

УДК 571.27:632.4:632.938:633.11

ПЕРСПЕКТИВЫ ПОВЫШЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ БИОПРЕПАРАТОВ НА ОСНОВЕ БАКТЕРИЙ РОДА *Bacillus* И НАНОКОМПОЗИТОВ ХИТОЗАНА (ОБЗОР)¹

© 2023 г. Л. Г. Яруллина^{1, 3, *}, Ж. Н. Калацкая², Е. А. Черепанова¹, Н. А. Еловская²,
В. О. Цветков³, И. А. Овчинников², Г. Ф. Бурханова¹, Е. И. Рыбинская², А. В. Сорокань¹,
К. М. Герасимович², Е. А. Заикина¹, В. В. Николайчук⁴, К. С. Гилевская⁴, И. С. Марданшин⁵

¹ Институт биохимии и генетики — обособленное структурное подразделение
Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Уфа, 450054 Россия

² Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича НАН Беларуси, Минск, 220072 Беларусь

³ Уфимский университет науки и технологий, Уфа, 450076 Россия

⁴ Институт химии новых материалов НАН Беларуси, Минск, 220072 Беларусь

⁵ Башкирский научно-исследовательский институт сельского хозяйства — обособленное
структурное подразделение УФИЦ РАН, Уфа, 450054 Россия

*e-mail: yarullina@bk.ru

Поступила в редакцию 10.04.2023 г.

После доработки 27.04.2023 г.

Принята к публикации 28.04.2023 г.

В обзоре рассмотрены свойства эндофитных бактерий рода *Bacillus* как объектов биоконтроля, перспективы расширения спектра их защитного действия на основе комплексов с производными хитозана. Описаны механизмы прямого и опосредованного воздействия бактерий на защитный потенциал растений, проанализирована роль про-/антиоксидантной системы в формировании системных защитных реакций. Проанализированы иммуностимулирующие свойства производных хитозана и его модификаций с органическими молекулами и наночастицами металлов. Показана перспективность использования комплексов бактерий *Bacillus* spp. с нано- и субмикронными частицами производных хитозана для расширения спектра защитного действия новых биофунгицидов и иммуностимуляторов на их основе.

Ключевые слова: бактерии рода *Bacillus*, хитозан, наноконпозиты, фитопатогены, про-/антиоксидантная система, экспрессия генов, PR-белки

DOI: 10.31857/S0555109923050185, **EDN:** PJLKDD

В настоящее время первостепенной задачей растениеводства является использование эффективных и безопасных для окружающей среды и человека средств защиты растений, применение которых будет основано на поддержании устойчивости существующих в агроэкосистемах экологических связей [1]. В процессе коэволюции микроорганизмов и растений, насчитывающей, по данным работы [2], более 450 млн лет, сформировалась система, в которой растение представляет собой комплекс экологических ниш, которые могут быть заняты патогенными или мутуалистическими микроорганизмами [1, 3]. Баланс между этими составляющими микробиома, который во многом определяется природой микроорганизмов, видовыми особенностями растения и усло-

виями окружающей среды, является одним из важнейших факторов формирования фенотипа растений [3, 4]. Именно проблема комплексной длительной устойчивости сельскохозяйственных растений к стрессовым факторам биотической и абиотической природы стоит на повестке дня. Растущий спрос на производство органической продукции и законодательное ужесточение требований к пестицидам [<https://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/?uri=CELEX%3A02009R1107-20221121>] приводят к необходимости поиска экологически безопасных путей повышения устойчивости растений к неблагоприятным климатическим изменениям, защиты от патогенов и достижения запланированной продуктивности. Актуальным становится поиск средств повышения продуктивности и устойчивости сельскохозяйственных растений, не связанных с их генетической трансформацией, с опорой на резервные возмож-

¹ Список сокращений: SAR — Systemic acquired resistance, ISR — Induced systemic resistance.

ности, заложенные в самом растительном организме, в том числе, на способность формировать мутуалистические отношения с “полезными” микроорганизмами [1, 4].

В связи с этим наиболее перспективными являются микробиологические подходы и приемы, которые основаны на использовании потенциала растений и микроорганизмов из группы стимулирующих рост растений бактерий (Plant Growth Promoting Bacteria, **PGPB**). Первоначально используемый термин Plant Growth Promoting Rhizobacteria (**PGPR**) не отражает всего многообразия связей растений и микроорганизмов. Особый интерес среди **PGPB** вызывают бактериальные эндофиты, представленные, например факультативными мутуалистами из рода *Bacillus*, не образующими специфических анатомических структур внутри растений [4, 5]. Широко используются биопестициды на основе бактерий рода *Bacillus*, подавляющие развитие патогенов, а также стимулирующие рост растений и их устойчивость к неблагоприятным факторам окружающей среды [6]. К недостаткам биопестицидов можно отнести сравнительно низкую скорость уничтожения патогенов и высокую чувствительность к неблагоприятным факторам окружающей среды. Так, продуцируемые *Bacillus thuringiensis* Cry-белки чувствительны к ряду факторов окружающей среды, таких как солнечный свет, осадки, роса, pH почвы и температура [7]. В этой связи весьма актуальным становится разработка способов повышения эффективности микробиологических препаратов для защиты продовольственных культур от комплекса биотических и абиотических факторов среды, что может быть достигнуто созданием микробных консорциумов штаммов с различными активностями [8, 9], а также препаратов, в которых штамм бактерий дополнен биологически активными веществами [10, 11]. Обзор посвящен рассмотрению современных данных о возможностях совместного использования **PGPB** и одного из наиболее известных класса индукторов фитоиммунитета — производных азотсодержащих полисахаридов из остатков N-ацетилглюкозамина, к которым относятся олигомеры хитина и хитозана [12, 13].

Важно, что химическая модификация хитозана позволяет получать производные с повышенной растворимостью, антимикробными свойствами, ростостимулирующей и антиоксидантной активностью [14, 15]. Поиск путей повышения эффективности микробиологических препаратов для защиты продовольственных культур от фитопатогенов с комплексной (фунгистатической, вирулицидной, иммунизирующей, ростостимулирующей) активностью в агробиосистемах становится с каждым годом все актуальнее. Для решения данной задачи необходимы новые сведения о механизмах формирования защитных реакций в рас-

тениях комплексом **PGPB** с модифицированным хитозаном.

Биологическая активность эндофитных бактерий *Bacillus* spp. Бактерии рода *Bacillus*, в особенности, *B. subtilis* и *B. thuringiensis*, составляют более 75% всего рынка биопестицидов [1, 16]. В настоящее время в списке Министерства сельского хозяйства России зарегистрирован ряд биофунгицидных препаратов на основе *B. subtilis* для защиты растений — фитоспорин-М, алирин-Б, бактофит, гамаир, витаплан, бисолбисан, елена, бинорам, ризоплан, экстрасол и др.) и 3 инсектицида на основе *B. thuringiensis* (битоксибациллин, лепидобактоцид, лепидоцид) [17]. Из зарубежных биопрепаратов следует отметить штамм *Bacillus amyloliquefaciens* (subtilis) FZB-24 — действующее начало ряда биопрепаратов RhizoPlus (“AbiTer GmbH”, ФРГ) и Taegro (“Novozyme”, Дания) [18], *B. amyloliquefaciens* IN937a — биопрепарата BioYield® (“Gustafson”, США), *B. pumilus* INR7 — биопрепарата Yield Shield (“Gustafson”, США) [16]. Они характеризуются мощным биосинтетическим потенциалом в соединении с высокой экологической пластичностью, а также технологичностью в применении [17, 19–23] и сравнительной простотой культивирования на различных средах [19, 23].

В настоящее время накоплен огромный пласт данных о различных механизмах, благодаря которым **PGPB** оказывают благотворное действие на растение-хозяина.

1. Прямой антибиотический эффект против фитопатогенов и вредителей (в классическом понимании агентов биологической защиты) [18, 24–27].
2. Опосредованная биосинтезом фитогормонов и эффекторов способность стимулировать защитные механизмы растений [28–30].
3. Повышение устойчивости растений к абиотическим стресс-факторам [17, 31–35].
4. Способность напрямую стимулировать рост и развитие растений путем продукции фитогормонов и других метаболитов [31, 36, 37].

Таким образом, действие **PGPB** на растительный организм многомерно и требует рассмотрения отдельных механизмов, обеспечивающих пластичность в системе “**PGPB**–растение-хозяин”.

Механизмы прямого биоцидного действия **PGPB.** Представители рода *Bacillus* относятся к активным продуцентам антибиотиков. Основная фракция антибиотиков, подавляющая фитопатогены, — нерибосомально синтезируемые пептидные производные. В основном это липопептиды (сурфактин, итурин, фенгицин), цианистый водород, гидролазы, субтилин, субтилозин, субланцин, хлоротетраин, микобациллин, ризатацин, бациллин, диффицидин [38]. Сурфактин — один из наиболее активных биосурфактантов. Он характеризуется главным образом антибактериальны-

ми и противовирусными свойствами, а итурин и фенгизин — антигрибными [39].

Обнаружено, что бактерии рода *Bacillus* выделяют в культуральную среду хитиназы и глюканазы, гидролизующие хитин и глюканы, которые являются важными компонентами клеточной стенки микроорганизмов [40, 41]. По последним данным, *Bacillus aryabhattai* продуцирует хитиназу с двумя N-концевыми LysM-доменами, позволяющими эффективно разрушать кристаллический хитин и подавлять развитие вредоносного патогена *Fusarium oxysporum* [42].

