

БАКТЕРИАЛЬНЫЕ АГЕНТЫ КАК ОСНОВА БИОФУНГИЦИДОВ, ЭФФЕКТИВНЫХ ПРОТИВ ТОКСИНОПРОДУЦИРУЮЩИХ ГРИБОВ РОДА *FUSARIUM* (ОБЗОР)

Т.М. СИДОРОВА, В.В. АЛЛАХВЕРДЯН, А.М. АСАТУРОВА

(Федеральный научный центр биологической защиты растений)

В статье представлена информация о биоконтрольном потенциале бактерий-антагонистов родов *Bacillus*, *Pseudomonas* и *Streptomyces* в отношении токсинопродуцирующих грибов *Fusarium*. Вредоносность комплекса видов грибов рода *Fusarium* заключается в том, что он не только поражает зерно, снижая содержание и качество белка, его конечный вес, но и вызывает загрязнение микотоксинами. Способность грибов рода *Fusarium* продуцировать микотоксины является важным фактором патогенности грибов. Представлена информация о токсичности дезоксиниваленола и зеараленона для человека и животных. Бактерии родов *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Streptomyces* spp. проявляют антагонистическую активность против грибов рода *Fusarium*. В агроэкосистемах наиболее обширные исследования бактериальных агентов контроля фитопатогенных грибов сосредоточены на антибиозе. Бактерии секретируют метаболиты липопептидной природы, феназиновые соединения, противогрибные метаболиты других структур, чтобы напрямую ингибировать *F. graminearum*. Кроме того, полезные бактерии разрушают факторы вирулентности грибов, продуцируют летучие противогрибные соединения и вызывают системную устойчивость растений к фитопатогенным грибам. Механизмы биологического контроля (антибиоз, конкуренция, гиперпаразитизм и индуцированная устойчивость) могут действовать одновременно, что приводит к контролю заболевания и, следовательно, к снижению загрязнения микотоксинами. Эти знания способствуют целенаправленному выделению бактерий, идентифицированных как микробиологические агенты биоконтроля фитопатогенных грибов. Понимание молекулярных и биохимических основ биоконтроля будет способствовать разработке более мощных продуцентов эффективных биопрепаратов, лучшему пониманию механизмов биоконтролирующей активности.

Ключевые слова: бактерии-антагонисты, биоконтроль, микотоксины, противогрибные метаболиты, патогенность, *Bacillus*, *Pseudomonas*.

Введение

Растения могут страдать от биотических и абиотических стрессов на всех этапах выращивания, что приводит к снижению конечного урожая и качества зерна. Среди биотических факторов, которые могут повлиять на целостность растений, важное значение имеют грибные патогены, особенно токсинопродуцирующие, поскольку они могут влиять как на рост растений, так и на качество зерна ввиду присутствия микотоксинов. Вредоносность комплекса видов грибов рода *Fusarium* заключается в том, что он не только поражает зерно, снижая содержание и качество белка, его

конечный вес, но и вызывает загрязнение микотоксинами [1]. Преобладающий вид *F. graminearum* (телеоморфа *Gibberella zeae*) в настоящее время занимает четвертое место среди фитопатогенов по своей вредоносности. Крупные вспышки фузариоза колоса приводят к значительным экономическим потерям зерновых культур [2, 3]. Ежегодно 25-50% урожая, собираемого во всем мире, контаминировано микотоксинами [4, 5]. Наиболее распространенные микотоксины *F. graminearum*, *F. culmorum* дезоксиниваленол (ДОН) и зеараленон (ЗЕН) наносят серьезный вред здоровью человека и животных.

Защитные мероприятия, в том числе обработка фунгицидами, посадка менее восприимчивых сортов, не являются достаточными для решения проблемы [6-8]. Токсическое действие химических фунгицидов, а также формирование популяции фитопатогенов, устойчивых к регулярно применяемым фунгицидам, усиливают необходимость поиска новых стратегий борьбы с фитопатогенными грибами. В качестве альтернативы традиционным методам борьбы с грибами заслуживает внимания использование биологических агентов.

Ризобактерии, способствующие росту растений (PGPR), являются наиболее изученными бактериями в качестве коммерческих бактериальных агентов благодаря их возможности использовать свои антибиотические, конкурентные или индуцирующие способности защитной реакции растений против нескольких растительных патогенов на разных растениях-хозяевах [9]. Одними из наиболее интенсивно изучаемых являются бактерии, принадлежащие родам *Pseudomonas*, *Bacillus* и *Streptomyces*. По данным российских и зарубежных исследователей [9, 10], на основе бактерий *B. amyloliquefaciens* QST 713, *B. amyloliquefaciens* AH2, *B. amyloliquefaciens* MBI 600, *B. amyloliquefaciens* FZB24, *B. amyloliquefaciens* IT 45, *B. amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* D747, *B. firmus* I-1582, *B. pumilus* QST 2808, *B. subtilis* IAB/BS03, *Pseudomonas* sp. DSMZ 13134, *P. chlororaphis* MA 342, *Streptomyces* K61 и *S. lydicus* WYEC108 разработаны биопестициды для борьбы с бактериальными и грибными заболеваниями.

Бактерии родов *Pseudomonas*, *Bacillus* и *Streptomyces* проявляют антагонистическую активность против грибов рода *Fusarium* [11-14]. Например, *P. piscium* может подавлять развитие и вирулентность грибов, секретируя соединение под названием феназин-1-карбоксаимид, которое воздействует на гистон-ацетилтрансферазу в *F. graminearum* [12]. Послеуборочные проблемы с выработкой микотоксинов можно решить задолго до сбора урожая, сократив популяцию грибов, продуцирующих токсины, скорость, с которой они производят токсины, а также способствуя разложению микотоксинов [13].

При изучении стратегий биологической борьбы с токсиногенными грибами многие исследователи ограничиваются фунгицидным или фунгистатическим действием бактерий-антагонистов, причем их влияние на выработку микотоксинов и возможность их биodeградации часто игнорируются. Отсутствие коммерчески доступных биологических средств для защиты растений против токсигенных фузариев может быть связано с многочисленными факторами: нестабильная эффективность биоконтроля в полевых условиях, отсутствие необходимых условий хранения и транспортировки биологических средств, сложность регистрации и (что более важно) недостаток знаний о механизмах биоконтроля, особенно по поводу биodeградации микотоксинов. Дальнейшие исследования этих биосинтетических и регуляторных систем позволят получить полезные знания для разработки новых стратегий управления для предотвращения инфицирования фузариозными грибами и накопления микотоксинов в зерновых [14, 15].

Цель исследований: обобщение и анализ современных сведений о биоконтролирующей активности и механизмах действия бактерий-антагонистов токсинопродуцирующих грибов, которые способствуют целенаправленному выделению и отбору штаммов-продуцентов эффективных биофунгицидов.

Материал и методы исследований

Проанализировано более 50 источников, содержащих сведения о биоконтролирующей активности и механизмах действия бактерий-антагонистов токсинопродуцирующих грибов, способствующих целенаправленному выделению и отбору штаммов-продуцентов эффективных биофунгицидов. В исследованиях использована материально-техническая база УНУ «Технологическая линия для получения микробиологических средств защиты растений нового поколения».

Результаты и их обсуждение

Бактерии рода Bacillus. Относительно возможности использования бактерий в качестве агентов биологической защиты растений наиболее интенсивно исследовался противогрибной потенциал бактерий рода *Bacillus*. Некоторые характеристики – такие, как высокая скорость роста, безопасность для растений и животных, устойчивость к стрессам окружающей среды и способность образовывать эндоспоры, делают *Bacillus* spp. привлекательными для разработки биопрепаратов.

Бактерии рода *Bacillus* обладают большим потенциалом биоконтроля, производя липопептиды, которые обладают высокой активностью против фитопатогенов [16-18]. Антифунгальная активность проявляется в основном в трех семействах циклических липопептидов: сурфактин, итурин и фенгицин. Липопептиды бацилл синтезируются нерибосомально с помощью больших мультиферментов, называемых нерибосомными пептидными синтетазами [19]. Кроме того, известно, что штаммы-антагонисты фитопатогенов рода *Bacillus* производят несколько поликетидов. Эти молекулы имеют амфифильную природу, что способствует проявлению их антимикробных свойств, которые заключаются в нарушении биологических мембранных структур. Недавние исследования также подчеркивают способность этих соединений стимулировать защитные механизмы растений и образование биопленок, что является ключевым фактором успешной колонизации организмов, осуществляющих биоконтроль фитопатогенов [20].

