

DOI: 10.7868/S3034574X26010012
УДК 57.047, 581.1

Обзор

ПЕРСПЕКТИВЫ ПРИМЕНЕНИЯ АССОЦИИРОВАННЫХ С РАСТЕНИЯМИ БАКТЕРИЙ В БИОЛОГИЧЕСКОМ КОНТРОЛЕ ООМИЦЕТ

А.В. Сорокань, В.Ф. Габдрахманова, И.В. Максимов*

Институт биохимии и генетики — обособленное структурное подразделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Уфа, Российская Федерация

**E-mail: igor.mak2011@yandex.ru*

Аннотация. Оомицеты относятся к особо опасной группе патогенов, значительно снижающих как продуктивность, так и качество урожая многих видов сельскохозяйственных культур. Защитные мероприятия с использованием доступных фунгицидов часто неэффективны против них. Одним из наиболее простых и инновационных подходов к защите растений от оомицетной инфекции можно считать биологические методы, которые при своевременном профилактическом использовании могут работать эффективнее химических средств защиты. Биологический контроль заключается в применении агрополезных микроорганизмов, способных останавливать развитие болезни, вырабатывая биологически активные вещества с антибиотической активностью, такие как антибиотики, биосурфактанты и токсины. В обзоре описана стратегия устойчивой профилактики и контроля патогенов-оомицетов с использованием микроорганизмов, ассоциированных с растениями, в числе бактерий родов *Bacillus*, *Paenibacillus*, *Streptomyces*, *Pseudomonas* и *Lactobacillus*. Рассмотрены механизмы, обуславливающие защитные эффекты штаммов бактерий в эндо-, филло- и ризосфере растений, которые могут быть использованы при развитии стратегий конструирования фитомикробиомов.

Ключевые слова: эндофиты, оомицеты, фитопатогены, фитоиммунитет, *Bacillus*, *Paenibacillus*, *Streptomyces*, *Pseudomonas*, *Lactobacillus*

Финансирование: Работа выполнена в рамках проекта РНФ № 24-26-00025.

Соблюдение этических стандартов. Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов.

Конфликт интересов. Авторы данной работы заявляют, что у них отсутствует конфликт интересов.

Вклад авторов. Все авторы внесли существенный вклад в разработку концепции, проведение исследования и подготовку статьи.

Ссылка для цитирования: Сорокань А.В., Габдрахманова В.Ф., Максимов И.В. Перспективы применения ассоциированных с растениями бактерий в биологическом контроле оомицет. *Прикладная биохимия и микробиология / Applied biochemistry and microbiology*. 2026. Т. 62. № 1. С. 5–26.
<https://doi.org/10.7868/S3034574X26010012>

PROSPECTS FOR THE USE OF PLANT-ASSOCIATED BACTERIA IN BIOLOGICAL CONTROL OF OOMYCETES

A.V. Sorokan, V.F. Gabdrakhmanova, I.V. Maksimov*

*Institute of Biochemistry and genetics of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences,
Ufa, Russian Federation*

*E-mail: igor.mak2011@yandex.ru

Abstract. Oomycetes are a particularly dangerous group of pathogens that significantly reduce both the productivity and quality of production of agricultural crops. Protective measures using available fungicides are often ineffective against them. One of the simplest and, at the same time, innovative approaches to plant protection from oomycete infection can be considered biological methods, which, if used in a timely manner, can be even more effective than chemical means of protection. Biological control involves the use of beneficial microorganisms that can stop the development of diseases by producing biologically active substances with antibiotic activity, such as antibiotics, biosurfactants and toxins. In this review, we describe a strategy for sustainable prevention and control of oomycete pathogens using plant-associated microorganisms, including bacteria of the genera *Bacillus*, *Paenibacillus*, *Streptomyces*, *Pseudomonas* and *Lactobacillus*. The mechanisms that determine the protective effects of bioprotective strains in the endo-, phyllo- and rhizosphere of plants are also considered, which can be used in the development of strategies for constructing phytomicrobiomes.

Keywords: endophytes, oomycetes, phytopathogens, phytoimmunity, *Bacillus*, *Paenibacillus*, *Streptomyces*, *Pseudomonas*, *Lactobacillus*

Funding. This work was supported by Russian Science Foundation project #24-26-00025.

Ethics declarations. This article does not contain any studies involving humans or animals.

Conflict of interests. The authors of this work declare that they have no conflicts of interest.

Authors contribution. All authors made significant contributions to the concept development, conduct of the study, and preparation of the article.

For Citation: Sorokan A.V., Gabdrakhmanova V.F., Maksimov I.V. Prospects for the use of plant-associated bacteria in biological control of oomycetes. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya / Applied biochemistry and microbiology*. 2026;62(1):5–26. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034574X26010012>

ВВЕДЕНИЕ

Оомицеты (Oomycota, Oomycetes) относятся к одним из наиболее опасных возбудителей различных болезней растений, значительно снижающих как продуктивность, так и качество урожая многих видов сельскохозяйственных культур, включая картофель, овощи, плодовые культуры, декоративные растения, зерновые и лесные культуры. Особую проблему оомицеты представляют в условиях закрытого грунта — в теплицах, где температура и влажность оптимальны для сапротрофного и паразитического развития патогенов. Имея много общих фенотипических и физиологических черт с грибами, таких как стратегия питания, особенности роста, они определяются как разнообразная группа «грибоподобных» представителей царства Stramenopila, что ставит их в более тесную связь с диатомовыми, бурыми и золотисто-коричневыми водорослями [83, 185]. Большинство патогенных оомицетов классифицируется в порядке Phytiales, семействе Phytiaceae, включающем два рода *Phytophthora* de Vary и *Pythium* Pringsheim, и в порядке Peronosporales семейства Peronosporaceae, включающем 21 род и более 600 видов [74, 117]. Фактически род *Phytophthora* spp., или “разрушитель растений”, насчитывает более 313 идентифицированных видов, в то время как *Pythium* spp. насчитывает более 355 признанных и описанных видов [28]. Биотрофные патогены семейства Peronosporaceae, входящие в роды *Peronospora* Corda и *Plasmopara* J. Schröt, вызывают высокоспециализированные болезни, названные «ложная мучнистая роса». Оомицеты — строгие диплоиды; их клеточные стенки состоят в основном из целлюлозы и β -1,3- и β -1,6-глюкана; их митохондрии имеют трубчатые кристы, а их гифы всегда не септированы [53, 165]. Оомицеты по образу паразитирования и трофности на растениях можно разделить на биотрофов, зависящих для своего существования от жизнеспособного организма-хозяина, некротрофов, убивающих хозяина и впоследствии извлекающих питательные вещества из разлагающихся тканей сапрофитным способом, и гемибиотрофов, характеризующихся первичной биотрофной фазой, за которой следует некротрофная фаза [119].

