

ВЛИЯНИЕ САЛИЦИЛАТА ХИТОЗАНА НА АНТАГОНИСТИЧЕСКУЮ АКТИВНОСТЬ *BACILLUS SUBTILIS* В ОТНОШЕНИИ ВОЗБУДИТЕЛЯ ТЕМНО-БУРОЙ ПЯТНИСТОСТИ *BIPOLARIS SOROKINIANA*

© 2025 г. **И. И. Новикова**, доктор биологических наук, **Э. В. Попова**,
И. Л. Краснобаева, **Н. М. Коваленко**, кандидаты биологических наук

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений
196608, Санкт-Петербург, Пушкин, ш. Подбельского, 3
E-mail: irina_novikova@inbox.ru

Исследования проводили с целью разработки способа усиления антагонистической активности штаммов *Bacillus subtilis* путем включения салицилата хитозана (СХ) в состав питательной среды при глубинном культивировании для повышения эффективности полифункциональных биопрепаратов на их основе. Оценивали влияние разных концентраций СХ (0,05 %; 0,1 %; 0,2 %; 0,5 %) на рост, развитие и антагонистическую активность исследуемых штаммов. Высокая антагонистическая активность изучаемых штаммов *B. subtilis* в отношении возбудителя темно-бурой пятнистости *Bipolaris sorokiniana* обеспечивала зону задержки роста гриба диаметром 41 мм и эффективное подавление прорастания конидий – до 52,0 %, по сравнению с контролем (87,1 %). Оптимальная концентрация СХ (0,05 и 0,1 %) для включения в среду повышает исходный уровень антагонистической активности на ~ 20 %, что подтверждает увеличение зоны задержки роста гриба с 41 мм до 45...47 мм с сохранением эффективности ингибирования конидий аскомицета (50,0 % и 45,0 %) соответственно. Повышение концентрации СХ в питательной среде до 0,2 % и 0,5 % привело к уменьшению диаметра зоны задержки роста гриба более чем в 2 раза до 17,5...17,7 мм. В этих вариантах штаммы *B. subtilis* практически не ингибировали прорастание конидий *B. sorokiniana*. По-видимому, такая ситуация связана с прямым отрицательным действием СХ в этих концентрациях на рост и развитие культур, что подтверждает уменьшение титров бактериальных клеток в 10 раз – до $2,2...3,3 \times 10^{10}$ КОЕ/мл, по сравнению с исходными $1,8...2,2 \times 10^{11}$ КОЕ/мл.

EFFECT OF CHITOSAN SALICYLATE ON THE ANTAGONISTIC ACTIVITY OF *BACILLUS SUBTILIS* AGAINST THE DARK BROWN SPOT *BIPOLARIS SOROKINIANA*

I. I. Novikova, E. V. Popova, I. L. Krasnobaeva, N. M. Kovalenko

All-Russian Research Institute of Plant Protection,
196608, Sankt-Peterburg, Pushkin, sh. Podbel'skogo, 3
E-mail: irina_novikova@inbox.ru

The aim of the study was to develop a method for enhancing the antagonistic activity of *B. subtilis* strains by including chitosan salicylate (CS) in the nutrient medium during submerged cultivation to improve the efficiency of multifunctional biopreparations based on them. In this regard, the effect of different concentrations of CS (0.05 %; 0.1 %; 0.2 %; 0.5 %) on the growth, development and antagonistic activity of the studied strains was assessed. High antagonistic activity of the studied *B. subtilis* strains against the causative agent of dark brown spot *Bipolaris sorokiniana* was shown, which provided a fungal growth inhibition zone with a diameter of 41 mm and effective suppression of conidia germination – up to 52.0 % compared to the control (87.1 %). The optimal concentration of CS (0.05 and 0.1 %) for inclusion in the medium was experimentally established, increasing the initial level of antagonistic activity by ~ 20 %, which was confirmed by an increase in the fungal growth inhibition zone from 41 mm to 45...47 mm while maintaining the efficiency of inhibiting ascomycete conidia (50.0 % and 45.0 %), respectively. Increasing the CS concentration in the nutrient medium to 0.2 % and 0.5 % led to a more than 2-fold decrease in the diameter of the fungal growth inhibition zone, which was 17.5...17.7 mm. In addition, in these experimental variants, the *B. subtilis* strains practically did not inhibit the germination of *B. sorokiniana* conidia. The decrease in the antagonistic activity of *B. subtilis* strains discovered during the studies when cultivated on a nutrient medium containing CS at a concentration of 0.2 % and 0.5 % is apparently caused by its direct negative effect at these concentrations on the growth and development of cultures, which is confirmed by a 10-fold decrease in bacterial cell titers – to $2.2...3.3 \times 10^{10}$ CFU/ml compared to the initial ones – $1.8...2.2 \times 10^{11}$ CFU/ml.