Показано, что использование биопрепаратов на основе эндофитных микроорганизмов, продуцирующих РНКазы, является перспективным методом защиты растений от РНК-содержащих вирусов [43, 44]. Инсектицидный эффект бактерий рода *Bacillus* против насекомых-переносчиков вирусов так же имеет опосредованный защитный эффект против вирусов [45].

PGPB как индукторы защитных реакций растений против патогенов и вредителей. На сегодняшний день общепринятым является представление о ведущей роли салициловой (СК) и жасмоновой (ЖК) кислот в реализации механизмов системной устойчивости растений в ответ на стрессы [37, 46–49]. Системную устойчивость растений можно разделить на индуцированную системную устойчивость (Induced systemic resistance, **ISR**) и системную приобретенную устойчивость (Systemic acquired resistance, **SAR**), индуцируемую непатогенными и патогенными микроорганизмами соответственно [50]. Колонизация полезными микробами вызывает физиологическое состояние системы растение-хозяин, называемое праймингом. “Праймированный” статус растения позволяет реализовать более сильные и быстрые защитные реакции против последующей инвазии патогенов, что проявляется как общий признак системной устойчивости, индуцируемой полезными микроорганизмами [51]. **SAR**, впервые обнаруженная в 1961 году при исследовании устойчивости табака к вирусу табачной мозаики (**BTM**), опосредуется СК [52], а обработка растений *PGPB* способствует развитию **ISR**, опосредованной действием ЖК, маркером развития которой является индукция экспрессии защитного белка PR-6 [26]. Считается, что развитие **SAR** происходит при узнавании растением биотрофного патогена или его элиситоров, приводящей к синтезу салицилат-зависимых PR-белков [53, 54], в том числе, экспрессии маркерного для **SAR** гена PR-1 белка [55]. **ISR**, по видимому, наиболее эффективна против некротрофных патогенов, среди которых возбудители альтернариоза [56, 57] и корневых гнилей [58].

Синтез ингибиторов гидролаз в тканях является частью процессов, более характерных для **ISR**,

развивающихся в ответ на стрессовые факторы биотического и абиотического характера [59–63]. Однако показано, что формирование устойчивости пшеницы к патогенам, например, грибу *Stagonospora nodorum*, под воздействием бактерий рода *Bacillus* может развиваться и через салицилатный сигналинг по типу **SAR** [64]. *Pseudomonas aeruginosa* 7NSK2 индуцирует **ISR** с более высоким накоплением СК и активностью ферментов ее биосинтеза [65]. Предварительная обработка непатогенным штаммом *B. cereus* AR156 запускала экспрессию генов PR1 и PDF1.2 в *Arabidopsis thaliana*, что указывало на синергизм СК- и ЖК-зависимых реакций у растения [48].

Как известно, общим в развитии **ISR** и **SAR** является раннее и быстрое накопление активных форм кислорода (АФК) [66, 67]. Вероятно, способствуя генерации АФК, бактерии рода *Bacillus* индуцируют передачу сигналов, запускающих работу других защитных механизмов.

Механизм защитного действия биопрепаратов на основе *PGPB* связывают с транзистентным усилением продукции АФК при контакте с непатогенным микроорганизмом [68] и опосредованным участием такого слабого окислительного взрыва в праймировании экспрессии генов PR-белков [69]. Изменение концентрации АФК, о которой в экспериментальных условиях обычно судят по содержанию наиболее стабильного соединения — H_2O_2 , в растительных тканях при патогенезе может происходить в результате многих метаболических процессов, но в большей степени это происходит в результате изменения активности оксидоредуктаз [70]. Соответственно, развитие окислительного взрыва требует ингибирования активности антиоксидантных ферментов (СОД, каталаза и другие), и активации про-оксидантных ферментов (НАДФ-Н оксидазы, пероксидазы). Многие патогены продуцируют эффекторы, которые препятствуют аккумуляции АФК в растении-хозяине, например, продуцируя каталазу, как возбудитель мучнистой росы *Ralstonia solanacearum* [71] и возбудитель септориоза *Stagonospora nodorum* [72].

Одним из важных ферментов, вовлеченных в утилизацию АФК, является супероксиддисмутаза (СОД) [73]. Ферментом, вовлеченным как в систему генерации, так и утилизации H_2O_2 , является пероксидаза [74]. Обширное мультигенное семейство классических пероксидаз растений класса III, включенные в белки семейства PR-9, участвует в упрочении клеточных стенок за счет окислительных реакций между белками и фенолами, катализируют процессы отложения лигнина на клеточных стенках, что также повышает их устойчивость к действию гидролаз патогенов. О’Брайен с соавт. [75] было показано, что недостаточная экспрессия генов пероксидазы PRX33 и PRX34 арабидопсиса приводила к снижению транскрипционной

активности генов, кодирующих транскрипционные факторы MYB51, CYP79B2, и CYP81F2, относящиеся к ЖК-зависимому пути. Однако, как предполагается некоторыми учеными, именно чувствительность к СК является своеобразным “маркером” пероксидаз, участвующих в защитных реакциях растений против патогенов [76].

Важнейшим антиоксидантным ферментом являются каталазы [77, 78]. В проростках пшеницы перекись водорода, в зависимости от концентрации, ингибировала [79] или стимулировала [80] активность каталазы. Способностью к ингибированию каталазы обладает и салициловая кислота [81], что является одним из способов усиления реакции сверхчувствительности (СВЧ) [82, 83]. Ингибирование фермента под действием СК может приводить в дальнейшем к активации экспрессии гена каталазы и усилению синтеза фермента [84]. Таким образом, важную роль в модификации активности каталазы играют сигнальные и гормональные соединения. Показано, что АФК могут взаимодействовать с другими вторичными мессенджерами, такими как активные формы азота и Ca^{2+} , которые участвуют в развитии растений, метаболических процессах, стрессовых реакциях и закрытии устьиц [85].

Имеются сведения о липопептидах бактерий, преимущественно продуцируемых представителями рода *Bacillus*, имеющих фитоиммунотулирующую активность [45], например, на пшенице против возбудителя септориоза и злаковой тли [86].

Важно также, что бактерии рода *Bacillus* способны стимулировать иммунные реакции растений против вирусов. Так, бактерии *B. subtilis* BEB-DN, изолированные из ризосферы томатов, запускали СИУ против вирусов, переносимых белокрылкой *Bemisia tabaci*. При этом также индуцировался ЖК-зависимый сигнальный путь, включающий механизмы защиты растений от белокрылки, связанные с биосинтезом ингибиторов протеиназ, фенолпропаноидных и терпеноидных соединений [87].

Бактерии рода *Bacillus* индуцировали развитие системной устойчивости в растениях к ВТМ, ингибируя синтез капсидных белков и усиливая экспрессию генов Coi1 и NPR1, кодирующих белки ЖК- и СК-зависимых белков (PR-1a и PR-1b) и клеточно-стеночных экспансинов NtEXP2 и NtEXP6 [88]. Штамм бактерий *Rhodopseudomonas palustris* GJ-22 уменьшал степень поражения табака ВТМ и вирусом картофеля Y, увеличивая активность транскрипции генов защитных генов PR-1, PR-5, PR-3 и PR-6 [89]. В то же время, обработка томата штаммом *B. amyloliquefaciens* MBI600 индуцировала повышение устойчивости растений к ВБТ и YBK, что коррелировало с усилением

экспрессии генов, регулируемых через салицилатный сигнальный путь [90].

Повышение устойчивости растений к абиотическим факторам среды под действием PGPB. Абиотические факторы среды, воздействующие на растения, можно подразделить на вызывающие осмотический (засуха, засоление), тепловой и токсический стресс [91]. Чтобы справиться с осмотическими стрессами у растений-хозяев, необходимо создать различные механизмы регуляции для контроля их питательных веществ, а также эффективности использования воды, транспирации и активации антиоксидантов для устранения перепроизводства АФК из-за абиотического стресса.

Два основных механизма противодействия абиотическому стрессу, поддержание эффективности использования воды и баланса АФК [18], могут поддерживаться за счет микробиома корневой системы, вовлеченного в производство экзополисахаридов, глюканов, белков, жирных кислот [92].

Механизмом устойчивости ризосферных микробов к высокому содержанию соли является минимизация поглощения соли за счет регуляции экспрессии переносчиков ионов, изменения структуры корня и захвата катионов экзополисахаридами. Микробы поддерживают гомеостаз ионов с высоким соотношением K^+/Na^+ и пониженным содержанием Na^+ и Cl^- в побегах и листьях, соответственно, усиливая экспрессию переносчика K^+ , и исключая Na^+ [93]. Так, Ниу с соавт. [94] показали, что галофитная трава (*Puccinellia tenuiflora*), инокулированная *B. subtilis* GB30, проявляла снижение накопления Na^+ , что было подтверждено подавляющей регуляцией генов pt HKT2 и повышающей регуляцией генов pt HKT1 и pt SOS1 в корнях при высоких концентрациях NaCl.