Помимо того, что бациллы являются наиболее перспективными агентами биоконтроля, они способствуют росту растений посредством фиксации азота, солюбилизации фосфатов и производству фитогормонов. Ингибирование роста гриба *F. graminearum* и накопления фузариотоксинов ДОН и ЗЕН штаммами *B. velezensis* BZR336g и *B. velezensis* BZR517 обнаружено при культивировании на зерне пшеницы *in vitro* [21]. Биорегулирующая активность может быть связана со способностью штаммов одновременно продуцировать метаболиты нескольких семейств липопептидов. Кроме того, *B. velezensis* RC218 продуцирует лантибиотик эрицин [22].

Есть информация о штаммах, которые способны разлагать ЗЕН с помощью внеклеточных метаболитов – предположительно ферментов. Влияние антигрибных липопептидов бацилл на деградацию ЗЕН остается неясным, однако выявлено, что ферменты могут быть ответственными за этот процесс [23]. Антагонистическая активность *B. amyloliquefaciens* DA12 против грибов рода *Fusarium* обусловлена синтезом итурина А и летучим гептаном [24, 25]. Непосредственно они могут

продуцировать метаболиты и ферменты: циклические пептиды, поликетиды, хитиназы, глюканазы и протеазы, которые ингибируют грибные патогены, а также конкурируют за пространство и питательные вещества с фитопатогенами, например, производя молекулы, хелатирующие железо (сидерофоры), – такие, как бациллибактин и гризеобактин [26, 27]. Бактерии рода *Bacillus* осуществляют индукцию системы защиты растений (индуцированная системная устойчивость), которая представляет собой состояние усиленной защиты от неспецифического широкого спектра патогенов. Гормоны растений при этом играют ключевую регуляторную роль [23, 28-30].

Кроме того, сообщалось, что некоторые штаммы *B. velezensis*, используемые в качестве средств биоконтроля, могут усиливать развитие растений, производя метаболиты (индолилуксусная кислота, этилен и гиббереллины) или делая доступными некоторые неорганические питательные вещества – такие, как фосфат и азот, посредством так называемого процесса солюбилизации [31]. Показано, что *B. velezensis* RC218, проверенный агент биоконтроля против *F. graminearum*, индуцирует утолщение клеточной стенки в колосьях пшеницы при применении во время цветения, снижая эффективность заражения патогеном и выработку ДОН в собранном зерне пшеницы [32]. *B. velezensis* YB-130 также снижал выработку ДОН штаммом *F. graminearum* PH-1, в основном ввиду его способности подавлять экспрессию основных генов биосинтеза этого микотоксина [33]. Штамм *B. amyloliquefaciens* MQ01 также был способен разлагать ЗЕН в жидкой среде. В кукурузе и в высушенном зерне были протестированы некоторые аспекты, связанные со снижением вредоносности *F. Graminearum*, с помощью *B. subtilis* ATCC6633.

Анализ антагонизма показал, что *B. subtilis* ATCC6633 модулирует рост *F. graminearum*, влияя на форму макроконидий и липидный состав мицелия. Кроме того, была обнаружена экспрессия генов лизофосфатидилхолин-ацилтрансферазы и фосфолипазы А, которые участвуют в метаболизме фосфатидилхолина в корнях ячменя. Та же закономерность обнаружена для генов, кодирующих изохоризматсинтазу и фенилаланинаммиакилазу, два ключевых фермента для синтеза салициловой кислоты [24].

Бактерии рода Pseudomonas. Значительное количество бактериальных штаммов рода *Pseudomonas* используется в качестве агента биоконтроля для непосредственной борьбы со многими болезнями, поражающими сельскохозяйственные культуры. Многие псевдомонады являются эффективными колонизаторами поверхности растений (ризосферы и филлосферы) и эндосферы. Они могут использовать многие экссудаты растений в качестве питательных веществ и обладают высокой скоростью роста, что является предпосылкой для эффективной конкуренции с другими микроорганизмами за пространство и питательные вещества в растительной среде [34-36]. В лабораторных и полевых экспериментах было обнаружено, что многие штаммы псевдомонад способны продуцировать сидерофоры, ингибирующие рост широкого спектра патогенов (таких, как *P. syringae* и *B. cinerea*) [37, 38]. При изучении влияния жидких культур и супернатантов бактериальных штаммов *P. chlororaphis* BZR245-F и *Pseudomonas* sp. BZR523-2 на рост гриба *F. graminearum* и накопление микотоксинов ДОН и ЗЕН обнаружено подавление роста гриба, содержание микотоксинов также в основном значительно снижалось [39].

Биоконтролирующую активность бактерий рода *Pseudomonas* часто связывают с выработкой феназинов группы гетероциклических азотсодержащих вторичных метаболитов. Феназины подавляют рост различных грибных патогенов – таких, как *B. cinerea* и *F. Oxyспорum*, ингибируют рост мицелия *F. graminearum* путем вмешательства в ацетилирование гистонов грибов и участвуют в формировании

бактериальной биопленки на гифах, еще больше снижая патогенность [11]. Образование биопленок на гифах грибов является широко распространенным признаком почвенных бактерий [38].

Было выявлено еще несколько способов действия феназинов против бактерий и грибов включая взаимодействие с ДНК и ингибирование активности вакуолярной АТФазы и топоизомеразы. Феназин-1-карбоксаимид, секретируемый *P. piscium* ZJU60, непосредственно воздействует на белок гистон-ацетилтрансферазу, что впоследствии приводит к нарушению регуляции ацетилирования гистонов и подавлению роста грибов, биосинтеза микотоксинов и вирулентности *F. graminearum* [37, 40]. Штамм *P. aeruginosa* 91 проявлял наибольшую противогрибную активность в отношении возбудителя *F. oxysporum* на бананах, которая основана на антагонизме, включающем в себя выработку биологически активных соединений и секрецию гидролитических ферментов. Кроме того, штамм *P. aeruginosa* 91 продемонстрировал различные свойства, связанные со стимулированием роста растений, и способность адаптироваться к различным источникам углерода [41].

Помимо феназинов, у псевдомонад обнаружено множество других потенциальных метаболитов биоконтроля – таких, как сидерофоры, 4-гидрокси-2-алкилхинолины, летучие соединения, циклические липопептиды (нерибосомальные пептиды) и рамнолипиды [36, 42]. Выявлен потенциал ингибирования *Phytophthora capsici* с использованием штамма *P. capeferrum* HN2-3. Липопептид путизолвин, продуцируемый бактерией, подавляет возбудитель фитофтороза огурца как *in vitro*, так и *in planta* [43]. Циклические липопептиды бактерий рода *Pseudomonas* представляют собой поверхностно-активные метаболиты, синтезируемые нерибосомально модульными многофункциональными ферментами, называемыми нерибосомальными пептид-синтетазами [44]. В условиях недостатка железа (Fe (III)) псевдомонады способны продуцировать сидерофоры – низкомолекулярные соединения, связывающие следы Fe (III) в почве, тем самым снижается доступность его для фитопатогенов. Синтез биоконтрольными штаммами гидролитических ферментов хитиназ и глюканаз, разрушающих клеточную стенку грибов, также служит одним из механизмов биоконтроля [45-49]. Кроме того, существует множество доказательств того, что соединения липопептидной природы индуцируют системную устойчивость у растений, которая активируется инфекцией, и обеспечивают дополнительную систему защиты от патогенов [50]. Большинство изученных изолятов являлось продуцентами хитиназы, образуя ореолы просвета на хитиновой среде. Штамм *P. fluorescens*, выделенный из корней гвоздики, также защищал растения от фузариозного увядания, подавляя *F. oxysporum* f.sp. *dianthi*.

Полученные сведения позволяют рассматривать штамм *P. chlororaphis* ПГ7 не только как агент в биологической защите растений от патогенов, но и как стимулятор роста, улучшающий фосфорное питание растений [51]. Пирролнитрин обладает способностью подавлять рост мицелия *F. graminearum*. Феназин-1-карбоксаимид, производное феназин-1-карбоновой кислоты, также может ингибировать рост *F. graminearum* и демонстрирует большой потенциал в биозащите сельскохозяйственных культур от фузариоза колоса. *F. chlamydosporum* – возбудитель фузариоза сои – подавляется бактериями *P. putida* PP и *P. aeruginosa* OG101 с помощью продуцируемых ими глюканазы и хитиназы [51]. Штамм *Pseudomonas* OG101 ингибирует рост мицелия *F. oxysporum* f.sp. *ciceris* и *F. oxysporum* f.sp. *pallidoroseum* до 24,4 и 20,5%, соответственно [47].

Бактерии рода Streptomyces. Грамположительные бактерии, принадлежащие роду *Streptomyces*, составляют важный компонент ризосферы растений. Эти нитчатые бактерии обитают как в почве, так и в водной среде, и могут распространяться

в воздухе. Так, сообщалось о многочисленных примерах колонизирующих растения штаммов *Streptomyces* spp. [51].