Ключевые слова: штаммы *Bacillus subtilis*, *Bipolaris sorokiniana*, салицилат хитозана, антагонистическая активность.

Keywords: *Bacillus subtilis*, *Bipolaris sorokiniana*, chitosan salicylate, antagonistic effect, fungistatic activity.

Микробиологические препараты занимают все более значимое место при разработке современных технологий фитосанитарной оптимизации агроэкосистем и производства экологически безопасной продукции. Сегодня широко используют биопрепараты на основе штаммов эндофитных бактерий рода *Bacillus*, обладающих широким спектром антагонистической активности в отношении фитопатогенных видов – возбудителей болезней растений. В ФГБНУ Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений (ФГБНУ ВИЗР) разработан ряд различных препаративных форм

полифункциональных биопрепаратов (Алирин-Б, Гамаир, Витаплан и др.) на основе штаммов бацилл этой группы. Эффективность таких биопрепаратов в отношении распространенности и развития вредоносных заболеваний основных сельскохозяйственных культур (корневые гнили, увядания, пятнистости разной этиологии, бактериозы и др.) достигает 60...90 %, что обеспечивает повышение продуктивности на 20...25 % и улучшает качество растениеводческой продукции [1, 2, 3].

Следует отметить, что действие биопрепаратов в значительной степени зависит от факторов окружающей

среды [2]. В этой связи весьма актуальным становится разработка способов повышения их эффективности и обеспечения стабильного защитного эффекта. Биологическая эффективность препаратов на основе штаммов микробов-антагонистов обусловлена сложными механизмами, включающими способность синтезировать соединения различных классов, обладающие биоцидной активностью, а также активизацию системной индуцированной устойчивости [4, 5, 6].

На сегодняшний день накоплены обширные сведения о способности бактерий повышать болезнеустойчивость культурных растений путем стимулирования их естественных защитных механизмов от различных биотических [5] и абиотических факторов [7, 8].

Способность штаммов бактерий активировать физиолого-биохимические процессы, которые участвуют в формировании неспецифической устойчивости растений, можно значительно повысить путем их сочетания с индукторами неспецифической устойчивости. В связи с этим для разработки биопрепаратов с улучшенными защитными свойствами особый интерес представляют комплексы штаммов бактерий с хитозаном или его производными [8, 9]. Высокий защитный эффект таких биопрепаратов обусловлен сочетанием антагонистических свойств штаммов микроорганизмов и способности хитозана совместно с биологически активными веществами активизировать механизмы естественной устойчивости растений к патогенам [2, 10].

В ФГБНУ ВИЗР разработан ряд препаративных форм на основе сочетания штаммов бактерий и активаторов болезнеустойчивости растений – хитозана и его производных. Примером может служить композиция штаммов *B. subtilis* ВКМ В-2604Д и *B. subtilis* ВКМ В-2605Д с хитозановым индуктором – 0,1 % салицилат хитозана (СХ), которая повышает устойчивость яровой мягкой пшеницы по отношению к возбудителям корневой гнили, мучнистой росы и бурой ржавчины в 2,0...2,5 раза [11].

Однако в процессе приготовления композиции существуют определенные трудности, связанные с ограниченной растворимостью хитозана, что может приводить к снижению ее биологической эффективности. Один из путей преодоления этой проблемы – включение хитозана в среду для культивирования штаммов бактерий-антагонистов.

Биологическую эффективность биопрепаратов определяют антагонистическая активность штамма-продуцента к фитопатогенным микроорганизмам [6, 12], которая, в свою очередь, зависит от состава питательной среды и условий культивирования [13]. В этой связи необходимо было оценить влияние СХ на рост, развитие и антагонистическую активность исследуемых штаммов *B. subtilis* при включении его в состав стандартной питательной среды для культивирования.

Цель исследований – разработка способа усиления антагонистической активности штаммов *B. subtilis* путем включения салицилата хитозана в состав питательной среды при глубинном культивировании для повышения эффективности полифункциональных биопрепаратов на их основе.

Методика. В качестве тест-объекта был взят гемибiotрофный гриб *B. sorokiniana* Shoem, вызывающий темно-бурую листовую пятнистость и обыкновенную корневую гниль зерновых культур – распространенные и вредоносные болезни во многих регионах возделывания. Ежегодные потери урожая от вызываемой *B. sorokiniana* корневой гнили оценивают в 15...20 % [14].