Воздействие на растение абиотического стресса (засоления и засухи) снижает уровень активности антиоксидантных ферментов, включая СОД, аскорбатпероксидазу, глутатионредуктазу, каталазу и нитратредуктазу увеличивая перекисное окисление липидов [95]. Недавно Кадмири и соавт. [96] продемонстрировали повышенную активность пероксидазы при засолении и засухе в инокулированных *A. brasilense* DSM1690 и *P. fluorescens* Ms-01 растениях пшеницы по сравнению с контрольной обработкой.

Механизмы роста-стимулирующего действия PGPB. Особенностью PGPB является их способность воздействовать на рост растений непосредственно за счет синтеза различных метаболитов гормональной и сигнальной природы, таких как ауксины, цитокинины [97], гиббереллины [98]. Так инокуляция салата штаммом *B. subtilis* IB-22, продуцирующим зеатин-рибозид [99], индуцировала в растениях более чем десятикратное накоп-

ление цитокининов. Обнаружено, что продуцирующий ауксин штамм *B. methylotrophicus* М4-96, изолированный из корней кукурузы, стимулировал рост обработанных бактериями растений *Arabidopsis thaliana* [100]. Оказалось, что производное индолил-уксусной кислоты (ИУК) обуславливает рост-стимулирующий эффект штаммов *B. amylo-liquefaciens* FZB42 [17] и *B. amyloliquefaciens* SQR9 [101]. Способность штамма бактерии *B. aryabhattai* SRB02 стимулировать рост растений сои (*Glycine max*) в норме и в условиях развития окислительного стресса связывают с продукцией им ауксинов, зеатина, гиббереллинов и АБК [102].

Садеги с соавт. [103] показали, что солеустойчивые изоляты *Streptomyces*, способные продуцировать индолил-уксусную кислоту (ИУК), стимулировали рост корневой системы пшеницы при засолении. Недавно Канг и др. [104] сообщили, что ИУК, продуцируемая *Leclercia adecarboxylata* MO1, способствует увеличению синтеза сахаров, органических кислот и хлорофилла у томатов. У бактерий *Arthrobacter*, *Bacillus*, *Halomonas*, *Azospirillum* и *Pseudomonas* была выявлена продукция цитокининов, необходимых для клеточной пролиферации и дифференцировки [105]. Продуценты АБК также выявлены среди PGPB, включая бактерии *Proteus mirabilis*, *Bacillus megaterium*, *Bacillus licheniformis*, *Pseudomonas fluorescens* и *Achromobacter xylosoxidans* [106]. Наличие штаммов, синтезирующих гиббереллины, показано у *B. pumilus*, *B. licheniformis*, *Azospirillum* sp. [107]. Бактерии рода *Bacillus* способны снижать содержание этилена в растениях, улучшать фиксацию азота, усваиваемость макро- и микроэлементов [108].

Следует отметить, что рост-стимулирующий эффект PGPB также достигается за счет увеличения устойчивости растений к биотическим и абиотическим стрессам. Известно, что защитный спектр биопрепаратов на основе бактерий рода *Bacillus* можно значительно расширить, комбинируя их с медиаторами сигнальных систем [25, 109, 110]. Так, установлена активация защитных систем растений картофеля бактериями рода *Bacillus* и сигнальными молекулами — СК и ЖК, при заражении растений *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary или Y-вирусом в сочетании с почвенной засухой. Защитный эффект был опосредован накоплением пероксида водорода, модуляцией активности ферментов, регулирующих его уровень, и повышением экспрессии генов PR-белков: PR-1, PR-6 и PR-9 [111, 112]. Однако следует отметить, что обработка экзогенными СК или ЖК может грубо нарушить баланс фитогормонов в растении и существенно снизить устойчивость к некротрофным патогенам и насекомым в случае СК, и к биотрофным патогенам в случае ЖК, принимая во внимание явление СК/ЖК-интерференцию [37, 46–49]. В связи с этим перспективным представляется использование производных хитина, которые

также были описаны как одни из первых элиситоров, или индукторов защитных реакций растений [113].

Применение производных хитина и хитозана. Известно, что хитин, хитозан и их олигомеры считаются активными элиситорами иммунитета растений [114–117]. Преимуществами этих полисахаридов являются такие их уникальные свойства, как биосовместимость, нетоксичность и широкий спектр физиолого-биохимической активности, возобновляемая и доступная сырьевая база [118].

Биологическая активность и элиситорные свойства хитозана зависят от его химической природы, молекулярной массы (варьирует от 102 кДа у олигомеров и до нескольких сотен кДа у высокомолекулярных форм), степени полимеризации и деацетилирования (сочетание остатков N-ацетилглюкозамина и глюкозамина), концентрации, вида растения, химического состава почвы и условий окружающей среды [116, 119, 120]. Наибольшая биологическая активность характерна для хитозана со степенью деацетилирования в пределах 70–90% [116, 121].

Считается, что хитозан снижает заболеваемость растений за счет двух основных механизмов: 1) это прямая антимикробная активность через повреждение плазматической мембраны, взаимодействие с ДНК и РНК, хелатирование металлов и отложение образующихся комплексов на поверхности клетки патогена; 2) индукция защитных реакций растений через активацию факторов транскрипции в результате распознавания и связывания хитина/хитозана рецепторами клеточной поверхности [122].

Хитозан нашел практическое применение в качестве средств защиты растений от вирусов. Показана эффективность хитозана в защите картофеля от ХВК, УВК, ВТМ, вируса некроза табака (ВНТ), огуречной мозаики (ВОМ), мозаики люцерны (ВМЛ), желтой мозаики фасоли (ВЖМФ), вириода веретеновидности клубней (ВВКК) и др. [120, 123]. Его защитный эффект зависел от концентрации, степени полимеризации, N-деацетилирования, заряда молекулы и химической модификации [124]. Механизм защитного эффекта хитозана связывают с предотвращением распространения вирусов по сосудам флоэмы и плазмодесмам растений, в том числе благодаря отложению каллозы в порах клеток ситовидных трубок и активации растительных рибонуклеаз [45, 125, 126].

На основе хитозана и его производных в мире созданы коммерческие препараты для защиты растений в ЕС: Chito Plant, Biochit, Stemicol, в США Elexa, PDB — Plant Defense Booster, YEA — Yield Enhancing Agent, для обработки и защиты семян и вегетирующих растений зерновых, овощных, цитрусовых, плодовых, ягодных, декоративных и цветочных культур, а также картофеля,

хлопчатника и винограда от грибных, бактериальных и вирусных болезней [114, 127]. В Российской Федерации ведущим научным центром по разработке научной концепции создания препаратов на основе хитозана является Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений (Санкт-Петербург, Россия), при научном сопровождении которого разработаны препараты Хитозар, Нарцисс, Экогель и др. [114, 128, 129].

Потенциальные способы повышения эффективности биопрепаратов с использованием хитозанов. Существуют данные о повышении биологической активности микробиологических препаратов при использовании хитозанов [130, 131]. Установлено, что добавление хитозана к микробам-антагонистам повышало эффективность биоагентов в защите овощных культур от мучнистой росы, а добавление хитина к штаммам *Bacillus* значительно снижало увядание растений хлопка [132]. Биопрепарат торговой марки Витаплан (культуральная жидкость (КЖ) штаммов *Bacillus subtilis* с включенным коллоидным хитином) в 1.5–2.0 раза эффективнее повышал устойчивость пшеницы к темно-бурой пятнистости и бурой ржавчине, по сравнению с исходным биопрепаратом [132]. Добавление хитозана к *Pseudomonas* sp. способствовало повышению эффективности при защите от вируса скручивания листьев томатов [10, 12, 112, 133]. Синергетический эффект хитозанов и бактерий связывают с синтезом штаммами *Bacillus* эндохитиназы, обеспечивающей рост бактерий на среде, богатой хитином, генерирующей олигосахариды, полученные из хитина, которые, в свою очередь, влияют на рост растений [134, 135]. Продукция хитин-связывающего белка (Cry) определенным штаммом *Bacillus thuringiensis* усиливала инсектицидную и фунгистатическую активность этих белков [13]. Показано, что помимо индукции активности хитиназы и стимулирования роста бактерий добавление хитина оказывает и другие полезные эффекты на растения: ускорение прорастания семян и стимуляция роста и развития растений кукурузы, сорго, снижение заболеваемости томатов, вызванной *Fusarium* spp. и увеличение числа и массы плодов томатов в условиях теплицы [13].

Однако существуют и трудности, связанные с включением хитозана в среды для культивирования бактерий, так как он способен подавлять рост бактериальной культуры из-за проявляемой антимикробной активности [136], а также зависимости эффективности биопрепаратов от различных факторов окружающей среды, включая плодородие и физико-химические свойства почвы, погодные условия и др. [137, 138].

Модификация хитозана оксикоричными кислотами. Одним из путей преодоления негативных последствий добавления хитозана к бактериальным препаратам может быть его модификация.

Так показано, что включение в биопрепарат Витаплан, салицилата хитозана повышает индуцирующую активность антагониста, увеличивая его биологическую активность в 2.0–2.5 раза [130].