Оомицеты, в том числе и возбудитель фитофтороза, демонстрируют природу суперпатогена с точки зрения преодоления им как устойчивости хозяина, так и формирования резистентности в отношении синтетических пестицидов посредством адаптивной эволюции эффекторов и генов-мишени фунгицидов [21, 70, 101]. Поскольку оомицеты не являются настоящими грибами, доступные фунгициды часто неэффективны против них [68], а в реалиях современной агротехники неизбежное использование агрохимикатов влияет на экологическую безопасность сельскохозяйственных угодий. Интенсивное использование таких средств

для искоренения патогенной биоты увеличивает вероятность формирования устойчивых к таким средствам форм патогенов [129], хотя некоторые штаммы, наряду с приобретением резистентности, теряют долю своей конкурентной жизнеспособности [64]. В связи со значительными потерями урожая в послеуборочный период, в частности от гнилей, вызываемых оомицетами, интерес также представляет использование биопрепаратов для защиты овощей и фруктов во время хранения [99], так как некоторые микроорганизмы способны длительно персистировать в растительных тканях, например, клубнях картофеля [158]. Таким образом, необходимы исследования и разработка новых технологий борьбы с болезнями растений, чтобы обеспечить переход от традиционного химического контроля к современному экологическому контролю болезней растений, безопасному для здоровья человека и окружающей среды.

РОЛЬ МИКРОБНЫХ АССОЦИАТОВ В УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЯ-ХОЗЯИНА К ФИТОПАТОГЕННЫМ ООМИЦЕТАМ

По защите растений от оомицет опубликовано много работ, где описываются эффективные альтернативные химическим, в том числе и биологические подходы [26, 69, 70, 81, 141], включая методы, основанные на метагеномике и полногеномном секвенировании ассоциированных с растениями микроорганизмов, составляющих его микробиом [168].

Микробиом растений — лабильное сообщество микроорганизмов, населяющих поверхность различных органов, а также их внутренние ткани. Растение-хозяин и совокупность его микроорганизмов взаимодействуют с окружающей средой, в том числе с фитопатогенами, как единая холобионтная система [155]. Так, значительные различия в составе микробиома обнаружены в почвах ризосферы, собранных со здоровых растений, растений, зараженных фитофторой, и остатков тканей [127], а штаммы *Bacillus subtilis* BY-2 и *B. velezensis* SN337 не только подавляли рост мицелия *P. sojae*, но и проявляли способность стимулировать ростовую активность корней растений сои [151, 183] и воздействовали на структуру их микробиома [179].

Населяющие внутренние ткани растений микроорганизмы, эндофиты, относятся к наиболее плотно интегрированной в растительный метаболизм части микробиома. Согласно современным представлениям [179], эндофиты определяются как «организмы, которые проводят, по крайней мере, часть своего жизненного цикла в пределах одного вида растений без вреда для растения-хозяина, не проявляя каких-либо явных симптомов», иными словами, их воздействие на фенотип растения-хозяина невозможно выделить без проведения исследований [52]. По этой причине на сегодняшний день практика сельского хозяйства (и большинство

научных работ) рассматривает здоровые культурные растения как стерильные организмы, что не соответствует действительности [52, 168]. У эндофитных штаммов бактерий есть ряд кардинальных преимуществ. Эндофитность позволяет им «уходить» от конкурентного давления со стороны других видов ризобактерий, чему в сильной степени подвергаются другие микроорганизмы, искусственно привнесенные в биоценозы, поскольку они занимают экологическую нишу, на которую претендуют патогены [52, 76]. Несмотря на огромный интерес к рост-стимулирующим ризобактериям [26, 69, 70, 141], данных о физиологических процессах в системе растение-хозяин/эндофит при ее формировании и ответе на стрессовые факторы биотической природы недостаточно. Применение эндофитных бактерий может решить одну из основных проблем биопестицидов — их высокую чувствительность к условиям среды [70].

Ризосферные бактерии рода Bacillus как наиболее распространенные агенты биоконтроля патогенов. Бактерии рода *Bacillus* считаются наиболее распространенным активным компонентом в основной массе коммерческих продуктов биоконтроля фитопатогенных микроорганизмов, в том числе и оомицет, поскольку обладают очень высокой стабильностью в популяции и огромным потенциалом к споруляции [86, 162]. Некоторые виды *Bacillus*, например, бактерии *Bacillus amyloliquefaciens* и *B. subtilis*, проявляют прямой антагонизм к оомицетам, обеспечивая снижение роста мицелия *in vitro* [31, 169, 171]. В работе [102] показано, что обработка оливковых деревьев *Olea europaea* L. суспензией клеток штаммов бактерий СВС1 и *B. amyloliquefaciens* SF14, как *in vitro*, так и *in planta* защищала посадки от поражения корневой гнилью, вызванной *Pythium schmitthenneri*. Корневая гниль огурца, вызванная *Phytophthora capsici* Leonia, подавлялась бактериями штамма *B. subtilis* изолята Bs 8B-1 [87], а вызванная оомицетом *Phytophthora drechsleri* Tucker корневая гниль мускусной дыни (канталупы) *Cucumis melo* var. *cantalupensis* Naudin. — штаммом бактерии *B. subtilis* [16]. Почвенный штамм *B. velezensis* TSA32-1 защищал семена кукурузы и перца от болезней, вызываемых *Pythium ultimum* Tron [88]. Штамм *Bacillus* spp., выделенный из ризосферы здоровых растений яблони, значительно уменьшал радиальный рост (> 90 %) оомицета *Phytophthora cactorum*, ответственного за заболевания корней яблонь [149]. Три штамма *B. subtilis* проявили антагонизм против изолятов *Phytophthora pistaciae* Mirab, поражающих фисташковое дерево в Иране [123], а штамм *B. subtilis* BSIPR35 эффективно (до 80 %) защищал саженцы фисташек в условиях закрытого грунта от болезни. Выделенные из почв картофельных хозяйств в Нидерландах штаммы *B. amyloliquefaciens* 17A-B3, *B. subtilis* 30B-B6 характеризовались высокой антагонистической активностью против штамма

P. infestans CRA-W10022 в двойной культуре и при опрыскивании посадок картофеля в полевых условиях против фитофтороза [31]. Южнокорейские исследователи [89] предлагают в качестве защитного агента против фитофтороза картофеля ризосферный штамм *B. velezensis* AFB2-2. Соответствующим образом была выявлена *in vitro* ингибирующая активность штамма *Bacillus* spp. BC3, выделенного из ризосферы здоровых растений авокадо, в отношении *Phytophthora cinnamomi* Rands [142]. Из здоровых корней картофеля были выделены штаммы *B. velezensis* 6-5 [190] с высокой антиоомицетной активностью в отношении фитофтороза на посадках картофеля. Штамм *B. velezensis* GUMT319 (выделенный из ризосферы *Nicotiana tabacum*) эффективно защищал растения табака от черной ножки, вызываемой *Phytophthora nicotianae* Breda de Naan [48]. Выделенный из ризосферы томатов штамм *B. velezensis* CE100 снижал развитие гифов у оомицетов *P. cinnamomi*, *Phytophthora boehmeriae* Sawada, *Phytophthora erythroseptica* Pethybr. и *Phytophthora drechsleri* Tucker, вызывающих корневую гниль кипариса японского *Chamaecyparis obtusa* [122]. Полагают, что защитный эффект ризосферного штамма *B. velezensis* RB.DS29 на растениях черного перца (*Piper nigrum* L.) от фитофторозной корневой гнили связан с продукцией этим штаммом протеаз, β-глюканызы и хитиназы [166].