В экспериментах использовали штаммы *B. subtilis* ВКМ В-2604Д и *B. subtilis* ВКМ В-2605Д из «Государственной коллекции микроорганизмов, патогенных для растений и их вредителей» Центра коллективного пользования научным оборудованием «Инновационные технологии защиты растений».

Глубинное культивирование штаммов в соотношении 1:1 (титр жизнеспособных клеток 10^{10} КОЕ/мл) проводили на искусственной питательной среде в колбах объемом 750 мл с объемом среды 100 мл на лабораторном шейкере при 28 °С, 180 об/мин в течение 72 ч. Состав питательной среды: кукурузный экстракт (30 г/л), меласса (15 г/л), рН до стерилизации – 7,2. СХ добавляли в питательную среду в концентрациях 0,05, 0,1, 0,2 и 0,5 % до стерилизации. Его влияние на титр штаммов *B. subtilis* определяли стандартным методом десятичных серийных разведений. Контроль – вода.

Салицилат хитозана (мМ 60 кДа) получали из хитозана с молекулярной массой 150 кДа и степенью деацетилирования 85 % («Биопрогресс», РФ) методом окислительной деструкции [15]. На его основе синтезировали салицилат хитозана, содержащий 25 % ионно-связанных фрагментов салициловой кислоты (СК) [16]. Образование соли между хитозаном и СК было подтверждено наличием в ИК-спектре характеристических полос от карбоксилатной группы CO_2^{2-} – 1552,92 cm^{-1} и 1386,12 cm^{-1} . Широкая сильная полоса в области 3100...2600 cm^{-1} содержала валентные колебания от функциональных групп NH_3^+ и OH^- [17].

Влияние СХ в различных концентрациях на рост штаммов *B. subtilis* ВКМ В-2604Д и *B. subtilis* ВКМ В-2605Д определяли методом диффузии в агар (метод лунок). Поверхность агаризованной питательной среды в чашках Петри засеивали культурами бактерий сплошным газоном, используя суспензии клеток с титром 10^{10} КОЕ/мл, после чего в агаре вырезали лунки буром диаметром 10 мм, а затем вносили в них СХ в концентрациях 0,05, 0,1, 0,2 и 0,5 %. Ингибирующую активность СХ в отношении штаммов *B. subtilis* ВКМ В-2604Д и *B. subtilis* ВКМ В-2605Д определяли через 48 ч. культивирования штаммов при 27...28 °С по диаметру отсутствия роста тест-культур.

Антагонистическую активность штаммов *B. subtilis* ВКМ В-2604Д и *B. subtilis* ВКМ В-2605Д определяли по зоне задержки роста (ЗЗР) *B. sorokiniana* методом диффузии в агар. Уровень антагонистической активности считали слабым, если ЗЗР составляла 5...10 мм, средним – 10...20 мм, высоким – больше 20 мм. Зоны задержки роста осуществляли через 72 ч. культивирования при температурах, оптимальных для роста тест-культур бактерий (27...28 °С).

Влияние КЖ штаммов *B. subtilis* на прорастание конидий *B. sorokiniana* оценивали в капле (200 мкл). Для этого 0,1 мл раствора образца КЖ наносили на предметное стекло, добавляли 0,1 мл спор *B. sorokiniana* и выдерживали в темноте при 22 °С, во влажной камере в течение 24 и 48 ч. Прорастание конидий учитывали с использованием микроскопа Axio Imager A2 (Германия), просматривая не менее 100...200 конидий в варианте и в контроле (в воде). Частоту прорастания выражали в процентах от общего числа спор, просмотренных в контроле и опыте.

Все опыты проводили в 3-кратной повторности, контроль – вода. Математическую обработку данных осуществляли методом дисперсионного анализа в программах Statistica 6.0 («StatSoft, Inc.», США) и Excel 2016. При расчетах применяли методы параметрической статистики на основе средних значений (М) и стандарт-

ных ошибок средних ($\pm$ SEM), 95 % доверительных интервалов, наименьшей существенной разности НСР при $p < 0,05$ (НСР₀₅).