Ризосферные виды *Streptomyces* являются богатым источником биофунгицидов или биоудобрений для использования в сельском хозяйстве ввиду производства ими различных активных соединений. Известны многочисленные стратегии подавления грибных патогенов – такие, как конкуренция за питательные вещества, деградация клеточной стенки, индукция иммунитета растений, а также ускорение развития растений за счет производства ауксинов, растворения неорганических фосфатов, фиксации азота. Стрептомицеты, выделенные в природе из *Arabidopsis*, реагируют на растительные гормоны, производя специализированные вторичные метаболиты. Обработка семян риса споровой суспензией *Streptomyces* BN1 стимулирует рост растений, зараженных фузариозной инфекцией [42-46].

Производство сидерофоров, летучих органических соединений может положительно влиять на индуцированную системную устойчивость растений [34-36]. В сельском хозяйстве попытки использовать стрептомицеты для биоконтроля грибных заболеваний привели к разработке продуктов для улучшения почвы – таких, как Actinovate (*S. lydicus* WYEC108) и Mycostop (*S. griseoviridis* K61). Анализ экстрактов *Streptomyces* sp. S4.7 привел к обнаружению двух неизвестных структурно родственных липопептидов, которые отвечают за антибиотическую активность. Выявлено, что они являются новыми соединениями, которые содержат цистеиновую кислоту, и это является уникальной особенностью для липопептидов. Применение в качестве биоконтролирующего агента *Streptomyces* sp. 87B снижает развитие заболевания и содержание ДОН на 29-39% и 69-85% соответственно. *S. albidoflavus* RC87B эффективно снижает развитие фузариоза и накопление ДОН на мягкой пшенице на 69-100%. *S. albulus* NJZJSA2 продуцирует 4-метоксистиrol, 2-пентилфуран и анизол и успешно подавляет грибы *Sclerotinia sclerotiorum* и *F. oxysporum* [36]. Штамм *Streptomyces* sp. RC87B, первоначально выделенный из пыльников пшеницы, демонстрирует активность против *F. graminearum* в условиях *in vitro* и теплицы, снижая как развитие фузариоза колоса, так и накопление ДОН. 13 изолятов *Streptomyces*, выделенных из различных овощных теплиц в Иране, показывали *in vitro* наличие свойств, способствующих росту растений, и способность противодействовать *F. oxysporum* f.sp. *lycopersici*, возбудителю фузариозного увядания томата [39].

Разработаны коммерческие биопрепараты на основе стрептомицетов-антагонистов – такие, как «Actinovate» (BioAg Inc., США) на основе *S. lydicus* WYEC108, «Mycostop» (Verdera Oy, Финляндия) на основе *S. griseoviridis* K61, «Actin» (Laboratories India Ltd., Индия) на основе *S. atrovirens*, «Mykocide» (Co. Ltd., Южная Корея) на основе *S. colombiensis*» [22].

Механизмы антагонистической активности бактерий. Существует четыре основных способа действия микробных агентов, лежащих в основе биологического контроля болезней растений: а) конкуренция за использование ресурсов (кислорода, углерода, азота и других важных ресурсов); б) интерференционная конкуренция за пространство посредством антибиоза, когда биоконтролирующий объект ингибирует патоген посредством воздействия токсичных вторичных метаболитов; в) гиперпаразитизм, когда антагонист действует как хищник и использует патоген как добычу (однако большинство микроорганизмов, которые действуют через гиперпаразитизм, представляет собой некротрофные паразитические грибы, которые хорошо конкурируют и выживают без живого патогена-хозяина); г) индуцированная устойчивость – косвенное взаимодействие агента биоконтроля посредством индукции защитных механизмов растений в отношении вторгающихся патогенов. Пятым механизмом, который может способствовать борьбе с болезнями, является стимуляция

роста растений за счет лучшего усвоения питательных веществ и воздействия на гормональный статус растений [51].

Один агент биоконтроля может проявлять комбинацию этих способов действия, за счет чего можно повысить эффективность существующих перспективных штаммов, а также учитывать этот факт при выборе новых [13]. Конкуренция за питательные вещества и пространство рассматривается как средство ограничения развития патогенов за счет уменьшения числа обитаемых мест и таким образом – подавления прорастания грибных спор в почве [17]. Полезные бактерии могут колонизировать корень растения посредством образования биопленок, а также могут проникать непосредственно в растение, тем самым ограничивая патоген. Например, предполагается, что *B. cereus* защищает посевы пшеницы от *Septoria tritici*, исключая возбудителя из устьиц и подустыичных камер. Что касается конкуренции за питательные веществ (такие, как углерод, азот или железо), этот метод можно рассматривать как распространенный способ ограничения роста других микроорганизмов, даже если продемонстрировать его реальный эффект в полевых условиях сложно. Более того, такие подходы могут проложить путь к идентификации метаболитов, которые могли бы служить новыми, эффективными, специфическими и более экологически безопасными фунгицидами против грибов рода *Fusarium*. *B. amyloliquefaciens* FZB42 продуцирует фенгицин и бацилломицин D, которые проявляют синергическую антагонистическую активность против *F. oxysporum* [6, 7].

Считается, что фенгицин и сурфактин штамма *B. subtilis* SG6 способствуют ингибированию роста *F. graminearum*. Сурфактин, итурин и фенгицин, продуцируемые *B. velezensis* Y6 и Y7, отвечают за антимикробную активность против *R. solanacearum* и *F. oxysporum*. Бацилломицин D, секретируемый *B. velezensis* SQR9, может связываться с регулятором транспорта железа и модулировать образование биопленок, подавляя рост *F. oxysporum*. Бактериальные биопленки представляют собой структурированные микробные сообщества, встроенные в самостоятельно вырабатываемый внеклеточный полимерный матрикс. В большинстве природных сред бактерии существуют преимущественно на биотических и абиотических поверхностях в виде биопленок, а не в виде планктонных клеток. Бациллы образуют биопленки на поверхности корней растений и при этом повышают эффективность их защитного действия. Продукция феназинов тесно связана с процессом образования биопленок у феназинопродуцентов бактерий рода *Pseudomonas* spp. Феназины могут способствовать развитию биопленок посредством поверхностной миграции внеклеточной ДНК или служить сигналом, запускающим экспрессию других важных факторов развития биопленок.

Различные виды *Bacillus* могут индуцировать системную устойчивость у различных растений. *B. amyloliquefaciens* FZB42 продуцирует вторичные метаболиты (сурфактин, фенгицин и бацилломицин D), которые запускают экспрессию генов защиты растений и способствуют снижению гнили салата, в другом примере он повышал уровень гормонов роста и защитных ферментов в томатах, обеспечивая защиту от фитофтороза [9]. Итурин отрицательно влияет на цитоплазматические мембраны микробных клеток, что влияет на утечку ионов K^+ и рост клеток. Сообщалось также, что фенгицин вызывает возмущения, изгибы и образование пор на искусственных мембранах. Итурин A5, секретируемый термотолерантными морскими *B. amyloliquefaciens*, оказывает значительное влияние на *F. oxysporum* [6]. Доказано, что итурин A ингибирует прорастание конидий и вызывает повреждение мицелия гриба с увеличением концентрации липопетидов. Ингибирующая активность на конидии была аналогичной действию итурина A5 на *F. oxysporum*. Он вызывал деформацию и деполяризацию зародышевых трубок. Целостность клеточной стенки и мембраны была

нарушена. Кроме того, увеличилось содержание эргостерина на клеточных мембранах. Таким образом, итурин А взаимодействует с гликопротеинами, влияя на целостность клеточной стенки. Плазматическая мембрана является основной мишенью некоторых липопептидов и других антимикробных соединений. В исследовании сообщалось, что итурин отрицательно влияет на цитоплазматические мембраны дрожжевых клеток, и это влияет на утечку ионов K^+ и рост клеток. Обнаружено, что фенгидин вызывает изгибы мицелия и образование пор на искусственных мембранах [45].

Pseudomonas spp. продуцируют противомикробные соединения – такие, как феназины, флороглюцинолы, диалкилрезорцинолы, пиолитеорин и пирролнитрин, – участие которых в качестве механизма действия в биологическом контроле хорошо изучено [36]. Феназины, представитель которых – феназин-1-карбоксаимид или феназин-1-карбоксилат, представляют собой азотсодержащие гетероциклические соединения с широкой противогрибной и антибактериальной активностью. Эти соединения участвуют в уменьшении поражений растений грибными возбудителями. Флороглюцинолы представляют собой фенольные спектром бактериальными штаммами. В частности, 2,4-диацетилфлороглюцинол, продуцируемый различными штаммами *Pseudomonas* spp., обладает широким спектром действия и способствует биологическому контролю болезней растений, особенно болезней растений, передающихся через почву.