Ризосферный штамм *B. amyloliquefaciens* Y1 обладал широкой противогрибковой активностью *in vitro* и, наряду с грибами *Rhizoctonia solani* J.G.Kühn, *Colletotrichum gloeosporioides*, *Fusarium oxysporum*, *Botrytis cinerea*, проявлял активность в отношении *P. capsici* [82], так же как штамм *Bacillus atrophaeus* DX1708 [181]. Показана высокая антиоомицетная активность штамма *Bacillus altitudinis* BS-4, выделенного из ризосферы сои, по отношению к штаммам из пяти видов оомицетов *Phytophthora* spp.: *P. sojae*, *P. lateralis*, *P. cactorum*, *P. cryptogea*, *P. parasitica* и *P. capsici* [30]. Штамм *B. altitudinis* JSCX-1, выделенный из ризосферы на соевых полях (Цзянсу, Китай), проявил биозащитные свойства против *P. sojae* на растениях сои *Glycine max* (L.) Merr. после их обработки клетками бактерий [112]. Штамм *Bacillus siamensis* HT1, также выделенный из ризосферы сои, проявил антагонистическую активность в отношении *P. sojae* [73].

В крупномасштабной работе по оценке 2800 штаммов бактерий, выделенных из агроэкосистем картофеля, были отобраны штаммы *B. amyloliquefaciens* 17A-B3 и *B. subtilis* 30B-B6, снизившие развитие фитофтороза картофеля в условиях закрытого грунта и в ходе полевого исследования примерно на 20 % [31]. Показано, что штаммы *Bacillus pumilus* PTB180 и *B. subtilis* PTB185 проявляют антиоомицетную активность против *P. capsici* и *P. ultimum* [63]. На кустах клубники значительно снижалась пораженность растений возбудителем черной гнили *Pythium* spp. после обработки

B. pumilus [2]. Коммерческие штаммы *B. velezensis* QST713 и *B. velezensis* FZB24, выделенные из биопрепаратов Serenade (Jaivik Crop Care LLP, Индия) и TAEGRO370 (Singenta, Польша) соответственно, показали высокий защитный потенциал на растениях против возбудителя ложной мучнистой росы — биотрофного патогена *Peronospora viciae* f. sp. *pisi* (Pvpr) [132].

Обработка *B. amyloliquefaciens* UQ154, *B. velezensis* UQ156 и *Acinetobacter* sp. UQ202, выделенными из ризосферы *Arabidopsis*, формировала у растений перца чили устойчивость к *P. capsici*, *Phytophthora citricola*, *Phytophthora palmivora* и *P. cinnamomi* [161]. Отчетливые морфологические изменения в гифах *P. citricola* также наблюдались в двойных культурах с изолятом почвенных бактерий *B. velezensis* UQ156 [161] и *B. altitudinis* BS-4 [48], в последнем случае нарушалось прорастание зооспор, аппрессории и гаустории не формировались, количество и размеры оогоний и ооспор были меньше, чем в контрольной группе [48].

B. velezensis S4, выделенный из почвы (Делавер, США) и обладающий высоким уровнем ассоциации с корнями растений арабидопсиса, эффективно подавлял рост мицелия *P. nicotianae* и приводил к морфологическим изменениям в структуре гиф [176]. На растениях табака показан высокий защитный эффект штамма *B. velezensis* Va168 против табачной черной ножки, вызываемой оомицетом *P. nicotianae* [65]. Таким образом, ризосферные представители штаммов бактерий рода *Bacillus* проявляют антагонизм по отношению к большому количеству видов патогенных оомицетов, вероятно, благодаря способности выдерживать конкуренцию с другими микроорганизмами в почвенной среде, что косвенным образом защищает растение-хозяина. Это делает их важным резервом для разработки биопрепаратов для контроля распространения фитопатогенов.

Эндодитные бактерии рода Bacillus как новое поколение агентов биологического контроля. Эндодитные микроорганизмы, длительно персистирующие во внутренних тканях растений, — наиболее глубоко интегрированная в метаболизм растений часть микробиома [177]. Согласно [143], более трети известных эндодитных бактерий относятся к Firmicutes, а наиболее часто встречающиеся эндодитные представители этой группы — *Bacillus* spp. Эндодитный штамм *B. subtilis* H17-16, выделенный из здоровых корней картофеля, защищал его растения от фитотрофа [59]. Обнаружена высокая антиоомицетная активность штамма *Bacillus safensis* 3/11, выделенного из стеблей томатов, и *B. licheniformis* 6/25 из листьев перца, в отношении штаммов *P. infestans* — TVKT-1 и 4MSLK 26 из Узбекистана [19]. Штамм *B. velezensis* PCSE10, выделенный из растений *Piper colubrinum* Link, проявил высокую защитную активность против

P. capsici [92]. Бхузал и Мбага [23], оценив потенциал эндодитных штаммов *Bacillus vallismortis* Ps, *B. amyloliquefaciens* PsL и *Bacillus thuringiensis* IMC8, выделенных из стеблей кизила в фазе цветения, сообщили, что штамм *B. amyloliquefaciens* PsL наиболее эффективен в подавлении *in vitro* роста мицелия *P. capsici* и снижении тяжести заболевания у растений, выращенных в тепличных условиях. Эндодитная бактерия, выделенная из здоровых оливковых деревьев *Olea europaea* L. и идентифицированная как *B. velezensis* OEE1, проявляла ингибирование в пределах от 40 до 75 % по отношению к оомицетам *P. cactorum*, *P. cryptogea*, *Phytophthora plurivora*, *Phytophthora ramorum* и *Phytophthora rosacearum* [35]. Из эндосферы винограда были выделены изоляты *B. subtilis* CHP14 и *B. cereus* CHP20, проявившие антиоомицетный эффект против *P. infestans* [29]. *B. velezensis* KOF112, выделенный из японского местного сорта винограда *Vitis* sp. Koshu, защищал растения-хозяева от ложной мучнистой росы, синтезируя различные антиоомицетные метаболиты [66]. Точно так же против *Pythium aphanidermatum* (Edson) Fitzp. (1923) проявлял эффективность выделенный из растений колоковника *Citrullus colocynthis* (L.) Schrad. эндодитный штамм *B. cereus* B21 [7]. Из двенадцати эндодитных штаммов, выделенных из растений моринги (*Moringa* spp.) [6], наиболее эффективным антагонизмом в отношении *P. aphanidermatum* обладала бактерия *B. pumilus* MPE1. В экспериментах, в условиях теплицы, обработка почвы эндодитным штаммом *B. pumilus* MPE1 привела к самому высокому (59 %) снижению развития болезни, вызываемой *P. aphanidermatum* [6].

Обработка растений черного перца (*Piper nigrum* L.) выделенными из тканей этого растения штаммами эндодитных бактерий *B. siamensis* EB.CP6, *B. velezensis* EB.KN12 и *Bacillus methylotrophilycus* EB.KN13 приводила к формированию высокой устойчивости растений к поражению корней фитотрофными корневыми гнилями [131]. Из 30 бактериальных штаммов, выделенных из корней проса [152], отобрали штамм *B. subtilis* PD4, показавший высокую эффективность против ложной мучнистой росы проса, вызванной *Sclerospora graminicola* (Sacc.) J. Schröt.