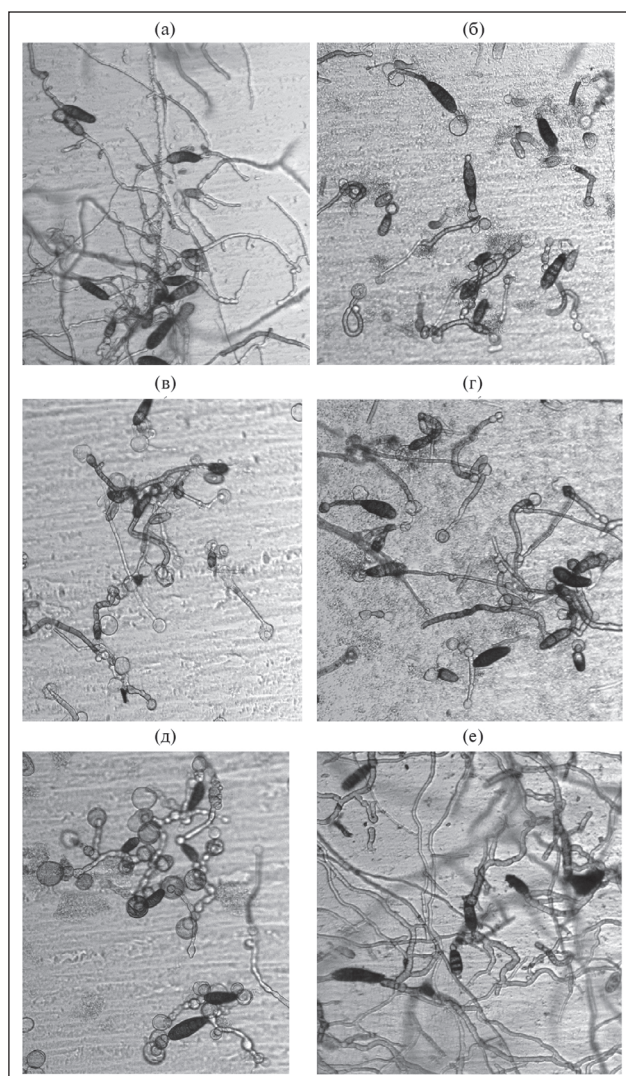
Результаты и обсуждение. При оценке влияния СХ на жизнеспособность штаммов *B. subtilis* ВКМ В-2604Д и ВКМ В-2605Д отмечено незначительное ингибирование роста культур под действием СХ в концентрации 0,2 и 0,5 %, диаметр зоны подавления роста составлял 12...13 мм. СХ в концентрации 0,05 и 0,1 % не оказывал отрицательного влияния на рост штаммов, зоны подавления роста отсутствовали.

Включение СХ в среду для культивирования штаммов *B. subtilis* ВКМ В-2604Д и ВКМ В-2605Д в концентрации 0,05 и 0,1 % не оказало отрицательного влияния на интенсивность развития штаммов и плотность бактериальных клеток, титр которых составлял $1,8...2,2 \times 10^{11}$ КОЕ/мл и соответствовал этой величине в варианте опыта без добавления в питательную среду СХ ($1,3 \times 10^{11}$ КОЕ/мл). Повышение концентрации СХ в питательной среде до 0,2 % и 0,5 % снизило титр жизнеспособных клеток штаммов практически в 10 раз до $2,2...3,3 \times 10^{10}$ КОЕ/мл (см. табл.).

Штаммы *B. subtilis* ВКМ В-2604Д и ВКМ В-2605Д обладали высокой антагонистической активностью в отношении *B. sorokiniana*. Зона задержки роста гриба превышала 40 мм. При включении в среду для глубокого культивирования штаммов СХ в концентрации 0,05 и 0,1 % антигрибная активность усиливалась, что подтверждает увеличение зоны отсутствия роста до 47,2 мм и 45,5 мм соответственно. Однако повышение концентрации СХ до 0,2 и 0,5 % снижало антагонистическую активность штаммов *B. subtilis* ВКМ В-2604Д и ВКМ В-2605Д. В результате диаметр зоны задержки роста гриба был в 2 раза меньше (17,5...17,7 мм), чем в варианте с исходными штаммами *B. subtilis* (41 мм).

Влияние включения салицилата хитозана в питательную среду для культивирования на жизнеспособность и антагонистическую активность штаммов *B. subtilis* ВКМ В-2604Д и ВКМ В-2605Д в отношении *B. sorokiniana*