К ингибиторам вирусной инфекции относят, в том числе и фенольные соединения [139, 140]. Выявлено подавление развития вирусной инфекции у растений огурца (*Cucumis sativus* L.), вызванной штаммом ВТМ, содержащими флавоноиды концентратами, выделенными из герани луговой (*Geranium pratense* L.) [139]. Известно, что СК является ключевой молекулой для индукции SAR и обеспечения устойчивости инфицированных растений. Показано, что экзогенная СК в концентрации 2 мМ индуцировала устойчивость томатов к желтой курчавости листьев в ответ на вирусную постинкуляцию. Обработанные СК растения имели нормальный ростовой фенотип [141].

В последнее время отмечается активное применение экзогенных оксикоричных кислот в качестве индукторов устойчивости к абиотическим стрессам и регуляторов роста растений [142–144]. Имеются сведения о влиянии оксикоричных кислот на устойчивость растений ржи к бурой листовой ржавчине [145]. Использование оксикоричных кислот при хемотерапии вирусов на плодовых и ягодных культурах *in vitro* приводит к 100% оздоровлению эксплантов ежевики при культивировании на средах с кофейной и феруловой кислотами [146]. Существует коммерческий препарат Циркон на основе оксикоричных кислот, обладающий ростстимулирующими и иммуномодулирующими свойствами [147]. Одним из способов изменения биодоступности оксикоричных кислот является связывание их с полимерной матрицей-носителем. В этом плане одним из перспективных биополимеров является хитозан. Введение новых функциональных групп и заместителей, например, низкомолекулярных фенольных соединений [14, 148, 149] позволяет получать производные с повышенной растворимостью и антиоксидантной активностью.

Конъюгация хитозана и кофейной кислоты позволяет создавать материалы с улучшенными свойствами: антиоксидантными, антимикробными и др. [150]. Значительный ростстимулирующий эффект обработки семян конъюгатами на основе хитозана и оксикоричных кислот получен при выращивании растений огурца [15, 151].

Механизмы влияния на растения получаемых в настоящее время конъюгатов на основе хитозана и оксикоричных кислот, а также нано- и субмикронных частиц на их основе только начинают изучаться. Следует отметить, что экспериментальные данные об элиситорном потенциале нано- и субмикронных частиц оксикоричных кислот в виде конъюгата с хитозаном или антивирус-

ном потенциале данных соединений в литературе отсутствуют.

Модификация хитозана наночастицами металлов. Кроме биополимеров и наноматериалов на их основе (например, нано- и субмикронных частиц) интерес представляют свойства неорганических наночастиц металлов и их оксидов. В последние годы в литературе все чаще упоминаются перспективы использования наночастиц оксида титана, серебра, цинка и меди для борьбы с возбудителями болезней растений [152–155]. В работах исследователей отмечается прямая, а также опосредованная активация иммунной системы растений и противовирусный защитный эффект наночастиц оксида никеля против вируса огуречной мозаики [156] и диоксида титана против вируса пятнистости кормовых бобов [157].

Наиболее эффективный биоцидный эффект характерен для наночастиц серебра, которые эффективны в отношении таких патогенов как *Phytophthora parasitica*, *Fusarium* spp. и нематод рода *Meloidogyne* spp. Однако, при рассмотрении действия наночастиц на растения в литературе встречаются противоречивые результаты [158]. Так, добавление наночастиц серебра Ag NPs в среду культивирования в концентрациях выше 300 мг/л⁻¹ ингибировало удлинение корней *Arabidopsis thaliana* и рост листьев, что приводило к снижению эффективности фотосинтеза и чрезмерному накоплению Ag в тканях [159]. Под влиянием наночастиц серебра увеличивалась максимальная эффективность фотосистемы II у растений горчицы. Наночастицы золота, серебра, оксидов титана и цинка увеличивали содержание хлорофиллов в листьях [160]. Влияние наночастиц металлов на фотосинтетический аппарат растений существенно зависит как от типа наночастиц и их дозы в растворе, так и от самого объекта исследования [158, 160].

Перспективным способом синтеза наночастиц серебра является химическое восстановление катионов Ag⁺ полисахаридами. Использование восстановительного и стабилизирующего потенциала полисахаридов при синтезе наночастиц Ag позволяет получать коллоиды в водных средах без использования токсичных восстановителей и растворителей, а также без дополнительного введения стабилизатора в реакционную смесь [161]. Следует отметить, что синтезируемые таким способом нанокомпозиты полисахарид-Ag являются биосовместимыми и могут обладать свойствами, присущими каждому из компонентов.

Наночастицы серебра, стабилизированные различными биополимерами, активно исследуются и используются для создания фунгибицидов и регуляторов роста растений. Например, препараты Зеребро “Агро” и “Зерокс”, содержащие в качестве действующего вещества частицы

наноразмерного серебра, активно используются для обработки клубней картофеля, замачивания семян, обработки вегетирующих органов различных сельскохозяйственных культур. Однако результаты многочисленных исследований влияния стабилизированных наночастиц серебра на растения противоречивы [162] и механизм их взаимодействия с растениями до конца не выяснен.

Перспективы использования комплексов нано- и субмикронных частиц производных хитозана с бактериями *Bacillus* spp. Среди различных климатических факторов, влияющих на продуктивность растений, наличие воды является наиболее важным [163]. Однако согласно метеорологическим наблюдениям за последние 20 лет среднегодовая температура на территории Европы повысилась на 1.1°C, тогда как количество осадков изменилось незначительно. Уменьшение и неравномерность выпадения осадков (большая часть которых, по прогнозам, будет приходиться на зимние месяцы) в сочетании с повышенным температурным режимом приводит к возникновению засушливых явлений, частота которых в обозримом будущем будет только нарастать.

Картофель, в настоящее время занимающий четвертое место в мире по значимости среди основных продовольственных культур после кукурузы, пшеницы и риса, и играющий все более важную роль в содействии обеспечению продовольственной безопасности в развивающихся странах, очень чувствителен при выращивании к недостатку влаги [164] из-за неглубокой корневой системы [165]. Снижение количества воды нарушает многие физиологические и биохимические процессы, вызывает осмотический и окислительный стресс, ионный дисбаланс. Продолжительный водный дефицит, особенно на критических этапах развития, не только ослабляет растения, но и делает их более уязвимыми для различных болезней. Кроме того, посевы картофеля страдают от многих вирусных заболеваний [166].

Известно, что ризобактерии могут значительно улучшить засухоустойчивость таких продовольственных культур, как кукуруза и картофель [167, 168]. Инокуляция бактериями *B. megaterium* BOFC15 растений арабидопсиса способствовала усилению роста при засухе и увеличению массы листовой пластинки [169]. Обработка растений клевера белого бактериями *B. subtilis* GB03 повышала засухоустойчивость в результате накопления в тканях осмопротекторов [170].

На растениях трахинии показано, что *B. subtilis* B26 вызывает увеличение активности метилтрансфераз, участвующих в поддержании и регуляции метилирования ДНК растения. Это предполагает участие бактерий рода *Bacillus* в регуляции устойчивости растений к засухе на эпигенетическом уровне [171].

Механизмы, посредством которых PGPB влияют на растения, многообразны и специфичны [172, 173]. Имеются данные о том, что ключевой мишенью, на который воздействуют PGPB, являются сами сигнальные пути растений, регулирующие развитие защитного ответа на воздействие стрессов [174]. В целом, устойчивость растения к тому или иному стрессовому фактору определяется комплексом развития защитных реакций, экспрессией множества генов, кодирующих защитные белки, и синтезом пула защитных соединений. Предполагается, что транскрипционные факторы, контролирующие транскрипцию генов в ответ на биотические стрессы и засуху, входят в одну группу [175].

Таким образом, анализ литературных данных о механизмах, лежащих в основе защитных функций бактерий *Bacillus* spp., позволяет говорить о возможности расширения способов и форм их применения в комбинации с различными соединениями, способствующими усилению защитного эффекта для растения [109, 176]. Перспективным может стать использование *B. subtilis* в композициях с модифицированным хитозаном, иммуностимулирующее действие которого на растения хорошо изучены [14, 130, 139, 148, 149].

Выявление физиологических и молекулярных механизмов индуцированной комплексом нано- и субмикронных частиц производных хитозана с бактериями *Bacillus* spp. устойчивости растений может служить научным обоснованием для создания новых экологически безопасных биопестицидов с иммуностимулирующим действием, что позволит внести существенный вклад в формирование стратегии защиты продовольственных культур в быстро изменяющихся климатических условиях, способствовать формированию конкурентоспособного на мировом рынке и экологически безопасного производства сельхозпродуктов, необходимых для поддержания высокого уровня продовольственной безопасности, обеспечения полноценного питания и здорового образа жизни населения при сохранении плодородия почв.