Эндодитный штамм *B. altitudinis* GLB197, выделенный из виноградных листьев, подавлял рост и развитие возбудителя ложной мучнистой росы винограда *Plasmopara viticola* [189]. Среди большого числа эндодитов из растений черного перца (*Piper nigrum* L.) был выделен штамм *B. megaterium* IISRBP 17, обладавший высокой степенью антагонизма в отношении *P. capsici* [17].

Изолированный из растений томатов штамм эндодитных бактерий *B. cereus* BT8 проявлял способность к колонизации молодых растений *Theobroma cacao* L. и уменьшал выраженность фитотрофа

P. capsici в них [118]. Поскольку непосредственно *in vitro* штамм не проявлял высокой антиоомицетной активности, но системно индуцировал устойчивость растений, авторы предположили, что его защитный эффект связан с праймированием хозяйских защитных генов, а не в антагонистических механизмах. Показан эффект эндофитного штамма *B. velezensis* M66, выделенного из клубней картофеля, против возбудителя фитофтороза *in vitro* и развития самой болезни в растениях, основанный в том числе на индукции в них защитного ответа [158].

Таким образом, эффективная работа штаммов, выделенных из конкретной культуры, именно на этой культуре, предполагает, что высокая специализация на совместное сосуществование эндофита с хозяином имеет значение для усиления последующего защитного эффекта партнера.

МЕХАНИЗМЫ АНТИООМИЦЕТНОЙ АКТИВНОСТИ АССОЦИИРОВАННЫХ С РАСТЕНИЯМИ МИКРООРГАНИЗМОВ

Полагают, что антиоомицетные свойства изученных штаммов бактерий *Bacillus* связаны с продукцией ими различных метаболитов, таких как летучие органические соединения (ЛОС), поликетиды, сидерофоры, липопептиды (сурфактины, итурины, фенгицины, бацилломицин, микосубтилин и мювензин) и ферменты, разрушающие клеточную стенку мицелия (например, протеазу и глюканазу) [5]. Так, выявлена продукция бактериями *B. amyloliquefaciens* (UQ154) и *B. velezensis* (UQ156) целлюлазы, у штамма *B. amyloliquefaciens* (UQ154) — протеазы и β -1,3-1,4- глюканызы у эндофитного штамма *B. velezensis* ZJ20 [182]. Продукция целлюлазы обнаружена у штамма *B. subtilis* СКTR, используемого для биоконтроля гнили плодов томатов, вызываемой *P. capsici* [153, 154]. В работе [33] было выдвинуто предположение, что антиоомицетный эффект штамма *B. cereus* AU004 против *P. ultimum* связан с его способностью к секреции протеаз. В работе [157] также наблюдали высокую протеолитическую активность у эндофитного штамма *B. subtilis* 26Д, обладающего высокой антиоомицетной активностью против *P. infestans*. Целлюлаза из штамма *B. subtilis* EG21 (вместе с пектиназой и хитиназой) подавляла рост *P. infestans* и тормозила прорастание зооспор и заражение растений [9]. Активность целлюлазы штаммов *B. amyloliquefaciens* UQ154 и *B. velezensis* UQ156 является одним из важных факторов в подавлении роста гиф *Phytophthora* sp. и снижении патологической нагрузки на растения [161]. С высокой целлюлолитической активностью штаммов *B. licheniformis* BL06 [108] и *B. velezensis* SN337 [183] связывают биоконтрольный эффект против *P. capsici* (фитофтороз перца) и *P. sojae* (корневая гниль сои) соответственно. С хитиназной активностью связывают защитный эффект штамма

B. licheniformis PR2 против оомицета *P. nicotianae* на растениях китайского финика (зизифуса) *Zizyphus jujua* (L.) Gaertn. [98]. Наличие у штамма *B. cereus* s.l. S-25 гена, кодирующего эндоглюканазу на своей мега-плазмиде [125], может обуславливать биоконтрольный эффект штамма к *P. aphanidermatum*, подобно тому, как выработка штаммами цианобактерий *Calothrix elenkinii* Kossinskaja эндоглюканаз коррелировала с антиоомицетной активностью против *P. aphanidermatum* в двойной культуре [130]. Целлюлазы, продуцируемые эндофитными штаммами бактерий *Bacillus* sp. FP1/2002 и *B. cereus* G9667, показали эффективность против оомицет *P. ultimum* и *P. capsici* [41].

Высокий фитозащитный эффект штамма *Bacillus mojavensis* Roberts et al., 1994 A21 в борьбе с патогенами оказался обусловлен синтезом комплекса липопептидов [22]. Сильное антагонистическое действие *B. pumilus* РТВ180 и *B. subtilis* РТВ185 против *P. ultimum* и *P. capsici* связано с выработкой ими сурфактина (обоими штаммами), а также итурина и фенгицина (РТВ185) [27]. Причем штаммы, не синтезирующие итурины, фенгицины и сурфактины, не обладали свойством подавления роста мицелия оомицета *P. aphanidermatum* [32]. Продуцируемые штаммом *Bacillus megaterium* WL-3 итурин А и фенгицин А, но не сурфактин, обладали антиоомицетным действием в отношении *P. infestans* [173]. Вырабатываемые бактерией *B. subtilis* EG21 сурфактины (C_{12} по C_{19}) обладали высокими антиоомицетным и зооспорицидным действиями на зооспоры и мицелий *P. infestans*, а также способствовали колонизации гифов патогена бактериальными клетками *in vitro* и *in vivo* [9]. Авторы отмечают, что наибольшим защитным эффектом обладал культуральный фильтрат, а не сами отмытые клетки бактерии. Значительное снижение выработки бацилломицина D, фенгицина и сурфактина обнаружено у мутантов *spo0A* штамма бактерии *B. amyloliquefaciens* fmbJ [159]. Обнаружено, что бацилизин, продуцируемый *B. velezensis* FZB42, имеет решающее значение в защите растений против *P. sojae*, поскольку недостаточный его биосинтез снижал антагонистическую активность бактерии [67]. Вырабатываемые *B. subtilis* не цитотоксичные соединения линейной липопептидной природы оказались эффективны *in vitro* против зооспор *P. capsici*, ухудшая их подвижность и жизнеспособность [164]. Фенгицин В из штамма *B. pumilus* W-7, выделенного из растений перца чили *Capsicum frutescens* L., *in vitro* ингибировал рост мицелия *P. infestans* [175]. Хотя сурфактин, синтезируемый штаммом *B. pumilus* W-7, не влиял непосредственно на радиальный рост мицелия *P. infestans*, его защитная эффективность проявлялась в ингибировании высвобождения спорангиоспор и синергическом, совместно с фенгицином В, воздействии на патогена *in planta*, почти на уровне фунгицида Металаксил [175]. Считают, что антиоо-

мицетный эффект штамма *B. subtilis* QST 713 связан с продукцией итуринов, аграстатинов/плипастатинов и сурфактинов, которые, взаимодействуя друг с другом, подавляют рост мицелия и зародышевых трубочек [115]. В геноме перспективного защитного штамма *B. velezensis* UTB96, выделенного из почвы фисташковых плантаций и способного подавлять рост патогена *P. drechsleri* [60], были обнаружены гены, кодирующие белки, ответственные за синтез всех классов липопептидов [167], а при культивировании в биореакторе этот штамм образовывал до 140 мг/л сурфактина, 620 мг/л итурина А и 45 мг/л фенгицина [167]. Штамм *B. velezensis* SDTB038 в полевых условиях защищал картофель от *P. infestans* [184], но синтезировал только сурфактин, как было определено при помощи времяпролетной масс-спектрометрии, что дало возможность предположить его ведущую роль в защите фитофтороза. В работе [39] было показано образование штаммом *B. subtilis* 26Д, обладающим защитным эффектом против фитофтороза, сурфактинов, содержащих липиды длиной C₁₃ и C₁₅. Штамм *Bacillus mycoides*, выделенный из ризосферы риса и вырабатывающий сурфактин А, проявлял высокую антиоомицетную активность против возбудителя гнили рассады огурцов *P. aphanidermatum* [138].