Кроме того, псевдомонады продуцируют циклические липопептиды, которые представляют собой амфифильные молекулы, содержащие цепи из 7-25 аминокислот, некоторые из которых образуют лактонное кольцо, соединенное с хвостом жирной кислоты. Многие из них являются биосурфактантами, которые могут повреждать клеточные мембраны, вызывая тем самым утечку и цитоллиз [44, 45]. Псевдомонады могут играть важную роль в биоконтроле благодаря своей деградиционной активности соединений клеточной стенки – таких, как хитин, глюкан и глюкозидные мостики, за счет способности продуцировать хитиназы, β -1,3 глюканазы, целлюлазы. Благодаря вторичным метаболитам псевдомонады могут индуцировать устойчивость растений к многим патогенам. Активность одного липопептида в конкретной фитосистеме может проявляться множеством механизмов, осуществляться посредством синергического или по крайней мере аддитивного эффекта нескольких способов действия против фитопатогенов [51].

Важной целью сообщества исследователей микотоксинов является разработка комплексных стратегий контроля и детоксикации микотоксинов. Показано, что *Aspergillus tubingensis* NJA-1, почвенный изолят, превращает ДОН в менее токсичный продукт, который, как предполагается, является результатом гидролиза на основании различий в массе метаболитов. *Agrobacterium* – штамм *Rhizobium* E3-39 – превращает ДОН в 3-кето ДОН; *Nocardioide* WSN05-2 образует нетоксичный эпитер, 3-эпи-ДОН, *Deviosa insulae* образует 3-кето-ДОН, а *Devosia mutans* 17-2-E-8 образует как 3-кето-ДОН, так и 3-эпи-ДОН [13, 17].

Различные виды бактерий родов *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Rhodococcus* и *Streptomyces* способны разлагать ЗЕН. Однако деградация не всегда может привести к детоксикации. Чистая культура штамма ZJ-2016-1, идентифицированного как *Lysinibacillus* sp., показала свою эффективность в устранении ЗЕН. Секретируемое бактериями *P. piscium* соединение (феназин-1-карбоксаимид) напрямую влияет на активность грибного белка гистон-ацетилтрансферазы комплекса. Это приводит к нарушению регуляции ацетилирования гистонов в *F. graminearum*, а также подавлению роста грибов, вирулентности и биосинтеза микотоксинов [11]. Показано, что ферменты, вырабатываемые микробами, играют значительную роль в разложении микотоксинов. При исследовании механизмов действия бактериальных агентов на фитопатогенный

гриб необходимо учитывать возможность реализации множества различных типов взаимодействий между микроорганизмами, которые могут проявляться в зависимости от условий этих взаимодействий.

Расширение ассортимента биопрепаратов как основа для создания устойчивых продовольственных систем. Биосредства дополняют другие методы устойчивого управления болезнями (такие, как устойчивость к болезням) и предоставляют возможности для борьбы с болезнями, для которых другие подходы неэффективны или недоступны. За последние десятилетия был достигнут значительный прогресс, но требуется гораздо больше для развития отдельных механизмов борьбы с болезнями, прежде чем эти методы можно будет считать зрелыми и воспринимать как часть технологий борьбы с болезнями. На биологическом уровне необходим научный прогресс в понимании экологии и биологических (клеточных/молекулярных) механизмов, определяющих результат взаимодействий как по отдельности, так и в сочетании [22, 25].

Несмотря на то, что биологический контроль представляет собой многообещающую альтернативу синтетическим пестицидам в борьбе с вредителями и болезнями растений, на его эффективность могут оказывать влияние неблагоприятные условия применения, и это ограничивает его широкое использование в сельском хозяйстве. Было показано, что патосистемные факторы и условия окружающей среды являются ключевыми факторами, участвующими в конечном уровне контроля заболеваний, достигаемого бактериями. Некоторые биотические и абиотические факторы могут влиять на эффективность агентов биоконтроля, влияя на механизмы их действия или мультитрофическое взаимодействие между растением, патогеном и бактериями. Постоянно растущий мировой рынок биопестицидов достиг почти 4,0 млрд долл. в 2020 г. Прогнозируется, что к 2027 г. он достигнет 10,6 млрд долл. [52]. Правительства многих стран поддерживают использование более экологически безопасных сельскохозяйственных ресурсов, особенно когда мы постепенно восстанавливаемся после пандемии COVID-19.

В Европе стратегия «От фермы до столовой» представляет собой новую задачу, направленную на «создание устойчивых продовольственных систем, которые позволят снизить зависимость от пестицидов и противомикробных препаратов, сократить избыточное внесение удобрений, улучшить благосостояние животных и обратить вспять утрату биоразнообразия. Это подталкивает рынок средств защиты растений к расширению ассортимента биопрепаратов» [53].

Выводы

Бактерии-антагонисты родов *Bacillus*, *Pseudomonas* и *Streptomyces*, обладая высокой антигрибной активностью, снижают вредоносность токсинопродуцирующих грибов рода *Fusarium*, при этом ингибируя не только их рост, но и накопление продуцируемых ими микотоксинов в растениях. Бактерии секретируют липопептидные антибиотики, производные феназина и другие противогрибные метаболиты, чтобы напрямую ингибировать *F. graminearum*. Под действием гидролитических ферментов бактерий может происходить деградация токсических метаболитов гриба, что зачастую способствует снижению их токсичности. Механизмы биологического контроля (антибиоз, конкуренция, гиперпаразитизм и индуцированная устойчивость) могут действовать одновременно, что приводит к контролю заболевания и, следовательно, к снижению загрязнения микотоксинами. Эти знания способствуют целенаправленному выделению и отбору бактерий в качестве агентов для борьбы с фитопатогенными грибами. Изучение молекулярных и биохимических основ биоконтроля

будет способствовать эффективному отбору штаммов-продуцентов биопрепаратов, а также лучшему пониманию механизмов, позволяющих эффективно снижать вредоносность патогенов с использованием бактериальных препаратов.

Исследования выполнены согласно Государственному заданию Министерства науки и высшего образования РФ в рамках НИР по теме № 0495-2019-0005.

Библиографический список

1. Legrand F., Picot A., Cobo-Díaz J.F., Chen W., Le Floch G. Challenges facing the management of *Fusarium* head blight of cereals caused by *F. graminearum* // *Biological Control*. – 2017. – Vol. 113. – Pp. 26-38. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2017.06.011>
2. Dweba C.C., Filgan S., Shimelis H.A., Motang T.E., Sydenham S., Mwadzingeni L., Tsilo T.J. *Fusarium* head blight of wheat pathogenesis and control strategies // *Crop protection*. – 2017. – Vol. 91. – Pp. 114-122. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2016.10.002>
3. Chen C., Turna N.S., Wu F. Risk assessment of dietary deoxynivalenol exposure in wheat products worldwide: are new codex DON guidelines adequately protective? // *Trends in Food Science & Technology*. – 2019. – Vol. 89. – Pp. 11-25. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2019.05.002>
4. Rojas Tayo E.C., Jørgensen H.J.L., Jensen B., Collinge D.B. *Fusarium* diseases: biology and management perspectives // In: Oliver R.P. (ed.). *Integrated disease management of wheat and barley*. – Cambridge: Burleigh Dodds Science Publ., 2019. <https://doi.org/10.19103/AS.2018.0039.02>
5. Ji F., He D., Olaniran A.O., Mokoena M.P., Xu J., Shi J. Occurrence, toxicity, production and detection of *Fusarium* mycotoxin: a review // *Food Prod Process and Nutr.* – 2019. – Vol. 1, № 6. <https://doi.org/10.1186/s43014-019-0007-2>
6. Perochon A., Doohan F.M. Trichothecenes and Fumonisin: Key Players in *Fusarium* – Cereal Ecosystem Interactions // *Toxins*. – 2024. – Vol. 16, № 2. – Pp. 90-97. <https://doi.org/10.3390/toxins16020090>
7. Habschied K., Krstanović V., Zdunić Z., Babić J., Mastanjević K., Kanižai Šarić G. Mycotoxins biocontrol methods for healthier crops and stored products // *J. Food*. – 2021. – Vol. 7, № 5. – Pp. 339-348. <https://doi.org/10.3390/jof7050348>
8. Pandit M.A., Kumar J., Gulati S., Bhandari N., Mehta P., Katyal R., Rawat C.D., Mishra V., Kaur J. Major biological control strategies for plant pathogens // *Pathogens*. – 2022. – Vol. 11, № 2. – Art. 273. <https://doi.org/10.3390/pathogens11020273>
9. Павлюшин В.А., Новикова И.И., Бойкова И.В. Микробиологическая защита растений в технологиях фитосанитарной оптимизации агроэкосистем: теория и практика (обзор) // *Сельскохозяйственная биология*. – 2020. – № 55 (3). – С. 421-438. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2020.3.421rus>
10. Bonaterra A., Badosa E., Daranas N., Francés J., Roselló G., Montesinos E. Bacteria as Biological Control Agents of Plant Diseases. *Microorganisms*. – 2022. – Vol. 10, № 9. – Art. 1759. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10091759>
11. Chen Y., Wang J., Yang N., Wen Z., Sun X., Chai Y., Ma Z. Wheat microbiome bacteria can reduce virulence of plant pathogenic fungus by altering histone acetylation // *Nat. Commun.* – 2019. – Vol. 9. – Art. 3429. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-05683-7>
12. Collinge D.B., Jensen D.F., Rabiey M., Sarrocco S., Shaw M.W., Shaw R.H. Biological control of plant disease – What has been achieved and what is the direction? // *Plant Pathology*. – 2022. – Vol. 71. – Pp. 1024-1047. <https://doi.org/10.1111/ppa.13555>
13. Pellán L., Dieye C.A.T., Durand N., Foutana A., Strub C., Schorr-Galindo S. Biocontrol agents: toolbox for the screening of weapons against mycotoxigenic *Fusarium* // *Fungi*. – 2021. – Vol. 7, № 6. – Art. 446. <https://doi.org/10.3390/jof7060446>