Работа выполнена в рамках научного проекта при поддержке гранта РНФ № 23-16-00139.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Kumawat K.C., Razdan N., Saharan K. // Microbiology Research. 2022. V. 254. A. 126901. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2021.126901>
- Hassani M.A., Durán P., Hacquard S. // Microbiome. 2018. V. 6. P. 58. <https://doi.org/10.1186/s40168-018-0445-0>
- Pinski A., Betekhtin A., Hupert-Kocurek K., Mur L.A.J., Hasterok R. // Int. J. Mol. Sci. 2019. V. 20. № 8. P. 1947–1961. <https://doi.org/10.3390/ijms20081947>
- Delaux P.M., Schornack S. // Science. 2021. V. 19. № 371. 6531:eaba6605. <https://doi.org/10.1126/science.aba6605>
- Maksimov I.V., Sorokan A.V., Burkhanova G.F., Veselova S.V., Alekseev V.Yu., Shein M.Yu. et al. // Plants. 2019. V. 8. № 12. P. 575. <https://doi.org/10.3390/plants8120575>
- Чеботарь В.К., Щербаков А.В., Щербакова Е.Н., Масленникова С.Н., Заплаткин А.Н., Мальфанова Н.В. // Сельскохозяйственная биология. 2015. Т. 50. № 5. С. 648–654.
- Ibuki T., Iwasawa S., Lian A.A., Lye P.Y., Maruta R., Asano S.-I., Kotani E., Mori H. // Biol. Open. 2022. V. 11. № 9. bio059363. <https://doi.org/10.1242/bio.059363>
- Srinivasan K., Mathivanan N. // Biological Control. 2009. V. 51. P. 395–402.
- Le Cocq K., Gurr S.J., Hirsch P.R., Mauchline T.H. // Mol. Plant Pathol. 2017. V. 18. P. 469–473. <https://doi.org/10.1111/mp.12483>
- Mishra S., Shivanandappa K., Krishnaraj J., Prem S. // AJCS. 2014. V. 8. № 3. P. 347–355. <https://doi.org/10.1177/2329488414525399>
- Firmansyah D., Widodo Hidayat S.H. // Asian J. Plant Pathol. 2017. V. 11. P. 148–155.
- Павлюшин В.А., Тютерев С.Л., Попова Э.В., Новикова И.И., Быкова Г.А., Домнина Н.С. // Биотехнология. 2010. № 4. С. 69–80.
- Amine R., Tarek C., Hassane E., Noureddine E.H., Khadija O. // Molecules. 2021. V. 26. P. 1117. <https://doi.org/10.3390/molecules26041117>
- Варламов В.П., Ильина А.В., Шагдарова Б.Ц., Луньков А.П., Мысякина И.С. // Успехи биологической химии. 2020. Т. 60. С. 317–368.
- Nedved E.L., Kalatskaja J.N., Ovchinnikov I.A., Rybinskaya E.I., Kraskouski A.N., Nikolaichuk V.V. et al. // Appl. Biochem. Microbiol. 2022. V. 58. № 1. P. 69–76. <https://doi.org/10.1134/S0003683822010069>
- Marrone P.G. // Pest Manag. Sci. 2023. <https://doi.org/10.1002/ps.7403>
- Максимов И.В., Веселова С.В., Нужная Т.В., Сарварова Е.Р., Хайруллин Р.М. // Физиология растений. 2015. Т. 62. № 6. С. 763–775.
- Egamberdieva D., Wirth S.J., Shurigin V.V., Hashem A., Abd Allah E.F. // Front. Microbiol. 2017. V. 8. P. 1887. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01887>
- Мелентьев А.И. Аэробные спорообразующие бактерии *Bacillus* Cohn в агроэкосистемах. М.: Наука, 2007. 148 с.
- Монастырский О.А. // Защита и карантин растений. 2008. № 12. С. 41–44.
- Драговоз И.В. // Микробиол. журн. 2013. Т. 75. № 3. С. 41–46.
- Кураמיшина З.М., Смирнова Ю.В., Хайруллин Р.М. // Физиология растений. 2016. Т. 63. № 5. С. 1–9. <https://doi.org/10.7868/S0015330316050080>
- Verma P., Yadav A.N., Kumar V., Singh D.P., Saxena A.K. In: Plant-Microbe Interactions in Agro-Ecological Perspectives. /Eds. D.P. Singh, H.B. Singh, R. Pra-

- bha. Singapore: Springer, 2017. P. 543.
https://doi.org/10.1007/978-981-10-6593-4_22
24. *Shafi O., Tian H., Ji M.* // *Biotechnol.* 2017. № 31. P. 446–459.
<https://doi.org/10.1080/13102818.2017.1286950>
25. *Lastochkina O., Seifikalhor M., Aliniaiefard S., Baymiev A., Pusenkov L., Garipova S., Kulabuhova D., Maksimov I.* // *Plants.* 2019. V. 8. A. 97.
<https://doi.org/10.3390/plants8040097>
26. *Veselova S.V., Nuzhnaya T.V., Maksimov I.V.* *Jasmonic Acid: Biosynthesis, Functions and Role in Plant Development.* Series Plant Science Research and Practices USA: Nova Sci. Publishers, 2015. P. 33–66.
27. *Sorokan A., Cherepanova E., Burkhanova G., Veselova S., Rumyantsev S., Alekseev V. et al.* // *Front. Microbiol.* 2020. V. 11. 569457.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.569457>
28. *Lee Y.P., Kim S.H., Bang J.W., Lee H.S., Kwak S.S., Kwon S.Y.* // *Plant Cell Reports.* 2017. V. 26. № 5 P. 591–598.
<https://doi.org/10.1007/s00299-006-0253-z>
29. *Zehnder G.W., Yao C., Murphy J.F., Sikora E.J., Klopper J.W.* // *Biol Control.* 2000. V. 45. P. 127–137.
<https://doi.org/10.1023/A:1009923702103>
30. *Yang Y.S., Zhou J.T., Lu H., Yuan Y.L., Zhao L.H.* // *Environ. Technol.* 2012. V. 33. P. 2603–2609.
<https://doi.org/10.1080/09593330.2012.672473>
31. *Lastochkina O., Pusenkov L., Yuldashev R., Babaev M., Garipova S., Blagova D., Khairullin R., Aliniaiefard S.* // *Plant Physiology. Biochemistry.* 2017. № 121. P. 80–88.
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.10.020>
32. *Хайруллин Р.М.* // *Вестник ОГУ.* 2007. № 2. С. 129–134.
33. *Shternshis M.V., Belyaev A.A., Shpatova T.V., Lelyak A.A.* // *Contemporary Problems of Ecology.* 2015. V. 8. № 3. P. 390–396.
<https://doi.org/10.1134/S1995425515030130>
34. *Kasim W.A., Gaafar R.M., Abou-Ali R.M.* // *Annals of Agricultural Science.* 2016. V. 61. № 2. P. 217–227.
<https://doi.org/10.1016/j.aos.2016.07.003>
35. *Seifikalhor M.S., Seif M., Aliniaiefard S., Asayesh E.* // *Acta Hort.* 2018. V. 1227. 59.
36. *Turan M., Ekinici M., Yldrm E., Gunes A., Karagoz K., Kotan R., Dursun A.* // *Turkish Journal of Agriculture and Forestry.* 2014. № 38. P. 327–333.
<https://doi.org/10.3906/tar-1308-62>
37. *Blake C., Nordgaard Christensen M., Kovacs A.T.* // *MPMI.* 2021. V. 34. № 1. P. 15–25.
<https://doi.org/10.1094/MPMI-08-20-0225-CR>
38. *Сидорова Т.М., Асатулова А.М., Хомяк А.И.* // *Сельскохозяйственная биология.* 2018. Т. 53. № 1. С. 29–37.
39. *Максимов И.В., Черепанова Е.А.* // *Биомика.* 2018. Т. 10. № 1. С. 57–61.
<https://doi.org/10.31301/2221-6197.bmcs.2018-13>
40. *Surette M.A., Sturz A.V., Lada R.R., Nowak J.* // *Plant Soil.* 2003. V. 253. P. 381.
<https://doi.org/10.1023/A:1024835208421>
41. *Chen F., Wang M., Zheng Y., Luo J., Yang X., Wang X.* // *World J. Microbiol. Biotechnol.* 2010. V. 26. P. 675–684.
<https://doi.org/10.1007/s11274-009-0222-0>
42. *Subramani A.K., Raval R., Sundareshan S., Sivasengh R., Raval K.* // *Prep. Biochem. Biotechnol.* 2022. V. 52. № 10. P. 1160–1172.
<https://doi.org/10.1080/10826068.2022.2033994>
43. *Хайруллин Р.М., Бурханова Г.Ф., Сорокань А.В., Сарварова Е.Р., Веселова С.В., Черепанова Е.А. и др.* // *Теоретическая и прикладная экология.* 2019. № 4. С. 130–135.
<https://doi.org/10.25750/1995-4301-2019-4-130-135>
44. *Бурханова Г.Ф., Сорокань А.В., Черепанова Е.А., Сарварова Е.Р., Хайруллин Р.М., Максимов И.В.* // *Вавиловский журнал генетики и селекции.* 2019. Т. 23. № 7. С. 873–878.
<https://doi.org/10.18699/VJ19.561>
45. *Максимов И.В., Сингх Б.П., Черепанова Е.А., Бурханова Г.Ф., Хайруллин Р.М.* // *Прикл. биохимия и микробиология.* 2020. Т. 56. № 1. С. 19–34.
<https://doi.org/10.31857/S0555109920010134>
46. *Choudhary D.K., Johri B.N.* // *Microbiol. Res.* 2009. V. 164. P. 493–513.
<https://doi.org/10.1016/j.micres.2008.08.007>
47. *Kumar S., Chauhan P.S., Agrawal L., Raj R., Srivastava A., Gupta S.* // *PLoS ONE.* 2016. V. 11. № 3. e0149980.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0149980>
48. *Niu D.D., Liu H.X., Jiang C.H., Wang Y.P., Wang Q.Y., Jin H.L., Guo J.H.* // *Mol. Plant Microbe. In.* 2011. V. 24. № 5. P. 533–542.
<https://doi.org/10.1094/MPMI-09-10-0213>
49. *Gonzalez-Gallegos E., Laredo-Alcala E., Ascacio-Valdes J., de Rodriguez D., Hernandez-Castillo F.* // *American Journal of Plant Sciences.* 2015. V. 6. № 11. P. 1785–1791.
<https://doi.org/10.4236/ajps.2015.611179>
50. *Yu Y., Gui Y., Li Z., Jiang C., Guo J., Niu D.* // *Plants (Basel).* 2022. V. 11. № 3. P. 386.
<https://doi.org/10.3390/plants11030386>
51. *Conrath U., Beckers G.J.M., Flors V., García-Agustín P., Jakab G., Mauch F. et al.* // *Mol. Plant Microbe Interact.* 2006. V. 19. P. 1062–1071.
52. *Ross A.F.* // *Virology.* 1961. V. 14. P. 340–358.
53. *Glazebrook J.* // *Annu. Rev. Phytopathol.* 2005. V. 43. P. 205.
<https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.43.040204.135923>
54. *Тарчевский И.А., Яковлева В.Г., Егорова А.М.* // *Прикл. биохимия и микробиология.* 2010. Т. 46. № 3. С. 263–275.
55. *Gimenez-Ibanez S., Solano R.* // *Frontiers in Plant Science.* 2013. V. 4. P. 72.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00072>
56. *Durrant W.E., Dong X.* // *Annu. Rev. Phytopathol.* 2004. V. 42. P. 185–209
<https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.42.040803.140421>
57. *Wang M., Xue J., Ma J., Feng X., Ying H., Xu H.* // *Front. Microbiol.* 2020. V. 11. P. 942.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.00942>

