang J., Shen J., Silva A., Dennis D. A., Barrow C. J. A simple 96-well microplate method for estimation of total polyphenol content in seaweeds. *J. Appl. Phycol.* 2006. Vol. 18. P. 445–450. doi: 10.1007/s10811-006-9048-4

Zhang X., Ervin E. H. Impact of seaweed extract-based cytokinins and zeatin riboside on creeping bentgrass heat tolerance. *Crop Sci.* 2008. Vol. 48. P. 364–370. doi: 10.2135/cropsci2007.05.0262

Zhang X., Ervin E. H., Schmidt R. E. Physiological effects of liquid applications of a seaweed extract and a humic acid on creeping bentgrass. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 2003. Vol. 128, no. 4. P. 492–496. doi: 10.21273/JASHS.128.4.0492

Zou P., Lu X., Zhao H., Yuan Y., Meng L., Zhang C., Li Y. Polysaccharides derived from the brown algae *Lesosonia nigrescens* enhance salt stress tolerance to wheat seedlings by enhancing the antioxidant system and modulating intracellular ion concentration. *Front. Plant Sci.* 2019. Vol. 10. P. 48. doi: 10.3389/fpls.2019.00048

Zvyagintseva T. N., Shevchenko N. M., Popivnich I. B., Isakov V. V., Scobun A. S., Sundukova E. V. A new procedure for separation of water-soluble polysaccharides from brown seaweeds. *Carbohydrate Res.* 1999. Vol. 322. P. 32–39. doi: 10.1016/S0008-6215(99)00206-2

Received February 10, 2021

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Шибалева Татьяна Геннадиевна

ведущий научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: shibaeva@krc.karelia.ru

Шерудило Елена Георгиевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: sherudil@krc.karelia.ru

Титов Александр Федорович

руководитель лаб. экологической физиологии растений,
чл.-корр. РАН, д. б. н., проф.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: titov@krc.karelia.ru

CONTRIBUTORS:

Shibaeva, Tatyana

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: shibaeva@krc.karelia.ru

Sherudilo, Elena

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: sherudil@krc.karelia.ru

Titov, Alexander

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: titov@krc.karelia.ru