14. Gimeno A., Kägi A., Drakopoulos D., Bänziger I., Lehmann E., Forrer H. – R., Keller B., Vogelgsang S. From laboratory to the field: Biological control of *Fusarium graminearum* on infected maize crop residues // Journal of Applied Microbiology. – 2020. – Vol. 129, № 3. – Pp. 680-694. <https://doi.org/10.1111/jam.14634>
15. Hadj Brahim A., Ben Ali M., Daoud L., Jlidi M., Akremi I., Hmani H., Feto N.A., Ben Ali M. Biopriming of Durum wheat seeds with endophytic diazotrophic bacteria enhances tolerance to *Fusarium* head blight and salinity // Microorganisms. – 2022. – Vol. 10, № 5. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10050970>
16. Сидорова Т.М., Асатурова А.М., Аллахвердян В.В. Особенности антагонизма бактерий рода *Bacillus* по отношению к токсиногенным грибам *Fusarium* при защите растений от болезни и контаминации микотоксинами: Обзор // Юг России: экология, развитие. – 2021. – № 4. – С. 86-103. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2021-4-86-103>
17. Harirchi S., Sar T., Ramezani M., Aliyu H., Etemadifar Z., Nojoumi S.A., Yazdian F., Awasthi M.K., Taherzadeh M.J. Bacillales: From taxonomy to biotechnological and industrial perspectives. Microorganisms. – 2022. – Vol. 10, № 12. – Art. 2355. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10122355>
18. Dutilloy E., Oni F.E., Esmaeel Q., Clément C., Barka E.A. Plant beneficial bacteria as bioprotectants against Wheat and Barley diseases // Journal of Fungi. – 2022. – Vol. 8, № 6. <https://doi.org/10.3390/jof8060632>
19. Dimkić I., Janakiev T., Petrović M., Degrassi G., Fira D. Plant-associated *Bacillus* and *Pseudomonas* antimicrobial activities in plant disease suppression via biological control mechanisms – a review // Physiological and Molecular Plant Pathology. – 2022. – Vol. 117. – Art. 101754. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2021.101754>
20. Fujita S., Yokota K. Disease suppression by the cyclic lipopeptides iturin A and surfactin from *Bacillus* spp. Against *Fusarium* wilt of lettuce // J Gen Plant Pathol. – 2019. – Vol. 85. – Pp. 44-48. <https://doi.org/10.1007/s10327-018-0816-1>
21. Аллахвердян В.В., Сидорова Т.М., Асатурова А.М. Перспективные штаммы бактерий рода *Bacillus* в защите растений от возбудителей фузариоза и контаминации микотоксинами // Юг России: экология, развитие. – 2022. – Т. 17, № 2 (63). – С. 91-101. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2022-2-91-101>
22. Palazzini J.M., Dunlep C.A., Bowman M.J., Chuze S.N. *Bacillus velezensis* RC218 as biocontrol agent to reduce *Fusarium* head blight and deoxynivalenol accumulation: genome sequencing and secondary metabolite cluster profiles // Microbiological Research. – 2016. – Vol. 192. – Pp. 30-36. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2016.06.002>
23. Palazzini J.M. *Bacillus* species contributions to the management of mycotoxigenic *Fusarium* species in cereals // Eur. J. Plant Pathol. – 2023. – Vol. 167. – Pp. 539-550. <https://doi.org/10.1007/s10658-023-02736-6>
24. Sani A., Qin W. – Q., Li J. – Y., Liu Y. – F., Zhou L., Yang S. – Z., Mu B. – Z. Structural diversity and applications of lipopeptide biosurfactants as biocontrol agents against phytopathogens: a review // Microbiological Research. – 2024. – Vol. 278. – Art. 127518. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2023.127518>
25. Lee T., Park D., Kim K., Lim S.M., Yu N.H., Kim S., Kim H. – Y., Jung K.S., Jang J.Y., Park J. – C., Ham H., Lu S., Hong S.K., Kim J. – C. Characterization of *Bacillus amyloliquefaciens* DA 12 showing potent antifungal activity against mycotoxigenic *Fusarium* species // Plant Pathology Journal. – 2017. – Vol. 33, № 5. – Pp. 499-507. <https://doi.org/10.5423/PPJ>
26. Ley-López N., Herdia J.B., Martín-Hernández C.S., Gruz-Lachica I., Márquez-Zequera I., Medina-López R., García-Estrada R.S. Identification and quantification of lipopeptide homologues induced and produced by *Bacillus amyloliquefaciens* // Fermentation. – 2023. – Vol. 9, № 1. <https://doi.org/10.3390/fermentation9110944>

27. Li P., Su R., Yin R., Lai D., Wang M., Liu Y., Zhou L. Detoxification of Mycotoxins through Biotransformation // *Toxins*. – 2020. – Vol. 11. <https://doi.org/10.3390/toxins12020121>
28. Emam A.M., Dunlap C.A. Genomic and phenotypic characterization of *Bacillus velezensis* AMB-y1: a potential probiotic to control pathogens in aquaculture // *Antonie Van Leeuwenhoek*. – 2020. – Vol. 113, № 12. – Pp. 2041-2052. <https://doi.org/10.1007/s10482-020-01476-5>
29. Reyna M., Pia Macor E., Carolina Vilchez A., Laura Villasuso A. Response in barley roots during interaction with *Bacillus subtilis* and *Fusarium graminearum* // *Biological Control*. – 2023. – Vol. 179. – Art. 105128. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2022.105128>
30. Deepa N., Achar P.N., Sreenivasa M.Y. Current perspective of biocontrol agents for management of *Fusarium verticillioides* and its fumonisin in cereals – a review // *Fungi*. – 2021. – Vol. 7, № 9. – Pp. 776-783. <https://doi.org/10.3390/jof7090776>
31. Mulani R., Mehta K., Saraf M., Goswami D. Decoding the mojo of plant-growth-promoting microbiomes // *Physiological and Molecular Plant Pathology*. – 2021. – Vol. 115. – Art. 101687. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2021.101687>
32. Cantoro R., Palazzini J.M., Yerkovich N., Miralles D.J., Chulze S.N. *Bacillus velezensis* RC218 as a biocontrol agent against *Fusarium graminearum*: effect on penetration, growth and TRI5 expression in wheat spikes // *BioControl*. – 2021. – Vol. 66, № 2. – Pp. 259-270. <https://doi.org/10.1007/s10526-020-10062-7>
33. Xu W., Zhang L., Goodwin P.H., Xia M., Zhang J., Wang Q., Liang J., Sun R., Wu C., Yang L. Isolation, Identification, and complete genome assembly of an endophytic *Bacillus velezensis* YB-130, potential biocontrol agent against *Fusarium graminearum* // *Frontiers in Microbiology*. – 2020. – Vol. 11. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.598285>
34. Oso S., Walters M., Schlechter R.O., Remus-Emsermann M.N.P. Utilisation of hydrocarbons and production of surfactants by bacteria isolated from plant leaf surfaces // *FEMS Microbiol. Lett.* – 2019. – Vol. 366, № 6. – Art. fnz061. <https://doi.org/10.1093/femsle/fnz061>
35. Huang R., Feng Z., Chi X., Sun X., Lu Y., Zhang B., Lu R., Luo W., Wang Y., Miao J., Ge Y. Pyrrolnitrin is more essential than phenazines for *Pseudomonas chlororaphis* G05 in its suppression of *Fusarium graminearum* // *Microbiol. Res.* – 2018. – Vol. 215. – Pp. 55-64. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.06.008>
36. Flury P., Vesga P., Péchy-Tarr M., Aellen N., Dennert F., Hofer N., Kupferschmied K.P., Kupferschmied P., Metla Z., Ma Z., Siegfried S., Weert S., Bloemberg G., Höfte M., Keel C.J., Maurhofer M. Antimicrobial and insecticidal: Cyclic lipopeptides and hydrogen cyanide produced by plant-beneficial *Pseudomonas* Strains CHA0, CMR12a, and PCL1391 contribute to insect killing // *Front. Microbiol.* – 2017. – Vol. 100. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00100>
37. Simionato A.S., Navarro M.O.P., Jesus M.L.A., Barazetti A.R., Silva C.S., Simões G.C., Balbi-Peña M.I., Mello J.C.P., Panagio L.A., Almeida R.S.C., Andrade G., Oliveria A.G. The effect of phenazine-1-carboxylic acid on mycelial growth of *Botrytis cinerea* produced by *Pseudomonas aeruginosa* LV strain // *Front. microbial.* – 2017. – Vol. 8. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01102>
38. Montes-Osuna N., Gómez-Lama Cabanás C., Valverde-Corredor A., Roeland L., Berendsen R., Prieto P., Mercado-Blanco J. Assessing the Involvement of Selected Phenotypes of *Pseudomonas simiae* PICF7 in Olive Root Colonization and Biological Control of *Verticillium dahlia* // *Plants*. – 2021. – Vol. 10, № 2. <https://doi.org/10.3390/plants10020412>
39. Аллахвердян В.В., Сидорова Т.М., Темердашев А.З., Асатурова А.М., Томашевич Н.С. Изучение влияния бактерий рода *Pseudomonas* на рост и токсинопродукцию гриба *Fusarium graminearum* in vitro // *Юг России: экология, развитие*. – 2023. – № 18 (4). – С. 104-113. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2023-4-104-113>