В то же время в другой работе [148], с использованием не продуцирующих сурфактины мутантных *ppsB*⁻, *srfAC*⁻, и *sfp*⁻ линий регулирующего рост растений штамма *B. subtilis* UD1022 [25], не было обнаружено непосредственного влияния продукции сурфактина на антиоомицетную активность в отношении штамма *P. medicaginis* A2A1 на растениях люцерны. В отношении сурфактина исследователи часто не наблюдали прямого антиоомицетного воздействия, например, для *B. velezensis* 9D-6 [62] и *Bacillus megaterium* WL-3 [103]. Важная роль итурина А в антиоомицетной активности бактерии *B. vallismortis* EXTN-1 против *P. capsici* отмечена и в работе [137]. Обнаружено, что вызванное подавлением гена *sfp* (важный для синтеза сурфактина) снижение содержания итурина А у штамма *B. subtilis* WL-2 приводило к падению антиоомицетной активности в отношении *P. infestans* на 84,9 % [175], так как итурин индуцировал в гифах патогена окислительный стресс, что приводило к повреждению митохондрий и снижению выработки АТФ [175].

От продукта гена *sfp* у бактерий рода *Bacillus* зависит и синтез бацилаена, относящегося к гибридным поликетидно-нерибосомным пептидным метаболитам [95, 38]. Обнаружено, что в зависимости от использованного в эксперименте патогена выработка бактериями сурфактинов может значительно изменяться. Так, например, штамм *B. subtilis* 98S, вырабатывающий комплекс из сурфактина (25 %), итурина (65 %) и фенгицина (10 %), в двойной культуре (*in vitro*) с оомицетом *P. aphanidermatum* образовывал липопептиды в кратно больших количествах, чем при культивировании с грибами

F. oxysporum и *B. cinerea* [32]. Эффект подавления роста мицелия фитопатогенов (на 19–94 %), относящихся к родам *Pythium* и *Phytophthora*, под влиянием эндофитной бактерии *B. subtilis* CAS15 определялся выработкой штаммом сидерофоров катехолатного типа (бацилликтина) [186]. Штаммы *B. cereus* KSL-24 и *B. cereus* KSL-8T, выделенные из ризосферы перца чили (округ Равалпинди, Пакистан), продуцирующие HCN, ауксины и сидерофоры, эффективно подавляли инфекцию, вызываемую *P. capsici*, на растениях перца чили *Capsicum annum* L. и стимулировали их рост [77].

Существует вероятность того, что ингибирование роста мицелия в двойных культурах является результатом продукции вторичных антиоомицетных соединений, таких как, например, дикетопиперазины [97, 161], триоксален и коринан-17-ол [140].

Молекулярный докинг белков штамма *B. velezensis* VB7, выделенных из зоны ингибирования мицелия *P. infestans*, позволил обнаружить ряд бактериальных белков, взаимодействующих с патогенными эффекторами [84]. Эти данные предполагают, что бактерии непосредственно могут вовлекаться в регуляцию механизмов вирулентности патогена, снижая патогенный потенциал оомицет и формируя опосредованную микробиомом устойчивость растений к ним.

ДРУГИЕ ВИДЫ АССОЦИИРОВАННЫХ С РАСТЕНИЯМИ МИКРООРГАНИЗМОВ, ОБЛАДАЮЩИХ АНТИООМИЦЕТНЫМ ПОТЕНЦИАЛОМ

***Paenibacillus* sp.** Обнаружено замедление развития *P. capsici* на растениях перца после их обработки клетками штамма *Paenibacillus polymyxa* SC09-21 [180] и *P. polymyxa* GBR-462 [90]. Штамм бактерии *P. polymyxa* NMA1017, выделенный из ризосферы *Opuntia ficus-indica* L., использовался в качестве биопрепарата для борьбы с *Phytophthora tropicalis* Aragaki & J.Y.Uchida, возбудителем черной гнили стручков *T. cacao* L., выращиваемого в штате Чьяпас, Мексика. В полевых условиях штамм снижал заболеваемость растений какао до 33 % [43]. Предполагают, что защитный эффект почвенного штамма *Paenibacillus ehimensis* KWN38 [128] и *P. polymyxa* NMA1017 [43] против возбудителя фитофтороза тесно связан с их способностью вырабатывать целлюлозолитические ферменты [128]. В отношении штамма *P. polymyxa* E681, использованного для защиты красного перца (*Capsicum annum* L.) от *P. capsici*, показан синтез соединений, близких по структуре к фузарицидину, которые при применении в очищенной форме на 3-недельных растениях способствовали снижению тяжести заболевания [100]. В другой работе авторы предполагают, что выработка 2,3-бутандиола, ацетонина и 2-метил-1-бутанола штаммом *Paenibacillus* sp. UY79

являлась важной при ингибировании радиального роста мицелия *in vitro* *P. sojae*, а также ряда патогенных грибов [45]. В ходе оценки агрополезных свойств штамма бактерии *P. polymyxa* CR1, выделенного из корней кукурузы, был обнаружен высокий уровень антиоомицетной активности в отношении штамма *P. sojae* P6497 *in vitro* [114].

***Streptomyces* spp.** Актиномицеты известны как источники биологически активных метаболитов для различных медицинских и агропромышленных целей [195]. Например, при скрининге 320 актиномицетов из марокканских почв на предмет противогрибковой активности 23 продемонстрировали высокую активность против *Pythium irregulare* Buisman [134]. *Streptomyces vinaceusdrappus* SS14, продуцирующий целлюлазы, проявил высокий уровень ингибирующего действия в отношении *P. capsici* [1]. Штамм бактерии *S. rubrolavendulae* (Yen 1957, Pridham 1970) S4 на уровне фунгицида металаксил защищал проростки амаранта трехцветного от корневых гнилей, вызываемых *P. aphanidermatum* [109]. Из почвы здорового рододендрона был выделен штамм *Streptomyces araujoniae* S-03 с высокой антиоомицетной активностью против *P. cinnamomi* как *in vitro*, так и на растениях рододендрона после их обработки бактериальной культурой [160]. Обнаружен высокий (до 85 %) антиоомицетный эффект штамма *Streptomyces albus* (Rossi Doria, 1891, Waksman & Henrici, 1943) XJC2-1 против *P. capsici* *in vitro* [110].