58. González-López M.D.C., Jijón-Moreno S., Dautt-Castro M., Ovando-Vázquez C., Ziv T., Horwitz B.A., Casas-Flores S. // *Int. J. Mol. Sci.* 2021. V. 22. P. 6804.
59. Bode V., Huber R. // *Biochim. Biophys. Acta.* 2000. V. 1477. № 1–2. P. 241–252.
[https://doi.org/10.1016/S0167-4838\(99\)00276-9](https://doi.org/10.1016/S0167-4838(99)00276-9)
60. Домаш В.И., Шарпио Т.П., Забрейко С.А., Сосновская Т.Ф. // *Биоорг. химия.* 2008. Т. 34. № 3. С. 353–357.
61. Мосолов В.В., Валуева Т.А. // *Прикл. биохимия и микробиология.* 2011. Т. 47. № 5. С. 501–507.
62. Яруллина Л.Г., Касимова Р.И., Максимов И.В. // *Прикл. биохимия и микробиология.* 2016. Т. 52. № 5. С. 531–537.
<https://doi.org/10.7868/S0555109916050184>
63. Канделинская О.Л., Грищенко Е.Р., Домаш В.И., Топунов А.Ф. // *Агрохимия.* 2008. № 9. С. 45–49.
64. Бурханова Г.Ф., Веселова С.В., Сорокань А.В., Благова Д.К., Нужная Т.В., Максимов И.В. // *Прикл. биохимия и микробиология.* 2017. Т. 53. № 3. С. 308–331.
<https://doi.org/10.7868/S0555109917030047>
65. De Meyer G., Capieau K., Audenaert K., Buchala A., Métraux J.P., Höfte M. // *Mol. Plant Microbe Interact.* 1999. V. 12. P. 450–458.
66. Brosche M., Blomster T., Salojärvi J., Cui F., Sipari N., Leppala J., et al. // *PLoS Genet.* 2014. V. 10. № 2. e1004112.
<https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1004112>
67. Suzuki N., Miller G., Sejima H., Harper J., Mittler R. // *J. Exp. Bot.* 2012. V. 64. P. 253–263.
<https://doi.org/10.1093/jxb/ers335>
68. Bordiec S., Paquis S., Lacroix H., Dhondt S., Barka E., Kauffmann A. et al. // *J. Exp. Bot.* 2011. V. 62. P. 595–603.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erq291>
69. Pfannschmidt T., Brautigam K., Wagner R., Dietzel L., Schroter Y., Steiner S., Nykytenko A. // *Ann. Bot.* 2009. V. 103. P. 599–607.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcn081>
70. Qi J., Song C.P., Wang B., Zhou J., Kangasjärvi J., Zhu J.K., Gong Z. // *Journal of Integrative Plant Biology.* 2018. V. 60. № 9. P. 805–826.
<https://doi.org/10.1111/jipb.12654>
71. Tondo M.L., de Pedro-Jové R., Vandecaveye A., Piskulic L., Orellano E.G., Valls M. // *Front. Plant Sci.* 2020. V. 11. A. 1156.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01156>
72. Трошина Н.Б., Сурина О.Б., Черепанова Е.А., Яруллина Л.Г. // *Микология и фитопатология.* 2010. V. 44. № 3. P. 273–279.
73. Alquéres S., Meneses C., Rouws L., Rothballer M., Baldani I., Schmid M., Hartmann A. // *Molecular Plant-Microbe Interaction.* 2013. V. 8. P. 937–945.
<https://doi.org/10.1094/MPMI-12-12-0286-R>
74. Газарян И.Г., Хушпультян Д.М., Тишков В.И. // *Успехи биологической химии.* 2006. Т. 46. С. 303–322.
75. O'Brien J.A., Daudi A., Finch P., Butt V.S., Whitelegge J.P., Souda P., Ausubel F.M., Bolwell G.P. // *Plant Physiol.* 2012. V. 158. № 4. P. 2013–2027.
76. Almagro L., Gomez Ros V., Belchi-Navarro S., Bru R., Ros Barcello A., Pedreno M.A. // *J. Exp. Botany.* 2009. V. 60. P. 377–390.
77. Mittler R. // *Trends in Plant Science.* 2002. V. 7. P. 406–410.
[https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(02\)02312-9](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(02)02312-9)
78. Прадедова Е.В., Ишеева О.Д., Салеев Р.К. // *Физиология растений.* 2011. Т. 58. № 1. С. 40–48.
<https://doi.org/10.17076/eb787>
79. Bakalova S., Nikolova A., Nedeva D. // *Bulg. J. Plant Physiol.* 2004. V. 30. № 1–2. P. 64–77.
80. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В., Ястреб Т.О., Мусатенко Л.И. // *Физиология и биохимия культ. растений.* 2010. Т. 42. № 3. С. 210–217.
81. Рахманкулова З.Ф., Федяев В.В., Рахматулина С.Р. // *Физиология растений.* 2010. Т. 57. № 6. С. 835–840.
82. Тарчевский И.А. *Сигнальные системы клеток растений.* М.: Наука, 2002. 294 с.
83. Shao H.B., Chu L.Y., Jaleel C.A., Zhao C.X. // *C R Biol.* 2008. V. 331. № 3. P. 215–225.
<https://doi.org/10.1016/j.crv.2008.01.002>
84. Guan L.M., Scandalios J.G. // *Free Radic. Biol. Med.* 2000 V. 28. № 8. P. 1182–1190.
[https://doi.org/10.1016/S0891-5849\(00\)00212-4](https://doi.org/10.1016/S0891-5849(00)00212-4)
85. Zandi P., Schnug E. // *Biology.* 2022. V. 11. P. 155.
<https://doi.org/10.3390/biology11020155>
86. Maksimov I.V., Blagova D.K., Veselova S.V., Sorokan A.V., Burkhanova G.F., Cherepanova E.A. et al. // *Biological Control.* 2020. V. 144.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104242>
87. Valenzuela-Soto J., Estrada-Hernández M., Ibarra-Laclette E., Délano-Frier J. // *Planta.* 2010. V. 231. № 2. P. 397–410.
<https://doi.org/10.1007/s00425-009-1061-9>
88. Wang S., Wu H., Qiao J., Ma L., Liu J., Xia Y., Gao X. // *J. Microbiol. Biotechnol.* 2009. V. 19. № 10. P. 1250–1258.
89. Su P., Tan X., Li C., Zhang D., Cheng J., Zhang S et al. // *Microb. Biotechnol.* 2017 V. 10. № 3. P. 612–624.
<https://doi.org/10.1111/1751-7915.12704>
90. Beris D., Theologidis I., Skandalis N., Vassilakos N. // *Scientific Reports.* 2018. V. 8. Article number: 10320.
91. Waadt R., Sella C.A., Hsu P.K., Takahashi Y., Munemasa S., Schroeder J.I. // *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* 2022. V. 23. № 10. P. 680–694.
<https://doi.org/10.1038/s41580-022-00479-6>
92. Goswami M., Deka S. // *Pedosphere.* 2020. V. 30. № 1. P. 40–61.
[https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(19\)60839-8](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(19)60839-8)
93. Pinedo T., Ledger M., Greve M.J. // *Front. Plant Sci.* 2015. V. 6. P. 1–17.
94. Niu S.Q., Li H.R., Pare P.W., Aziz M., Wang S.M., Shi-Induced H.Z. // *Plant Soil.* 2016. V. 407. P. 217–230.
95. Ansari F.A., Ahmad I., Pichtel J. // *Agric. Ecosyst. Environ. Appl. Soil Ecol.* 2019. V. 3. P. 45–54.