40. Guennoc C.M., Rose C., Labbé J., Deveau A. Bacterial biofilm formation on the hyphae of ectomycorrhizal fungi: a widespread ability under controls? // FEMS Microbiol. Ecol. – 2018. – Vol. 94. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiy093>.
41. Oni F.E., Geudens N., Adiobo A., Omoboye O.O., Enow E.A., Onyeka J.T., Salami A.E., De Mot R., Martins J.C., Höfte M. Biosynthesis and Antimicrobial Activity of Pseudodesmin and Viscosinamide Cyclic Lipopeptides Produced by *Pseudomonads* Associated with the Cocoyam Rhizosphere // Microorganisms. – 2020. – Vol. 8, № 7. – Art. 1079. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8071079>
42. Sheng J., Qin X., Yang X., Liu Q., Ma Z. The biocontrol roles of cyclic lipopeptide putisolvin produced from *Pseudomonas capeferrum* HN2-3 on the *Phytophthora* blight disease in cucumbers // J Plant Dis Prot. – 2024. – Vol. 131. – Pp. 423-432. <https://doi.org/10.1007/s41348-024-00874-5>
43. Gotze S., Stallforth P. Structure, properties, and biological functions of nonribosomal lipopeptides from *Pseudomonads* // Nat. Prod. Rep. – 2020. – Vol. 37. – Pp. 29-54. <https://doi.org/10.1039/C9NP00022D>
44. Oni F.E., Geudens N., Onyeka J.T., Olorunleke O.F., Salami A.E., Omoboye O.O., Arias A.A., Adiobo A., DeNeve S., Ongena M., Martins J.C., Höfte M. Cyclic lipopeptide-producing *Pseudomonas koreensis* group strains dominate the cocoyam rhizosphere of a *Pythium* root rot suppressive soil contrasting with *P. putida* prominence in conducive soils // Environ. Microbiol. – 2020. – Vol. 22, Iss. 12. – Pp. 5137-5155. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.15127>
45. Sreedharan S.M., Rishi N., Singh R. Microbial lipopeptides: properties, mechanics and engineering for novel lipopeptides // Microbiol Res. – 2023. – Vol. 271. – Art. 127363. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2023.127363>
46. Muamgkaew P., De Roo V., Zhou L., Girard L., Cesa-Luna C., Höfte M., De Mot R., Madder A., Geudens N., Martins J.C. Stereomeric lipopeptides from a single non-ribosomal peptide synthetase as an additional source of structural and functional diversification in *Pseudomonas* lipopeptide biosynthesis // Int. J. Mol. Sci. – 2023. – Vol. 24, № 18. – Art. 14302. <https://doi.org/10.3390/ijms241814302>
47. Масленникова С.Н., Каракотов С.Д. Перспективный штамм *Pseudomonas asplenii* 11RW в качестве продуцента для создания биофунгицида // Агрохимический вестник. – 2021. – № 1. – С. 43-47. <https://doi.org/10.24412/1029-2551-2021-1-008>
48. Chanhnan V., Mazumdar S., Pandey A., Kanwar S.S. *Pseudomonas* lipopeptide: an excellent biomedical agent // Med. Com. Biomaterials and Application. – 2023. – Vol. 2, № 1. – Art. 2e27. <https://doi.org/10.1002/mba.2.27>
49. Железняков С.В., Калинина Т.В., Деева В.К., Лактионов Ю.В., Якоби Л.М. Изучение фосфатмобилизующей способности штаммов *Agrobacterium radiobacter* и *Pseudomonas chlororaphis* ПГ7 *in vitro* // Сельскохозяйственная биология. – 2022. – № 51 (1). – С. 158-170. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2022.1.158rus>
50. Yadav D.R., Adhikari M., Kim S.W., Kim H.S., Lee Y.S. Supression of *Fusarium* wilt by *Fusarium oxysporum* f.sp. *lactucae* and growth promotion on lettuce using bacterial isolates // J. Microbial. Biotechnol. – 2021. – Vol. 31, № 9. – Pp. 1241-1255. <https://doi.org/10.4014/jmb.2104.04026>
51. Badrakia J., Patel K.B., Dhandhukia P., Thakker J.N. Mycoparasitic *Pseudomonas* spp. against infection of *Fusarium chlamydosporum* pathogen in soyabean (*Glycine max*) plant // Archives of Phytopathology and Plant Protection. – 2021. – Vol. 54, № 19-20. – Pp. 2160-2170. <https://doi.org/10.1080/03235408.2021.1925433>
52. Collinge D.B., Funck Jense D., Rabiey M., Sarrocco S., Shaw M., Shaw R.H. Biological control of plant diseases – what has been achieved and what is the direction? // Plant Pathology. – 2022. – Vol. 71, № 5. – Pp. 1024-1047. <https://doi.org/10.1111/ppa.13555>
53. Фрумкин Б.Е. Общая сельскохозяйственная политика (март-май 2023) // Европейский союз: факты и комментарии. – 2023. – Вып. 112. – С. 39-44.

BACTERIAL AGENTS AS THE BASIS OF BIOFUNGICIDES EFFECTIVE AGAINST TOXIN-PRODUCING FUNGI OF THE GENUS *FUSARIUM* (REVIEW)

T.M. SIDOROVA, V.V. ALLAKHVERDYAN, A.M. ASATUROVA

(Federal Research Center of Biological Plant Protection)

*The review presents information on the biocontrol potential of antagonist bacteria of the genera *Bacillus*, *Pseudomonas* and *Streptomyces* against toxin-producing fungi *Fusarium*. The harmfulness of *Fusarium* fungi species complex is that it not only affects grain, reducing the content and quality of protein, its final weight, but also causes contamination with mycotoxins. The ability of fungi of the genus *Fusarium* to produce mycotoxins is an important factor in the pathogenicity of fungi. Information on the toxicity of deoxynivalenol and zearalenone for humans and animals is presented. Bacteria of the genera *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Streptomyces* spp. show antagonistic activity against fungi of the genus *Fusarium*. In agroecosystems, the most extensive research on bacterial agents for the control of phytopathogenic fungi has focused on antibiosis. The bacteria secrete lipopeptide antibiotics, phenazine derivatives, and other antifungal metabolites to directly inhibit *F. graminearum*. In addition, beneficial bacteria destroy fungal virulence factors, produce volatile antifungal compounds, and induce systemic plant resistance to phytopathogenic fungi. Biological control mechanisms (antibiosis, competition, hyperparasitism and induced resistance) can act simultaneously, resulting in disease control and therefore reduced mycotoxin contamination. This knowledge facilitates the targeted isolation of bacteria identified as microbiological agents for the biocontrol of phytopathogenic fungi. Understanding the molecular and biochemical basis of biocontrol will facilitate the development of more potent producers of effective biocontrol agents and a better understanding of the mechanisms of biocontrol activity.*

Keywords: antagonist bacteria, biocontrol, mycotoxins, antifungal metabolites, pathogenicity, *Bacillus*, *Pseudomonas*.