Важно отметить, что антиоомицетная активность штаммов *Streptomyces* sp. была тесно связана с вырабатываемыми ими метаболитами [61]. В отношении боррелидина в отношении нескольких видов оомицет, включая *P. aphanidermatum*, *Pythium splendens*, *Pythium sylvaticum* W, *P. ultimum* и *P. capsici* [104], а также *P. sojae* [36] такая активность описана. А в геноме штамма *Streptomyces* sp. B5, антагониста в отношении *P. infestans*, *P. capsici* и *P. ultimum*, был обнаружен кластер генов, ответственных за синтез боррелидина [61]. У штамма *Streptomyces plicatus* B4-7 — продуцента боррелидина была обнаружена высокая *in vitro* антиоомицетная активность в отношении *P. capsici* [36]. Противооомицетная активность боррелидина в отношении *P. sojae* может быть обусловлена ингибированием треонил-тРНК-синтетазы (ThrRS) за счет образования комплекса ThrRS-боррелидин [57]. (4S)-4,5-дигидро-4-гидроксигельданамицин (C₂₉H₄₂N₂O₁₀) является одним из важных антиоомицетных соединений, продуцируемых штаммом *S. rochei* C3 [129]. Лидикамицины А и В, продуцируемые *Streptomyces* sp. NEAU-S7GS2, проявляли значительную антагонистическую активность в отношении патогенов *P. infestans*, *P. capsici*, *P. sojae*, *P. ultimum* и *P. aphanidermatum* [178].

Биоконтрольная активность штаммов *Streptomyces* sp. SS14 и IT20 связана не только с

выработкой ими сидерофоров, целлюлазы, непосредственно воздействующим на мицелий патогена, но и с праймированием геномного аппарата хозяина, в частности, индукцией активности генов транскрипционных факторов (WRKY 40) и генов защитных белков [1]. Обнаружено, что штамм *S. rapamycinicus* CQUS011, выделенный из ризосферы картофеля и продуцирующий рапамицин и салициловую кислоту, сильно подавлял вегетативный рост и вирулентность *P. infestans* как в двойной культуре, так и *in planta* [111]. Особенно интересна способность этого ризосферного штамма воздействовать на структуру биоразнообразия ризо- и эндомикробиома в корнях картофеля [111].

В антиоомицетной активности против *P. infestans* ризосферного изолята *Streptomyces* sp. FXP04, генетически близкого к *S. youssoufiensis*, основную роль играл пиерицидин А [55]. Биоактивное соединение 1-карбоксил-6-формил-4,7,9-тригидрокси-феназин из *S. lomondensis* S015 ингибировало рост *P. ultimum* [46]. Выделенные из эндофитной актинобактерии *Streptomyces* sp. neau-D50 метаболиты 3-ацетонилиден-7-пренилиндолин-2-он, 7-изопренилиндол-3-карбоновая кислота, 3-цианометил-6-пренилиндол, 6-изопренилиндол-3-карбоновая кислота и 7,4'-дигидрокси-5-метокси-8-(γ,γ-диметилаллил)-флаванон проявили высокий уровень антиоомицетной активности в отношении *P. capsici* [192]. Показано, что основным действующим антиоомицетным компонентом штамма *Streptomyces atratus* PY-1 оказалось имидное соединение, которое ингибировало *in vitro* рост мицелия *P. capsici* [187].

***Pseudomonas* spp.** Среди ассоциированных с растениями и ризосферных штаммов, относящихся к видам *Pseudomonas* spp., обнаруживаются перспективные формы для биологического контроля оомицетов [18, 121, 137]. Так, суспензия живых клеток изолятов *Pseudomonas aeruginosa*, 1900 B-1, B-10 и B-17, выделенных из ризосферы риса, и их культуральные супернатанты значительно подавляли образование спорангий, высвобождение зооспор и рост мицелия *P. capsici* [194]. Штамм *Pseudomonas rhodesiae* HAI-0804, выделенный с поверхности листьев салата и реализуемый в качестве активного компонента средства биологической борьбы Masterpiece® WP (Nippon Soda Ltd., Япония), обладал высокой защитной активностью против развития корневых гнилей на растениях огурца, вызванных оомицетом *P. ultimum* MAFF425494 [163]. Выделенные из растений *Smilax bona-nox* L. изоляты бактерии *Pseudomonas fluorescences* EA6 и EA14, продуцирующие внеклеточные β-1,3- и β-1,4-глюканазы, подавляли рост *in vitro* оомицет *P. capsici*, *P. cinnamomi*, *P. palmivora*, *P. parasitica*, и *P. tropicalis* [49].

Штаммы *P. fluorescens* NRC1 и *P. fluorescens* NRC3 подавляли рост не только гриба *Rhizoctonia solani*,

но и оомицета *P. capsici* [113]. Изоляты *P. putida* RWPRB03, *P. putida* RBT7 и *P. aeruginosa* AJ-RB13 [77], выделенные из ризосферы перца чили, а также *P. plecoglossicida* YJR13 и *P. putida* YJR92 с поверхности корней перца чили [69] показали ингибирование роста мицелия *P. capsici* в культуре *in vitro*. Показана способность бактерий штаммов *P. fluorescens* BPP 039T и *P. fluorescens* BPP 021V, а также их метаболитов контролировать рост *P. infestans* в совместной культуре *in vitro* и развитие фитофтороза на растениях картофеля *in planta* [146]. Штамм *P. aeruginosa* Ра608 проявлял антагонизм в отношении мицелия *P. capsici* в культуре *in vitro*, а также защищал растения перца от гнилей, вызываемых этим патогеном [106].

Из 200 штаммов *Pseudomonas* spp., проявляющих антагонизм по отношению к *Pyricularia oryzae* Cavara, азотфиксирующие штаммы *P. fluorescens* AI05 и *P. putida* AJ13 обладали также способностью солубилизировать неорганические фосфаты и продуцировать сидерофоры [71]. Эндодитный штамм *P. gessardii* IARL1619, выделенный из корней амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia* L.), проявлял высокий уровень антагонизма в отношении *P. ultimum* T89 *in vitro* и на растениях огурца и салата-латука [12]. Штамм *P. chlororaphis* CP07 эффективно подавлял развитие болезни, вызванной *P. palmivora*, на растениях *T. cacao* [120].

Интересны данные, описывающие механизмы регуляции малыми РНК и регулоном *Rsm* синтеза липопептидов и контроля экспрессии генов, участвующих в механизмах конкуренции в ризосфере растений у обладающей антиоомицетной активностью ризобактерии *P. fluorescens* SS101 [56, 156]. Антагонистическая активность штамма *Pseudomonas* sp. ST-TJ4 к *P. cinnamomi* объясняется выработкой им HCN, пирролнитринов и феназинов, а также летучего органического соединения 1-ундецена [193]. Соединения феназина действительно обладают антиоомицетными свойствами в отношении *Pythium* sp. [15] и *P. infestans* [124]. Кроме того, обнаружено, что феназины, вырабатываемые псевдомонадами, запускают в растениях индуцированную системную устойчивость (ИСУ) к оомицетам у табака [85], бобов и риса [116]. Известно также, что выработка феназинов бактериями способствует более эффективной колонизации ризосферы [188]. Мутантные бактерии штамма *P. chlororaphis* R47, не продуцирующие феназин, обладали худшими биоконтрольными характеристиками в отношении возбудителя фитофтороза, чем исходный штамм [47]. Феназин-продуцирующий штамм *P. fluorescens* (по новой классификации *Pseudomonas synxantha* (Ehrenberg, 1840) Holland, 1920 LBUM223), выделенный из ризосферы земляники, показал значительный антиоомицетный эффект *in vitro* в отношении *P. infestans* по сравнению с не продуцирующим феназин мутантом LBUM636*phzC*- [147]. Делеция гена

phzB (S1Bt23*ΔphzB*) или *phzF* (S1Bt23*ΔphzF*) с помощью CRISPR/Cas9 привела к утрате антагонистического эффекта штамма *P. chlororaphis* subsp. *phenazini* S1Bt23 против *P. ultimum* [40]. Для защиты растений рододендрона и других древесных растений от оомицета *P. cinnamomi*, поражающего листья, исследователи из Китая [93, 159] предлагают штамм *Pseudomonas aurantiaca* ST-TJ4, выделенный из ризосферы тополя. Они считают, что этот штамм нарушает функции мембран мицелия патогена путем продукции различных антиоомицетных метаболитов, в том числе феназина, 2-ундеканона и аммиака [93].