Вариант	Титр жизнеспособных клеток (КОЕ/мл)	Диаметр зоны отсутствия роста <i>B. sorokiniana</i> , мм		Прорастание конидий <i>B. sorokiniana</i> , %	
		3-и сутки	24 ч.	48 ч.	
Контроль (вода)	-	0	87,1	100	
Культуральная жидкость <i>B. subtilis</i> ВКМ В-2604Д и ВКМ В-2605Д	$1,3 \times 10^{11}$	41,0 $\pm$ 1,8	52,0	84,0	
Культуральная жидкость <i>B. subtilis</i> ВКМ В-2604Д и ВКМ В-2605Д + 0,05 % СХ	$2,0 \times 10^{11}$	47,2 $\pm$ 1,3	50,0	67,0	
Культуральная жидкость <i>B. subtilis</i> ВКМ В-2604Д и ВКМ В-2605Д + 0,1 % СХ	$1,8 \times 10^{11}$	45,5 $\pm$ 2,2	45,0	73,3	
Культуральная жидкость <i>B. subtilis</i> ВКМ В-2604Д и ВКМ В-2605Д + 0,2 % СХ	$3,3 \times 10^{10}$	17,5 $\pm$ 1,5	72,7	90,0	
Культуральная жидкость <i>B. subtilis</i> ВКМ В-2604Д и ВКМ В-2605Д + 0,5 % СХ	$2,2 \times 10^{10}$	17,7 $\pm$ 1,8	81,8	94,0	
НСР ₀₅	-	4,2	-	-	



Влияние штаммов *B. subtilis* ВКМ В-2604Д и ВКМ В-2605Д на прорастание конидий *B. sorokiniana* через 48 ч. инкубации: а) контроль (вода); б) КЖ *B. subtilis* ВКМ В-2604Д и ВКМ В-2605Д; в) КЖ *B. subtilis* ВКМ В-2604Д и ВКМ В-2605Д + 0,05 % СХ; г) КЖ *B. subtilis* ВКМ В-2604Д и ВКМ В-2605Д + 0,1 % СХ; д) КЖ *B. subtilis* ВКМ В-2604Д и ВКМ В-2605Д + 0,2 % СХ; е) КЖ *B. subtilis* ВКМ В-2604Д и ВКМ В-2605Д + 0,5 % СХ.

Известно, что споры грибов – главный источник инфицирования растений, заражение которых начинается с прорастания конидий на поверхности листа. Рудиментарный аппрессорий *B. sorokiniana* формируется на поверхности листа, затем зародышевая трубка непосредственно проникает через кутикулу и эпидермальную клеточную стенку, после чего инфекционные гифы колонизируют меж- и внутриклеточную ткань листа [18]. Факторы, ускоряющие или замедляющие скорость прорастания спор, оказывают существенное влияние на процесс заражения растений. Поэтому важно было оценить действие исследуемых штаммов *B. subtilis* ВКМ В-2604Д и ВКМ В-2605Д на прорастание конидий *B. sorokiniana*.

В контрольном варианте количество проросших конидий через 24 ч. составляло 87,1 %, при этом наблюдали их гладкие нормальные структуры без какой-либо деформации. Прорастающие конидии образовывали ростковые трубки с дальнейшим образованием гиф

и грибного мицелия. Через 48 ч. гифы удлинялись, начинали ветвиться, образуя развитый мицелий. Все конидии (100 %) проросли (см. рисунок, а).

В присутствии штаммов *B. subtilis* ВКМ В-2604Д и ВКМ В-2605Д через 24 ч. проросших конидий было существенно меньше (52,0 %), чем в контроле (87,1 %). Споры аномально набухали перед прорастанием с последующим образованием сферопластов на концах ростовых гиф (см. рисунок, б).

Штаммы *B. subtilis* ВКМ В-2604Д и ВКМ В-2605Д, выращенные на питательной среде, содержащей СХ в концентрации 0,05 % и 0,1 %, в первые сутки также эффективно ингибировали прорастание конидий аскомицета. Количество проросших конидий в опыте составило 50,0 % и 45,0 % соответственно. Через 48 ч. величина этого показателя возрастала до 67,0 и 73,3 % соответственно (см. табл.). Визуально наблюдали деформацию мицелия, гифы утолщались, возникало множество вздутий и вакуолей (см. рисунок, в, г).

Увеличение концентрации СХ в питательной среде до 0,2 % и 0,5 % снижало способность штаммов *B. subtilis* ВКМ В-2604Д и ВКМ В-2605Д подавлять прорастание конидий *B. sorokiniana*. Так, число проросших конидий аскомицета в варианте опыта *B. subtilis* + 0,2 % СХ через сутки составляло 72,7 %, через 48 ч. – 90,0 % (см. табл.). Прорастание сопровождалось возникновением в гифах множества вздутий и вакуолей (см. рисунок, д). При этом в мицелии гриба образовывались более короткие и многочисленные узлы, что привело к удлинению зародышевой трубки и образованию ветвящегося мицелия.

Образец КЖ *B. subtilis* ВКМ В-2604Д и ВКМ В-2605Д + 0,5 % СХ практически не ингибировал прорастание конидий. Число проросших спор через 24 ч. в этом варианте опыта достигало 81,8 %, через 48 ч. – 95 % (см. рисунок, е).