96. Kadmiri I.-M., Chaouqui L., Azaroual S.E., Sijilmassi B., Yaakoubi K., Wahb I. // Arab. J. Sci. Eng. 2018. V. 43. P. 3403–3415.
97. Мерзаева О.В., Широких И.Г. // Прикл. биохимия и микробиология. 2010. Т. 46. № 1. С. 51–57.
98. Berg G. // Appl. Microbiol. Biotechnol. 2009. V. 84. P. 11–18.
<https://doi.org/10.1007/s00253-009-2092-7>
99. Arkhipova T.N., Veselov S.U., Melentiev A.I., Kudoyarova G.R. // Plant Soil. 2005. V. 272. № 5. P. 201–209.
100. Pérez-Flores P., Valencia-Cantero E., Altamirano-Hernández J., Pelagio-Flores R., López-Bucio J., García-Juárez P., Macías-Rodríguez L. // Protoplasma. 2017. V. 254. № 6. P. 2201–2213.
101. Shao J., Li S., Zhang N., Cui X., Zhou X., Zhang G., Shen Q., Zhang R. // Microb. Cell Factories. 2015. V. 14. P. 130–141.
102. Park Y.G., Mun B.G., Kang S.M., Hussain A., Shahzad R., Seo C.W. et al. // PLoS One. 2017. V. 12. № 3. e0173203.
103. Sadeghi A., Karimi E., Dahaji P.A., Javid M.G., Dalvand Y., Askari H. // World J. Microbiol. Biotechnol. 2012. V. 28. P. 1503–1509.
<https://doi.org/10.1007/s11274-011-0952-7>
104. Kang S.M., Shahzad R., Bilal S., Khan A.L., Park Y.G., Lee K.E. // BMC Microbiol. 2019. V. 19. № 80.
<https://doi.org/10.1186/s12866-019-1450-6>
105. Karadeniz A., Topcuoğlu Ş.F., Inan S. // World J. Microbiol. Biotechnol. 2006. V. 22. P. 1061–1064.
<https://doi.org/10.1007/s11274-005-4561-1>
106. Salomon M.V., Bottini R., de Souza Filho G.A., Cohen A.C., Moreno D., Gil M. // Physiol. Plant. 2014. V. 151. P. 359–374.
<https://doi.org/10.1111/ppl.12117>
107. Bottini R., Cassán F., Piccoli P. // Appl. Microbiol. Biotechnol. 2004. V. 65. P. 497–503.
108. Grichko V.P., Glick B.R. // Plant Physiol. Biochem. 2001. V. 39. № 1. P. 11–17.
[https://doi.org/10.1016/S0981-9428\(00\)01212-2](https://doi.org/10.1016/S0981-9428(00)01212-2)
109. Barkai-Golan R. Postharvest Diseases of Fruit and Vegetables. Development and Control. Amsterdam, Netherlands: Elsevier, 2001.
110. Shakirova F.M., Avalbaev A.M., Bezrukova M.V., Fatkhutdinova R.A., Maslennikova D.R., Yuldashev R.A., Allagulova C.R., Lastochkina O.V. In: Phytohormones and Abiotic Stress Tolerance in Plants. /Eds. N.A. Khan, R. Nazar, N. Iqbal, N.A. Anjum. Berlin, Heidelberg: Springer, 2012. P. 185–228.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-25829-9_9
111. Kalatskaja J.N., Baliuk N.V., Rybinskaya K.I., Herasimovich K.M., Yalousskaya N.A., Yarullina L.G., Tsvetkov V.O. // Int. J. Plant Biol. 2023. V. 14. P. 312–328.
<https://doi.org/10.3390/ijpb14010026>
112. Яруллина Л.Г., Цветков В.О., Хабибуллина В.О., Черепанова Е.А., Бурханова Г.Ф., Заикина Е.А., Калацкая Ж.Н. // Физиология растений. 2022. Т. 69. № 4. С. 438–448.
<https://doi.org/10.31857/S0015330322040212>
113. Li K., Xing R., Liu S., Li P. // J. Agric. Food Chem. 2020. V. 68. № 44. P. 12203–12211.
<https://doi.org/10.1021/acs.jafc.0c05316>
114. Тютерев С.Л. // Вестник защиты растений. 2015. Т. 1. № 83. С. 3–13.
115. Jia X., Rajib M., Yin H. // Curr. Pharm. Des. 2020. V. 26. № 29. P. 3508–3521.
<https://doi.org/10.2174/1381612826666200617165915>
116. Chakraborty M., Hasanuzzaman M., Rahman M., Khan Md., Bhowmik P., Mahmud N.U., Tanveer M., Islam T. // Agriculture. 2020. V. 10. № 12. P. 624.
<https://doi.org/10.3390/agriculture10120624>
117. Zhao X., Wang M., Wang W., Liu Q., Li J., Yin H. In: /Ed. L. Zhao, Oligosaccharides of Chitin and Chitosan. Singapore: Springer, 2019. 858 p.
https://doi.org/10.1007/978-981-13-9402-7_10
118. Guan Z., Feng Q. // Int. J. Mol. Sci. 2022. V. 23. 6761.
<https://doi.org/10.3390/ijms23126761>
119. Куликов С.Н., Тюрин Ю.А., Хайруллин Р.З. // Казанский мед. ж. 2010. Т. 91. № 5. С. 656–660.
120. Chirkov S.N. // Appl. Biochem. Microbiol. 2002. V. 38. № 1. P. 1–8.
121. Попова Э.В., Домнина Н.С., Коваленко Н.М., Борисова Е.А., Колесников Л.Е., Тютерев С.Л. // Вестник защиты растений. 2017. Т. 3. № 93. С. 28–33.
122. Riseh R.S., Hassanisaadi M., Vatankhah M., Badaki S.A., Barka E.A. // Int. J. Biol. Macromol. 2022. V. 220. P. 998–1009.
123. Pospieszny H., Struszyk H., Cajza M. Chitin Enzymology. /Ed. R.A.A. Muzzarelli. Ancona, Italy: Atec Edizioni, 1996. V. 2. P. 385–389.
124. Куликов С.Н., Чирков С.Н., Ильина А.В., Лопатин С.А., Варламов В.П. // Прикл. биохимия и микробиология. 2006. Т. 42. № 2. С. 224–228.
125. Jia X., Meng Q., Zeng H., Wang W., Yin H. // Scientific Reports. 2016. V. 6. Article 26144.
<https://doi.org/10.1038/srep26144>
126. Гриц А.Н., Карасева Е.Н., Макарова Т.Б., Рыбинская Е.И., Ольшаникова А.Л., Янчевская Т.Г. и др. // Известия Национальной академии наук Беларуси. Серия биол. наук. 2021. Т. 66. № 2. С. 159–168.
127. Pirniyazov K.K., Tikhonov V.E., Rashidova S.S. // International Journal of Modern Agriculture. 2021 V. 10. № 2. P. 1244–1262
128. Баданова Е.Г., Давлетбаев И.М., Сироткин А.С. // Вестник технологического университета. 2016. Т. 19. № 16. С. 89–95.
129. Варламов В.П., Албулов А.И., Фролова М.А., Гринь А.В., Мысякина И.С. // Экобиотех. 2019. Т. 2. № 4. С. 529–532.
130. Новикова И.И., Попова Э.В., Краснобаева И.Л., Коваленко Н.М. // Сельскохозяйственная биология. 2021. Т. 56. № 3. С. 511–522.
<https://doi.org/10.15389/agrobiology.2021.3.511>
131. Kolesnikov L.E., Popova E.V., Novikova I.I., Priyatkin N.S., Arkhipov M.V., Kolesnikova Yu.R. et al. // Agricultural Biology. 2019. V. 54. № 5. P. 1024–1040.
<https://doi.org/10.15389/agrobiology.2019.5.1024>