References

1. Legrand F., Picot A., Cobo-Díaz J.F., Chen W., Le Floch G. Challenges facing the management of *Fusarium* head blight of cereals caused by *F. graminearum*. *Biological Control*. 2017;113:26-38. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2017.06.011>
2. Dweba C.C., Filgan S., Shimelis H.A., Motang T.E. et al. *Fusarium* head blight of wheat pathogenesis and control strategies. *Crop Protection*. 2017;91:114-122. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2016.10.002>
3. Chen C., Turna N.S., Wu F. Risk assessment of dietary deoxynivalenol exposure in wheat products world wide: are new codex DON guidelines adequately protective. *Trends in Food Science & Technology*. 2019;89:11-25. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2019.05.002>
4. Rojas E.C., Jørgensen H.J.L., Jensen B., Collinge D.B. *Fusarium* diseases: biology and management perspectives. In: Oliver R.P. (ed.) *Integrated disease management of wheat and barley*. Cambridge, Great Britain: Burleigh Dodds Science Publ., 2019. <https://doi.org/10.19103/AS.2018.0039.02>
5. Ji F., He D., Olaniran A.O., Mokoena M.P., Xu J., Shi J. Occurrence, toxicity, production and detection of *Fusarium* mycotoxin: a review. *Food Prod Process and Nutr*. 2019;1(6). <https://doi.org/10.1186/s43014-019-0007-2>
6. Perochon A., Doohan F.M. Trichothecenes and Fumonisin: Key Players in *Fusarium* – Cereal Ecosystem Interactions. *Toxins*. 2024;16(2):90-97. <https://doi.org/10.3390/toxins16020090>

7. Habschied K., Krstanović V., Zdunić Z., Babić J. et al. Mycotoxins biocontrol methods for healthier crops and stored products. *J. Fungi (Basel)*. 2021;7(5):339-348. <https://doi.org/10.3390/jof7050348>
8. Pandit M.A., Kumar J., Gulati S., Bhandari N. et al. Major biological control strategies for plant pathogens. *Pathogens*. 2022;11(2):273. <https://doi.org/10.3390/pathogens11020273>
9. Pavlyushin V.A., Novikova I.I., Boikova I.V. Microbiological control in phytosanitary optimization technologies for agroecosystems: research and practice (review). *Agricultural Biology*. 2020;55(3):421-438. (In Russ.) <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2020.3.421rus>
10. Bonaterra A., Badosa E., Daranas N., Francés J. et al. Bacteria as Biological Control Agents of Plant Diseases. *Microorganisms*. 2022;10(9):1759. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10091759>
11. Chen Y., Wang J., Yang N., Wen Z. et al. Wheat microbiome bacteria can reduce virulence of plant pathogenic fungus by altering histone acetylation. *Nat Commun*. 2019;9:3429. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-05683-7>
12. Collinge D.B., Jensen D.F., Rabiey M., Sarrocco S. et al. Biological control of plant disease – What has been achieved and what is the direction? *Plant Pathology*. 2022;71:1024-1047. <https://doi.org/10.1111/ppa.13555>
13. Pellan L., Dieye C.A.T., Durand N., Foutana A. et al. Biocontrol agents: toolbox for the screening of weapons against mycotoxigenic *Fusarium*. *Fungi*. 2021;7(6):446. <https://doi.org/10.3390/jof7060446>
14. Gimeno A., Kägi A., Drakopoulos D., Bänziger I. et al. From laboratory to the field: Biological control of *Fusarium graminearum* on infected maize crop residues. *Journal of Applied Microbiology*. 2020;129(3):680-694. <https://doi.org/10.1111/jam.14634>
15. Hadj Brahim A., Ben Ali M., Daoud L., Jliidi M. et al. Biopriming of Durum wheat seeds with endophytic diazotrophic bacteria enhances tolerance to *Fusarium* head blight and salinity. *Microorganisms*. 2022;10(5). <https://doi.org/10.3390/microorganisms10050970>
16. Sidorova T.M., Asaturova A.M., Allakhverdyan V.V. Specific features of antagonism of *Bacillus* bacteria against toxinogenic *Fusarium* fungi in protecting plants against disease and contamination with mycotoxins (review). *South of Russia: Ecology, Development*. 2021;16:86-103. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2021-4-86-103>
17. Harirchi S., Sar T., Ramezani M., Aliyu H. et al. *Bacillales*: From taxonomy to biotechnological and industrial perspectives. *Microorganisms*. 2022;10(12):2355. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10122355>
18. Dutilloy E., Oni F.E., Esmaeel Q., Clément C., Barka E.A. Plant beneficial bacteria as bioprotectants against Wheat and Barley diseases. *Journal of Fungi*. 2022;8(6). <https://doi.org/10.3390/jof8060632>
19. Dimkić I., Janakiev T., Petrović M., Degrassi G., Fira D. Plant-associated *Bacillus* and *Pseudomonas* antimicrobial activities in plant disease suppression via biological control mechanisms – a review. *Physiological and Molecular Plant Pathology*. 2022;117:101754. <https://doi.org/10.1016/j.pmp.2021.101754>
20. Fujita S., Yokota K. Disease suppression by the cyclic lipopeptides iturin A and surfactin from *Bacillus* spp. Against *Fusarium* wilt of lettuce. *J Gen Plant Pathol*. 2019;85:44-48. <https://doi.org/10.1007/s10327-018-0816-1>
21. Allakhverdyan V.V., Sidorova T.M., Asaturova A.M. Promising bacteria strains of the genus *Bacillus* in plant protection against fusariosis and mycotoxin contamination. *South of Russia: Ecology, Development*. 2022;17(2(63)):91-101. (In Russ.) <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2022-2-91-101>

22. Palazzini J.M., Dunlep C.A., Bowman M.J., Chuze S.N. *Bacillus velezensis* RC218 as biocontrol agent to reduce *Fusarium* head blight and deoxynivalenol accumulation: genome sequencing and secondary metabolite cluster profiles. *Microbiological Research*. 2016;192;30-36. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2016.06.002>
23. Palazzini J.M. *Bacillus* species contributions to the management of mycotoxigenic *Fusarium* species in cereals. *Eur J Plant Pathol*. 2023;167:539-550. <https://doi.org/10.1007/s10658-023-02736-6>
24. Sani A., Qin W. – Q., Li J. – Y., Liu Y. – F. et al. Structural diversity and applications of lipopeptide biosurfactants as biocontrol agents against phytopathogens: a review. *Microbiological Research*. 2024;278:127518. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2023.127518>
25. Lee T., Park D., Kim K., Lim S.M. et al. Characterization of *Bacillus amyloliquefaciens* DA12 showing potent antifungal activity against mycotoxigenic *Fusarium* species. *Plant Pathology Journal*. 2017;33(5);499-507. <https://doi.org/10.5423/PPJ>
26. Ley-López N., Herdía J.B., Martín-Hernández C.S., Gruz-Lachica I. et al. Identification and quantification of lipopeptide homologues induced and produced by *Bacillus amyloliquefaciens*. *Fermentation*. 2023;9(1). <https://doi.org/10.3390/fermentation9110944>
27. Li P., Su R., Yin R., Lai D. et al. Detoxification of Mycotoxins through Biotransformation. *Toxins*. 2020;11. <https://doi.org/10.3390/toxins12020121>
28. Emam A.M., Dunlap C.A. Genomic and phenotypic characterization of *Bacillus velezensis* AMB-y1; A potential probiotic to control pathogens in aquaculture. *Antonie Van Leeuwenhoek*. 2020;113(12);2041-2052. <https://doi.org/10.1007/s10482-020-01476-5>
29. Reyna M., Pia Macor E., Carolina Vilchez A., Laura Villasuso A. Response in barley roots during interaction with *Bacillus subtilis* and *Fusarium graminearum*. *Biological Control*. 2023;179:105128. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2022.105128>
30. Deepa N., Achar P.N., Sreenivasa M.Y. Current perspective of biocontrol agents for management of *Fusarium verticillioides* and its fumonisin in cereals – a review. *Fungi*. 2021;7(9):776-783. <https://doi.org/10.3390/jof7090776>
31. Mulani R., Mehta K., Saraf M., Goswami D. Decoding the mojo of plant-growth-promoting microbiomes. *Physiological and Molecular Plant Pathology*. 2021;115:101687. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2021.101687>
32. Cantoro R., Palazzini J.M., Yerkovich N., Miralles D.J., Chulze S.N. *Bacillus velezensis* RC218 as a biocontrol agent against *Fusarium graminearum*: Effect on penetration, growth and TRI5 expression in wheat spikes. *BioControl*. 2021;66(2):259-270. <https://doi.org/10.1007/s10526-020-10062-7>
33. Xu W., Zhang L., Goodwin P.H., Xia M. et al. Isolation, Identification, and complete genome assembly of an endophytic *Bacillus velezensis* YB-130, potential biocontrol agent against *Fusarium graminearum*. *Frontiers in Microbiology*. 2020;11. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.598285>
34. Oso S., Walters M., Schlechter R.O., Remus-Emsermann M.N.P. Utilisation of hydrocarbons and production of surfactants by bacteria isolated from plant leaf surfaces. *FEMS Microbiology Letters*. 2019;366(6): fnz061. <https://doi.org/10.1093/femsle/fnz061>
35. Huang R., Feng Z., Chi X., Sun X. et al. Pyrrolnitrin is more essential than phenazines for *Pseudomonas chlororaphis* G05 in its suppression of *Fusarium graminearum*. *Microbiol. Res*. 2018;215:55-64. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.06.008>
36. Flury P., Vesga P., Péchy-Tarr M., Aellen N. et al. Antimicrobial and insecticidal: Cyclic lipopeptides and hydrogen cyanide produced by plant-beneficial *Pseudomonas* Strains CHA0, CMR12a, and PCL1391 contribute to insect killing. *Front. Microbiol*. 2017;100. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00100>
37. Simionato A.S., Navarro M.O.P., Jesus M.L.A., Barazetti A.R. et al. The effect of phenazine-1-carboxylic acid on mycelial growth of *Botrytis cineria*