Подавление прорастания конидий после 24 ч. действия штаммов *B. subtilis* ВКМ В-2604Д и ВКМ В-2605Д косвенно свидетельствует о том, что продуцируемые ими метаболиты оказывают фунгицидное влияние на *B. sorokiniana*. Аномалии при прорастании конидий, их деформация и набухание, образование вакуолей и сферопластов отмечали авторы, изучавшие влияние штаммов *B. subtilis* на споровые структуры *Fusarium graminearum* [19] и *Sclerotinia sclerotiorum* [20].

Известно, что хитозан и его производные обладают антибактериальной активностью, но механизм его действия в значительной мере зависит от многих факторов, в том числе от структуры, физико-химических характеристик, молекулярной массы, типа целевого микроорганизма и др. [21].

Антимикробная активность хитозана и его олигомеров, по-видимому, связана с их взаимодействием с клеточной стенкой и липидами цитоплазматической мембраны [22]. Например, установлено, что у вегетативных клеток *Bacillus cereus* под влиянием хитоолигосахаридов происходят локальные повреждения клеточной стенки, вызванные молекулами поликатиона [23, 24].

Аналогичные результаты получены Актугановым с соавторами (2018) в отношении штамма *B. subtilis* IB-54, антагонистическая активность и секреция антигрибных соединений которого повышались при включении хитозана в среду концентрации 0,025 % [25].

Согласно литературным данным, антигрибное действие видов *Bacillus* в значительной степени обусловлено продукцией различных липопептидов (LP). Результаты нескольких исследований свидетельствуют,

что геномы видов *Bacillus*, содержат биосинтетические гены, которые экспрессируют антигрибные LP, включая сурфактин, фенгигин, итурин, субтилозин и др. [26, 27]. Эти соединения состоят из пептидной цепи и липидного хвоста, что делает их амфифильными и способными взаимодействовать с клеточными мембранами. Что касается их механизма действия, установлено, что ингибирование прорастания спор фитопатогенных грибов обусловлено повреждением мембран при взаимодействии циклических липопептидов, фенгигина А, итурина А и сурфактина, синтезируемых *B. subtilis* с клеточной стенкой этих грибов. Изменяется их проницаемость, что приводит к высвобождению содержимого клетки и ее гибели [28].

По всей видимости, причина образования вздутий и сферопластов на концах гифов, наблюдаемое в наших опытах, – структурно-функциональные изменения в грибной цитоплазматической мембране.

Установлено [29], что высокая биологическая эффективность штаммов *B. subtilis* обусловлена синтезом метаболитных комплексов сложного состава, включающего пептидные и полиеновые антибиотики. Экспериментально выявленная высокая антагонистическая активность штаммов *B. subtilis* по отношению к *B. sorokiniana* обеспечивала зону задержки роста тест-культуры диаметром более 40 мм на 3-и сутки совместного культивирования, которая, по-видимому, определяется синтезом биоцидных веществ, подавляющих или замедляющих рост фитопатогена (см. табл.).

Выводы. Включение салицилата хитозана в концентрациях 0,2 % и 0,5 % оказало ингибирующее действие на рост штаммов *B. subtilis* ВКМ В-2604Д и ВКМ В-2605Д, при этом диаметр зоны подавления роста составлял 12...13 мм. При добавлении СХ в этой концентрации в среду при глубинном культивировании наряду с 10-кратным снижением титра бактериальных клеток с $1,8...2,2 \times 10^{11}$ КОЕ/мл (исходные штаммы) до $2,2...3,3 \times 10^{10}$ КОЕ/мл отмечали уменьшение антигрибной активности: задержка роста гриба в этих вариантах опыта не превышала 17,5...17,7 мм.

Салицилат хитозана в концентрациях 0,05 и 0,1 % не ингибировал рост бактерий (зоны подавления роста отсутствовали), а, напротив, усиливал антигрибную активность штаммов по отношению к *B. sorokiniana*, увеличивая зону задержки роста гриба до 45...47 мм.

В целом проведенные исследования обосновывают возможность использования СХ для повышения биологической активности штаммов *B. subtilis* путем включения в среду для культивирования в концентрации 0,05 % и 0,1 %. Это позволяет повысить исходный уровень антагонистической активности, что может быть использовано при разработке технологий производства полифункциональных биопрепаратов на их основе.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ.

Работа выполнена в рамках государственного задания на оказание государственных услуг 1021052806551-4-4.1.6. СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ.

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ.

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Литература.