Одним из важных соединений среди антиоомицетных бактериальных метаболитов псевдомонад *P. fluorescens* является 2,4-диацетилфлороглюцин (2,4-DAPG), который, согласно [79], подавлял подвижность зооспор оомицета *Aphanomyces cochlioides* Drechsler посредством нарушения формирования актинового цитоскелета в клетках гиф. В работе [72] показано, что продуценты 2,4-DAPG активно колонизируют корни и подавляют активность почвенных патогенов, конкурируя за органические питательные вещества.

Циклические липо(депси)пептиды, вырабатываемые *Pseudomonas* spp., представляют собой биосурфактанты, которые влияют на подвижность бактерий, образование биопленок, индуцированные защитные реакции у растений, инсектицидную активность [58]. Штамм *Pseudomonas* sp. COW3, содержащий кластер генов бананамидов, кодирующих нерибосомные пептидсинтетазы *banA*, *banB* и *banC*, проявлял антагонистическую активность и микофагию в отношении *P. myriotylum* [133].

Три предполагаемых гибридных кластера, отвечающих за синтез нерибосомальных пептидсинтетаз, были обнаружены только в геномах *Pseudomonas* spp., полностью ингибирующих рост мицелия *P. infestans* [24]: один обнаружен у штамма *P. aridus* R4-34-07, один у *P. synxantha* 2-79 и один у *P. orientalis*. Три идентифицированных гена нерибосомальных пептидсинтетаз необходимы для синтеза циклических липо(депси)пептидов в штамме *P. fluorescens* SBW25, где их выработка играет ключевую роль в подвижности, образовании биопленки и активности против зооспор *P. infestans* [113].

У аборигенных обитателей ризосферы картофеля видов *Pseudomonas* были идентифицированы различные летучие органические соединения (цианистый водород, длинноцепочечные альдегиды, алкены и короткоцепочечные кетоны, а также серосодержащие соединения и некоторые длинноцепочечные кетоны) с высокой антиоомицетной активностью в отношении возбудителя фитофтороза [20]. Например, за высокую активность против *P. parasitica* у штамма *Pseudomonas taiwanensis* MOSEL-RD23 отвечали летучие органические вещества [78].

Обнаружено, что образование летучих соединений 1-ундецена (алкен), диметилсульфида и диметилтрисульфида штаммом *Pseudomonas* sp. S35, ассоциированным с филлосферой картофеля, способствует значительному снижению степени пораженности растений фитофторозом, что авторы связывают с их непосредственной антиоомицетной активностью. При этом эти соединения ингибируют высвобождение зооспор у оомицета [59]. Анализ роли цианида, которому, как ранее полагали, присущи антиоомицетные свойства [47], образуется в культурах псевдомонад *P. putida* R32 и *P. chlororaphis* R47. Использование мутантных линий, не способных синтезировать это летучее соединение, не подтвердило это утверждение [13]. Показано, что 2,5-диметилпиразин, 2-метилпиразин, диметилтрисульфид, 2-этил-5-метилпиразин и 2-этил-3,6-диметилпиразин, образуемые эндофитной бактерией *P. putida* BP25, проявили ингибирующую активность в отношении *P. capsici* [3]. У штамма *P. aeruginosa*, показавшего антагонизм в отношении оомицета *P. palmivora*, во фракции летучих органических соединений обнаружены эйкозаны, гексатриаконтаны, тетратетраконтаны, транс-2-деценовая кислота и 1-фенантрилкарбоновая кислота, 1,2,3,4,4 α ,9,10,10 α -октагидро-1,4 α -диметил-7-(1-метилэтил) [11]. Так же, как и у штаммов *Bacillus* spp., вырабатывающих различные гидролазы, высокой антиоомицетной активностью обладал штамм, синтезирующий глюконазы, *Pseudomonas* sp. EA6, ассоциированный с растением *Smilax bona-nox* L., произрастающим на юге США и в восточной Мексике [50].

***Ochrobactrum pseudogrignonense* Kämpf.** Штамм *Ochrobactrum pseudogrignonense* NC1 значительно ингибировал рост мицелия и образование зооспор *P. capsici*, *P. infestans*, *P. parasitica* и *P. sojae* [105], что предполагает возможность использования этой бактерии в качестве средства биоконтроля для борьбы с фитофторозом.

***Lactobacillus* spp.** Было предложено использовать *Lactobacillus plantarum* O2 для защиты плодов перца от *P. capsici* во время их хранения [75]. Обработка культуральным фильтратом этого штамма тормозила не только потерю веса загруженной на хранение продукции, но и развитие болезни, вызываемой *P. capsici*. Ряд штаммов *Lactobacillus* spp., выделенных из ферментированных зеленых оливок, характеризовались высокой фунгистатической активностью, а штаммы *Lactobacillus brevis* 14 и *L. plantarum* 62 проявили четкий антиоомицетный эффект на наиболее высоковирулентном по отношению к оливковым деревьям изоляте *P. infestans*, собранном на равнине Триффа, к востоку от Марокко [8].

***Lysobacter* spp.** Бактерии рода *Lysobacter* spp. были описаны как группа, занимающая широкий спектр экологических ниш, связанных с растениями, и обладающая потенциалом для использования

в качестве средств биологической борьбы с болезнями растений. Так, штамм *Lysobacter antibioticus* Christensen & Cook, 1978 HS124 защищал растения перца от *P. capsici*, что связано с выработкой им 4-гидроксифенилуксусной кислоты и ряда гидролаз [96], а штамм *Lysobacter enzymogenes* Christensen & Cook, 1978 3.1T8, выделенный из ризосферы огурца, подавлял оомицет *P. aphanidermatum*, вызывающий увядание сахарной свеклы [54]. Было обнаружено, что штамм *Lysobacter* sp. SB-K88 снижал развитие вызываемого *A. cochlioides* Drechsler увядания у сахарной свеклы и шпината за счет антибиоза и характерной колонизации корней [80].

Поломка у *L. enzymogenes* C3 гена *clp*, высоко гомологичного гену бактериальной ацетилтрансферазы, приводила к потере защитной активности бактерии против *P. ultimum* [91]. Штамм *L. enzymogenes* OH11, синтезирующий термостабильный противогрибковый фактор HSAF, предлагается в качестве защитного средства против *P. sojae*, *P. capsici* и *P. infestans* [103].