- produced by *Pseudomonas aeruginosa* LV strain. *Front. Microbial.* 2017;8. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01102>
38. Montes-Osuna N., Gómez-Lama Cabanás C., Valverde-Corredor A. et al. Assessing the Involvement of Selected Phenotypes of *Pseudomonas simiae* PICF7 in Olive Root Colonization and Biological Control of *Verticillium dahlia*. *Plants.* 2021;10(2):412. <https://doi.org/10.3390/plants10020412>
39. Allakhverdyan V.V., Sidorova T.M., Temerdashev A.Z., Asaturova A.M., Tomashevich N.S. Study of the effect of bacteria of the genus *Pseudomonas* on the growth and toxin production of the fungus *Fusarium graminearum* in vitro. *South of Russia: Ecology, Development.* 2023;18(4):104-113. (In Russ.) <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2023-4-104-113>
40. Guennoc C.M., Rose C., Labbé J., Deveau A. Bacterial biofilm formation on the hyphae of ectomycorrhizal fungi: a widespread ability under controls? *FEMS Microbiology Ecology.* 2018;94: fiy093. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiy093>
41. Oni F.E., Geudens N., Adiobo A., Omoboye O.O. et al. Biosynthesis and Antimicrobial Activity of Pseudodesmin and Viscosinamide Cyclic Lipopeptides Produced by *Pseudomonads* Associated with the Cocoyam Rhizosphere. *Microorganisms.* 2020;8(7):1079. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8071079>
42. Sheng J., Qin X., Yang X., Liu Q., Ma Z. The biocontrol roles of cyclic lipopeptide putisolvin produced from *Pseudomonas capeferrum* HN2-3 on the *Phytophthora* blight disease in cucumbers. *J Plant Dis Prot.* 2024;131:423-432. <https://doi.org/10.1007/s41348-024-00874-5>
43. Gotze S., Stallforth P. Structure, properties, and biological functions of nonribosomal lipopeptides from *Pseudomonads*. *Nat. Prod. Rep.* 2020;37:29-54. <https://doi.org/10.1039/C9NP00022D>
44. Oni F.E., Geudens N., Onyeka J.T., Olorunleke O.F. et al. Cyclic lipopeptide-producing *Pseudomonas koreensis* group strains dominate the cocoyam rhizosphere of a *Pythium* root rot suppressive soil contrasting with *P. putida* prominence in conducive soils. *Environ. Microbiol.* 2020 <https://doi.org/10.1111/1462-2920.15127>
45. Sreedharan S.M., Rishi N., Singh R. Microbial lipopeptides: properties, mechanics and engineering for novel lipopeptides. *Microbiol Res.* 2023;271: 127363. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2023.127363>
46. Muamgkaew P., De Roo V., Zhou L., Girard L. et al. Stereomeric lipopeptides from a single non-ribosomal peptide synthetase as an additional source of structural and functional diversification in *Pseudomonas* lipopeptide biosynthesis. *Int. J. Mol. Sci.* 2023;24(18):14302. <https://doi.org/10.3390/ijms241814302>
47. Maslennikova S.N., Karakotov S.D. A promising strain *Pseudomonas asplenii* 11RW as a source for biofungicide development. *Agrochemical Herald.* 2021;1:43-47 (In Russ.) <https://doi.org/10.24412/1029-2551-2021-1-008>
48. Chanhon V., Mazumdar S., Pandey A., Kanwar S.S. *Pseudomonas* lipopeptide: an excellent biomedical agent. *Med. Com. Biomaterials and Application.* 2023;2(1):2e27. <https://doi.org/10.1002/mba.2.27>
49. Zheleznyakov S.V., Kalinina T.V., Deeva V.K., Laktionov Yu.V., Jakobi L.M. The study of *Agrobacterium radiobacter* 10 and *Pseudomonas fluorescens* pg7 phosphate-mobilizing abilities in vitro. *Agricultural Biology.* 2022;51(1):158-170. (In Russ.) <https://doi.org/10.15389/agrobiol.2022.1.158rus>
50. Yadav D.R., Adhikari M., Kim S.W., Kim H.S., Lee Y.S. Suppression of *Fusarium* wilt by *Fusarium oxysporum* f.sp. *lactucae* and growth promotion on lettuce using bacterial isolates. *J. Microbial. Biotechnol.* 2021;31(9):1241-1255. <https://doi.org/10.4014/jmb.2104.04026>

51. Badrakia J., Patel K.B., Dhandhukia P., Thakker J.N. Mycoparasitic *Pseudomonas* spp. against infection of *Fusarium chlamydosporum* pathogen in soyabean (*Glycine max*) plant. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*. 2021;54(19-20):2160-2170. <https://doi.org/10.1080/03235408.2021.1925433>

52. Collinge D.B., Funck Jense D., Rabiey M., Sarrocco S. et al. Biological control of plant diseases – what has been achieved and what is the direction? *Plant Pathology*. 2022;71(5):1024-1047. <https://doi.org/10.1111/ppa.13555>

53. Frumkin B.E. Common Agricultural Policy (March-May 2023). *Evropeyskiy soyuz: fakty i kommentarii*. 2023;112:39-44. (In Russ.) <https://doi.org/10.1521/eufacts220206470>

Сведения об авторах

Сидорова Татьяна Михайловна, канд. биол. наук, старший научный сотрудник лаборатории микробиологической защиты растений, ФГБНУ «Федеральный научный центр биологической защиты растений»; 350039, Российская Федерация, Краснодарский край, г. Краснодар, п/о 39; тел.: (928) 038–70–12; e-mail: 0166505@mail.ru

Аллахвердян Валерия Вазгеновна, аспирант, младший научный сотрудник лаборатории микробиологической защиты растений, ФГБНУ «Федеральный научный центр биологической защиты растений»; 350039, Российская Федерация, Краснодарский край, г. Краснодар, п/о 39; тел.: (964) 895–01–07; e-mail: lera_arm@mail.ru

Асатунова Анжела Михайловна, канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник лаборатории микробиологической защиты растений, ФГБНУ «Федеральный научный центр биологической защиты растений»; 350039, Российская Федерация, Краснодарский край, г. Краснодар, п/о 39; тел.: (918) 080–15–72; e-mail: biocontrol-vniibzr@yandex.ru

Information about the authors

Tatyana M. Sidorova, CSc (Bio), Senior Research Associate at the Laboratory of Microbiological Plant Protection, Federal Research Center of Biological Plant Protection (post office 39, Krasnodar, 350039, Russian Federation); phone: (928) 038–70–12; e-mail: 0166505@mail.ru

Valeria V. Allahverdyan, postgraduate student, Junior Research Associate at the Laboratory of Microbiological Plant Protection, Federal Research Center of Biological Plant Protection (post office 39, Krasnodar, 350039, Russian Federation); phone: (964) 895–01–07; e-mail: lera_arm@mail.ru

Angela M. Asaturova, CSc (Bio), Leading Research Associate at the Laboratory of Microbiological Plant Protection, Federal Research Center of Biological Plant Protection (post office 39, Krasnodar, 350039, Russian Federation); phone: (918) 080–15–72; e-mail: biocontrol-vniibzr@yandex.ru