1. Новикова И. И. Микробиологическая защиты растений – основа фитосанитарной оптимизации

- агроэкосистем // Защита и карантин растений. 2017. № 4. С. 3–6.
2. Павлюшин В. А., Новикова И. И., Бойкова И. В. Микробиологическая защита растений в технологиях фитосанитарной оптимизации агроэкосистем: теория и практика // Сельскохозяйственная биология. 2020. № 55. С. 421–438. doi: 10.15389/agrobiology.2020.3.421rus.
3. Перспективы применения бактерий–продуцентов липопептидов для защиты растений (обзор) / И. В. Максимов, Б. П. Сингх, Е. А. Черепанова и др. // Прикладная биохимия и микробиология. 2020. Т. 56. № 1. С. 19–34. doi: 10.31857/S0555109920010134.
4. Induced systemic resistance by beneficial microbes / C. Pieterse, C. Zamioudis, R. L. Berendsen, et al. // Annu. Rev. Phytopathol. 2014. No. 52. P. 347–375. doi: 10.1146/annurev-phyto-082712-102340.
5. И. В. Максимов, С. В. Веселова, Т. В. Нужная и др. Стимулирующие рост растений бактерии в регуляции устойчивости растений к стрессовым факторам // Физиология растений. 2015. Т. 62. № 6. С. 763–775. doi: 10.7868/s0015330315060111.
6. Сидорова Т. М., Асатурова А. М., Хомяк А. И. Биологически активные метаболиты *Bacillus subtilis* и их роль в контроле фитопатогенных микроорганизмов (обзор) // Сельскохозяйственная биология. 2018. Т. 53. № 1. С. 29–37. doi: 10.15389/agrobiology.2018.1.29rus.
7. Drought-tolerant *Bacillus megaterium* isolated from semi-arid conditions induces systemic tolerance of wheat under drought conditions / U. Rashid, H. Yasmin, M. Hassan, et al. // Plant. Cell. Rep. 2022. V. 41. P. 549–569. doi: 10.1007/s00299-020-02640-x.
8. Lipopeptides; powerful antifungal weapons produced by *Bacillus* species: a review / T. Mahmood, A. Moosa, W. Ahmad, et al. // Plant protection. 2023. Vol. 7. No. 3. P. 605–614. doi: 10.33804/pp.007.03.4725.
9. Стимулирование защитных механизмов *Solanum tuberosum* бактериями *Bacillus subtilis* и хитоолигосахаридами при инфицировании *Phytophthora infestans* / Л. Г. Яруллина, Г. Ф. Бурханова, В. О. Цветков и др. // Прикладная биохимия и микробиология. 2022. Т. 58. № 2. С. 185–194. doi: 10.31857/S0555109922020179.
10. Перспективы повышения биологической активности биопрепаратов на основе бактерий рода *Bacillus* и нанокмпозитов хитозана (обзор) / Л. Г. Яруллина, Ж. Н. Калацкая, Е. А. Черепанова и др. // Прикладная биохимия и микробиология. 2023. Т. 59. № 5. С. 427–439. doi: 10.31857/s0555109923050185.
11. Оценка эффективности совместного применения хитозана и микробов-антагонистов в защите яровой мягкой пшеницы от болезней с использованием спектрометрического анализа / Л. Е. Колесников, И. И. Новикова, В. Г. Сурин и др. // Прикладная биохимия и микробиология. 2018. Т. 54. № 5. С. 546–552. doi: 10.1134/S0555109918050082.
12. Новикова И. И. Биологическое разнообразие микроорганизмов – основа для создания новых полифункциональных биопрепаратов для фитосанитарной оптимизации агроэкосистем // Вестник защиты растений. 2016. Т. 83. № 3. С. 120–122.
13. Microbial metabolomics: essential definitions and the importance of cultivation conditions for utilizing *Bacillus* species as bionematicides / I. Horak, G. Engelbrecht, P. J. Jansen van Rensburg, et al. // J. Appl. Microbiol. 2019. Vol. 127. No. 2. P. 326–343. doi: 10.1111/jam.14218.
14. Фитосанитарный мониторинг болезней пшеницы в Северо-западном регионе в 2015 г. / Е. И. Гуляева, Е. Л. Шайдаюк, Н. П. Шупилова и др. // Защита и карантин растений. 2016. № 4. С. 29–31.
15. Synthesis and biological activity of metal chitosan complexes / P. S. Vlasov, A. A. Kiselev, N. S. Domnina, et al. // Russ J Appl Chem. 2009. No. 82. P. 1675–1681. doi: 10.1134/s1070427209090298.
16. Инновационные гибридные иммуномодуляторы растений на основе хитозана и биоактивных антиоксидантов и прооксидантов / Э. В. Попова, Н. С. Домнина, С. В. Сокоорнова и др. // Сельскохозяйственная биология. 2021. Т. 56. № 1. С. 158–170. doi: 10.15389/agrobiology.2021.1.158rus.