132. Краснобаева И.Л., Коваленко Н.М., Попова Э.В. // Вестник защиты растений. 2020. Т. 103. № 4. С. 233–240.
<https://doi.org/10.31993/2308-6459-2020-103-4-13272>
133. Rajendran L., Schneider A., Schlechtingen G., Weidlich S., Ries J., Braxmeier T. et al. // Science. 2008. V. 320. № 5875. P. 520–523.
<https://doi.org/10.1126/science.1156609>
134. Ortiz-Rodríguez T., De La Fuente-Salcido N., Bideshi D.K., Salcedo-Hernández R., Barboza-Corona J.E. // Lett. Appl. Microbiol. 2010. V. 51. P. 184–190.
135. Saharan V., Pal A. Chitosan Based Nanomaterials in Plant Growth and Protection. New Delhi, India: Springer, 2016. P. 33–41.
136. Актуганов Г.Э., Мелентьев А.И., Варламов В.П. // Прикл. биохимия и микробиология. 2019. Т. 55. № 4. С. 315–337.
137. Miljkovic D., Marinkovic J., Baleshevic-Tubic S. // Microorganisms. 2020. V. 8. 1037.
<https://doi.org/10.3390/microorganisms8071037>
138. Азферов А.А. // Агрохимический вестник. 2017. № 6. С. 38–42.
139. Orhan I., Omar I., Demirci B., Siddiqui H. // Pharmaceutical Biology. 2010. V. 48. № 1. P. 10–16.
<https://doi.org/10.3109/13880200903029332>
140. Kim Y., Narayanan S., Chang K.O. // Antiviral Res. 2010. V. 88. № 2. P. 227–235.
<https://doi.org/10.1016/j.antiviral.2010.08.016>
141. Li T., Huang Y., Xu Z.S., Wang F., Xiong A.S. // BMC Plant Biol. 2019. V. 2. № 19 (1). P. 173.
<https://doi.org/10.1186/s12870-019-1784-0>
142. Klein A., Keyster M., Ludidi N. // Acta Physiologia Plantarum. 2013. V. 35. № 10. P. 3059–3066.
<https://doi.org/10.1007/s11738-013-1339-1>
143. Пузина Т.И., Макеева И.Ю. // Агрохимия. 2015. № 6. С. 63–69.
<https://doi.org/10.15217/48484>
144. Wan Y.Y., Zhang Y., Zhang L., Zhou Z.Q., Li X., Shi Q., Wang X., Bai J. // Acta Physiologiae Plantarum. 2015. V. 37. № 61. P. 1706.
<https://doi.org/10.1007/s11738-014-1706-6>
145. Plotnikova L.Y., Pozherukova V.Y., Mitrofanova O.P., Degtyarev A.I. // Appl Biochem Microbiol. 2016. V. 52. P. 61–70.
<https://doi.org/10.1134/S0003683816010099>
146. Упадышев М.Т., Метлицкая К.В., Петрова А.Д., Донецких В.И. // Аграрная наука. 2019. № 3. С. 143–146.
<https://doi.org/10.32634/0869-8155-2019-326-3-143-146>
147. Вакулин К.Н. // Защита и карантин растений. 2006. № 11. С. 28.
148. Woranuch S., Yoksan R. // Carbohydrate Polymers. 2013. V. 96. P. 495–502.
<https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2013.04.006>
149. Liu J., Lu J.F., Kan J., Tang Y.Q., Jin C.H. // Int. J. Biol. Macromol. 2013. V. 62. P. 85–93.
<https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2013.08.040>
150. Ilyasoglu H., Guo Z. // Food Bioscience. 2019. V. 29. P. 118–125.
<https://doi.org/10.1016/j.fbio.2019.04.007>
151. Nikalaichuk V., Hileuskaya K., Kraskouski A., Kulikouskaya V., Nedved H., Kalatskaja J. et al. // J. Appl. Polym. Sci. 2021. V. 139. № 14. 51884.
<https://doi.org/10.1002/app.51884>
152. Elmer W., White J. // Annu. Rev. Phytopathol. 2018. V. 56. P. 111–133.
<https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080417-050108>
153. Worrall E.A., Hamid A., Mody K.T., Mitter N., Pappu H.R. // Agronomy. 2018. V. 8. № 285.
<https://doi.org/10.3390/agronomy8120285>
154. Dutta P., Kumari A., Mahanta M., Biswas K.K., Dudkiewicz A., Thakuria D. et al // Front. Microbiol. 2022. V. 13. 935193.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.935193>
155. Kumar A., Choudhary A., Kaur H., Guha S., Mehta S., Husen A. // Chemosphere. 2022. V. 295. 133798.
<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2022.133798>
156. Derbalah A., Elsharkawy M.M., Hamza A., El-Shaer A. // Pestic. Biochem. Physiol. 2019. V. 157. P. 230–236.
<https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2019.03.018>
157. Elsharkaway M., Derbalah A. // Pest Management Science. 2018. V. 75. № 3.
<https://doi.org/10.1002/ps.5185>
158. Aslani F., Bagheri S., Julkapli N.M., Juraimi A.S., Hashemi Golestan F.S., Baghdadi A. // Sci. World J. 2014. V. 2014. P. 28.
<https://doi.org/10.1155/2014/641759>
159. Sosan A., Sivistunenko D., Straltsova D., Tsiurkina K., Anderson D., Sokolik A., Colbeck I., Demidchik V. // Plant Journal. 2016. V. 85. P. 245–257.
<https://doi.org/10.1111/tpj.13105>
160. Венжик Ю.В., Мошков И.Е., Дыкман Л.А. // Известия РАН. Серия биологическая. 2021. № 2. С. 137–152.
161. Sharma S.S., Dietz K.-J. // Trends Plant Sci. 2009. V. 14. P. 43–50.
<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.10.007>
162. Siripattanakul-Ratpukdi S., Furrhacker M. // Water Air Soil Pollut. 2014. V. 225. P. 1939.
<https://doi.org/10.1007/s11270-014-1939-4>
163. Vurukonda S.S.K.P., Vardharajula S., Shrivastava M., Skz A. // Microbiological Research. 2016. V. 184. P. 13–24.
<https://doi.org/10.1016/j.micres.2015.12.003>
164. Пузанский Р.К., Емельянов В.В., Шишова М.Ф. // Сельскохозяйственная биология. 2018. Т. 53. № 1. С. 15–28.
<https://doi.org/10.15389/agrobiology.2018.1.15rus>
165. Hamooh B.T., Sattar F.A., Wellman G., Mousa M.A.A. // Plants. 2021. V. 10. № 1. P. 98.
<https://doi.org/10.3390/plants10010098>
166. Jones R.A.C. // Plants. 2021. V. 10. P. 233.
<https://doi.org/10.3390/plants10020233>
167. Moreno-Galvan A., Romero-Perdomo F.A., Estrada-Bonilla G., Carlos Henrique Salvino Gadelha Meneses,

- Bonilla R.R. // Microorganisms. 2020. V. 8. P. 823.
https://doi.org/10.3390/microorganisms8060823
168. Batool T., Ali S., Seleiman M., Naveed N., Ali A., Ahmed K. et al. // Scientific Reports. 2020. V. 10. P. 16975.
https://doi.org/10.1038/s41598-020-73489-z
169. Zhou C., Guo J.S., Zhu L., Xiao X., Xie Y., Zhu J., Ma Z.Y., Wang J.F. // Plant Physiol. Biochem. 2016. V. 105. P. 162–173.
170. Zhang J.L., Shi H.Z. // Photosynth. 2013. V. 115. № 1. P. 1–22.
171. Gagné-Bourque F., Mayer B.F., Charron J.-B., Vali H., Bertrand A., Jabaji S. // PLoS ONE. 2015. V. 10. № 6. e0130456.
https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130456
172. Rolli E., Marasco R., Vigani G., Ettoumi B., Mapelli F., Deangelis M.L. et al. // Environ. Microbiol. 2015 V. 17. № 2. P. 316–331.
https://doi.org/10.1111/1462-2920.12439
173. Pandey P., Irulappan V., Bagavathiannan M.V., Senthil-Kumar M. // Front. Plant Sci. 2017. V. 8. № 537.
https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00537
174. Веселова С.В., Бурханова Г.Ф., Нужная Т.В., Максимов И.В. // Вестник Башкирск. ун-та. 2015. № 1. С. 308–315.
175. Заикина Е.А., Румянцев С.Д., Сарварова Е.Р., Кулуев Б.Р. // Экологическая генетика. 2019. Т. 17. № 3. С. 47–58.
https://doi.org/10.17816/ecogen17347-58
176. Dokhanieh A., Aghdam M., Fard J., Hassanpour H. // Scientia Horticulturae. 2013. V. 154. P. 31–36.
https://doi.org/10.1016/j.scienta.2013.01.025

Prospects to Improving Biological Activity of Agricultural Formulations Based on Bacteria of the Genus *Bacillus* and Chitosan Nanocomposites

L. G. Yarullina^{a, c, *}, J. N. Kalatskaja^b, E. A. Cherepanova^a, N. A. Yaloukaya^b, V. O. Tsvetkov^c,
I. A. Ovchinnikov^b, G. F. Burkhanova^a, K. I. Rybinskaya^b, A. V. Sorokan^a, K. M. Herasimovich^b,
E. A. Zaikina^a, V. V. Nikolaichuk^d, K. S. Hileuskaya^d, and I. S. Mardanshin^e

^a Institute of Biochemistry and Genetics – a separate structural subdivision of the Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Ufa, 450054 Russia

^b Institute of Experimental Botany named after V.F. Kuprevich, National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, 220072 Belarus

^c Ufa University of Science and Technology, Ufa, 450076 Russia

^d Institute of Chemistry of New Materials, National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, 220072 Belarus

^e Bashkir Research Institute of Agriculture – a separate structural subdivision of the Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Ufa, 450054 Russia

*e-mail: yarullina@bk.ru

The review examines the properties of endophytic bacteria of the genus *Bacillus* as objects of biocontrol, prospects to expand the spectrum of their protective action based on complexes with chitosan derivatives. The mechanisms of direct and indirect effects of bacteria on the protective potential of plants are described, the role of the pro-/antioxidant system in the formation of systemic protective reactions is analyzed. The immunostimulating properties of chitosan derivatives and its modifications with organic molecules and metal nanoparticles are analyzed. The prospects of using *Bacillus* spp. bacterial complexes with nano- and submicron particles of chitosan derivatives to expand the spectrum of protective action of new biofungicides and immunostimulants based on them are shown.

Keywords: bacteria of the genus *Bacillus*, chitosan, nanocomposites, phytopathogens, pro-/antioxidant system, gene expression, PR proteins