17. Феодосеева Е. Н., Феодосеев В. Б. Взаимодействие хитозана и бензойной кислоты в растворах и пленках // Высокомолекулярное соединение. 2011. Т. 53. № 11. С. 1900–1907.
18. Kumar J., Ramesh C. Progress of researches done to understand host-pathogen relationship for spot blotch pathogen of wheat // J. Wheat Res. 2011. Vol. 3. No. 1. URL: https://www.academia.edu/49063571/Progress_of_researches_done_to_understand_host_pathogen_relationship_for_spot_blotch_pathogen_of_wheat (дата обращения: 21.01.2025).
19. Antifungal potential of lipopeptides produced by the *Bacillus siamensis* Sh420 strain against *Fusarium graminearum* / H. Sarfaraz, T. Bowen, A. Maratab, et al. // ASM J. Microbiology Spectrum. 2024. Vol. 12. No. 4. URL: <https://journals.asm.org/doi/10.1128/spectrum.04008-23> (дата обращения: 21.01.2025). doi: 10.1128/spectrum.04008-23.
20. Marker assisted detection and LC–MS analysis of antimicrobial compounds in different *Bacillus* strains and their antifungal effect on *Sclerotinia sclerotiorum* / A. Farzand, A. Moosa, M. Zubair, et al. // Biological Control. 2019. No. 133. P. 91–102.
21. Хитин/Хитозан и его производные: фундаментальные и прикладные аспекты / В. П. Варламов, А. В. Ильина, Б. Ц. Шагдарова и др. // Успехи биологической химии. 2020. Т. 60. С. 317–368.
22. Antimicrobial effect of chitosan and nano-chitosan against some pathogens and spoilage microorganisms / W. M. Abdeltwab, Y. F. Abdelalim, W. A. Metry, et al. // J. of Advanced Laboratory Research in Biology. 2019. Vol. 10. P. 8–15.
23. Study of the antibacterial effects of chitosans on *Bacillus cereus* (and its spores) by atomic force microscopy imaging and nanoindentation / J. C. Fernandes, P. Eaton, A. M. Gomes, et al. // Ultramicroscopy. 2009. Vol. 109. No. 8. P. 854–860.
24. Ингибирующее действие низкомолекулярного хитозана на рост бактерий с различными тинкториальными свойствами / В. П. Коробов, Б. Ц. Шагдарова, В. П. Варламов и др. // Микробиология. 2023. Т. 92. № 2. С. 197–203. doi: 10.31857/S0026365622600754.
25. Г. Э. Актуганов, В. Р. Сафина, Н. Ф. Галимзянова и др. Устойчивость к хитозану бактерий и микромицетов, различающихся по способности к продукции беклеточных хитиназ и хитозаназ // Микробиология. 2018. Т. 87. № 5. С. 599–609. doi: 10.1134/S0026365618050026.
26. Biocontrol potential of lipopeptides produced by the novel *Bacillus subtilis* strain Y17B against postharvest *Alternaria* fruit rot of cherry / T. Ahmad, F. Xing, C. Nie, et al. // Front Microbiol. 2023. No. 14. URL: <https://www.frontiersin.org/journals/microbiology/articles/10.3389/fmicb.2023.1150217/full> (дата обращения: 21.01.2025). doi: 10.3389/fmicb.2023.1150217.
27. S-Y. Wang, D. D. Herrera-Balandrano, Y-X. Wang, et al. Biocontrol ability of the *Bacillus amyloliquefaciens*

- group, *B. amyloliquefaciens*, *B. velezensis*, *B. nakamurai* and *B. siamensis*, for the management of fungal post-harvest diseases: a review // *J Agric Food Chem*. 2022. No. 70. P. 6591–6616.
28. Interaction of antimicrobial cyclic lipopeptides from *Bacillus subtilis* influences their effect on spore germination and membrane permeability in fungal plant pathogens / L. I. Hagberg, L. Novitsky, H. Hadj-Moussa, et al. // *Fungal Biology*. 2014. Vol. 118. No. 11. P. 855–886.
29. Novikova I. I., Shenin Y. D. Isolation, identification, and antifungal activity of a gamair complex formed by *Bacillus subtilis* M-22, a producer of a biopreparation for plant protection from mycoses and bacterioses // *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2011. Vol. 47. No. 9. P. 817–826. doi: 10.1134/S0003683811090031.

Поступила в редакцию 11.11.2024

После доработки 16.12.2024

Принята к публикации 24.01.2025