***Burkholderia* spp.** Выделенный из плауна *Huperzia serrata* (Thunb.) Trevis. штамм *Burkholderia* spp. H-6 *in vitro* подавлял рост мицелия *P. capsici*, а также в условиях закрытого грунта защищал рассаду перца от фитофтороза [74]. Штамм *Paraburkholderia* sp. NhPBG1, выделенный из плотоядного растения *Nepenthes* sp., подавлял рост оомицета *P. aphanidermatum* на агаровых пластинах, а также колонизацию этим патогеном корневищ имбиря [145]. Сепацин А (фуранон), вырабатываемый *Burkholderia ambifaria*, защищает растения гороха от *P. ultimum* [126].

Из 200 бактериальных эндофитов, выделенных из растений женьшеня (*Panax ginseng* Meyer), штамм *Burkholderia stabilis* EB159 (PG159) проявил наибольшую ингибирующую активность к *P. cactorum* и *Pythium* sp. [42]. Авторы полагают, что защитный эффект этой бактерии кроме антагонистического воздействия на патогены связан также с активацией в листьях растений, обработанных штаммом PG159, компонентов фитоиммунного потенциала.

***Serratia* sp.** Высокую защитную активность против *P. aphanidermatum* в культуре *in vitro* и *in planta* проявили эндофитные бактерии штамма *Serratia marcescens* Bizio, NhPB1, выделенные из растений *Nepenthes* sp. Показано, что у этого бактериального штамма важное место в биоконтрольной активности могут играть такие метаболиты, как летучие органические соединения: пальмитиновая кислота, додеканамид, 9-октадеценамид, 2,4-ди-трет-бутилфенол (2,4-ДТБФ) и цикло-(L-лейцил-L-тирозил), а также салициловая кислота [144]. Колонизация растений огурца *Cucumis sativus* L. штаммом *Serratia plymuthica* HRO-C48, продуцирующим N-acyl-homoserine lactones, защищала их от выпревания, вызванного *P. aphanidermatum* [136].

РАЗВИТИЕ ПОДХОДОВ К КОНСТРУИРОВАНИЮ АГЕНТОВ БИОКОНТРОЛЯ НА ОСНОВЕ АССОЦИИРОВАННЫХ С РАСТЕНИЯМИ МИКРООРГАНИЗМОВ

К недостаткам биопестицидов можно отнести более низкую скорость негативного воздействия на физиологию вредных организмов по сравнению с обычными химическими пестицидами, требовательность к определенным стадиям онтогенеза растения-хозяина и условиям окружающей среды [42, 70]. Перед исследователями стоит в этой связи задача не только поиска штаммов-кандидатов для применения в качестве агентов биоконтроля, но и конструирования различными методами оптимальных биопрепаратов с комплексом заданных свойств.

Важно, что бактериальные препараты могут быть использованы в комбинации с химическими веществами, в том числе — с пестицидами. Так, сочетание 0,5 % хитиновых олигомеров с клетками *B. subtilis* HS93 значительно (на 62 и 70 % соответственно) уменьшило развитие корневой гнили перца (*C. annuum*), вызванного *P. capsici*, по сравнению с контрольными растениями [4]. Точно также показано усиление защитного эффекта штамма *B. subtilis* H17-16 в смеси с хитозаном [191]. В полевых условиях композиция с низкой концентрацией фунгицида флуопимонида и высокой — бактерий *B. velezensis* SDTB038 проявила себя как эффективное средство против фитофтороза [184].

Так как микробиом растения является лабильной системой из множества видов и штаммов микроорганизмов то, очевидно, встает вопрос о возможности конструирования таких искусственных микробиомов. Оценка 9 штаммов бактерий *Pseudomonas* sp. в отдельности и в виде консорциума показала, что при составлении смеси эффективность защиты растений картофеля штаммами синергически повышается [47]. Использование 2 штаммов *B. safensis* RGM 2450 и *B. siamensis* RGM 2529 совместно проявляло синергический защитный эффект против *P. cinnamomi* на растениях томата [11]. Выявлена высокая биоконтрольная активность метаболитов после совместного культивирования штаммов гриба *Trichoderma asperellum* HG1 и бактерии *B. subtilis* Trb55, в частности октилинонина, против *P. nicotianae* [107]. Использование консорциума актиномицетов *Micromonospora carbonacea*, синтезирующих антибиотик, оказывало синергический эффект в подавлении корневой гнили *P. cinnamomi* у *Banksia grandis* Willd. [51].

После предварительной оценки антагонистической активности против патогенов *in vitro* штаммы предлагаются реинокулировать (эволюционировать) через растения — потенциальных хозяев, для формирования у микроорганизмов совместимых взаимоотношений с ними [34]. Авторы полагают, что после проведения таких этапов

потенциальный биозащитный агент становится более эффективным именно на этих растениях. Ранее в работе [139] было проведено реинокулирование штамма *B. subtilis* 26Д через пробирочные безвирусные растения картофеля, что увеличило антагонистическую активность полученной линии к *P. infestans* по сравнению с материнскими (исходными) колониями, длительно культивируемыми на питательных средах в лабораторных условиях. Турецкие исследователи [135] показали эффективную защиту растений перца от *P. capsici* консорциумом, полученным из различных изолятов *Pseudomonas* sp., выделенных из корней перца, клубники, капусты, цветной капусты, брокколи, фасоли и редиса.

Генно-инженерное конструирование линий микроорганизмов, характеризующихся способностью усиливать продукцию метаболитов и/или даже формировать новые формы соединения, не свойственные диким формам, в том числе редактирование генома с помощью CRISPR/Cas систем, еще одно перспективное направление инжиниринга агентов биоконтроля [37, 44, 172]. Таким образом, в настоящее время представлен широкий спектр возможностей для создания экологически безопасных средств защиты растений от оомицетов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования ассоциированных с растениями микроорганизмов, в особенности, высокоспециализированных в отношении растений эндофитных штаммов, открывают перспективы для разработки будущих средств защиты растений, предлагая инновационные стратегии для повышения эффективности, специфичности и экологической устойчивости агроценозов. В настоящее время рациональное конструирование таких консорциумов может осуществляться с помощью отбора микроорганизмов и основано на постепенном отборе ключевых микроорганизмов из образцов окружающей среды (почвы, ризосферы, эндосферы растений) на основе физиологического и функционального скрининга, возможно, с последующим усовершенствованием методами генетической инженерии и искусственного отбора. Использование рационально спроектированных консорциумов для защиты растений от патогенов, в том числе и оомицетной природы, является более перспективным подходом, связанным не только с большим разнообразием эффектов, вызываемых микроорганизмами, но и с выработкой в таком состоянии более разнообразных метаболитов, формированием под их влиянием более эффективного фитоадаптивного потенциала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ/REFERENCES

1. Abbasi S., Safaie N., Sadeghi A., Shamsbakhsh M. Tissue-specific synergistic bio-priming of pepper by two *Streptomyces* species against *Phytophthora capsici*. *PLoS One*, 2020, vol. 15, no. 3, pp. e0230531. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230531>
2. Abd-El-Kareem F., Elshahawy I. E., Abd-Elgawad M. M. Application of *Bacillus pumilus* isolates for management of black rot disease in strawberry. *Egypt. J. Biol. Pest Control*, 2021, vol. 31, pp. 25. <https://doi.org/10.1186/s41938-021-00371-z>
3. Agisha V. N., Kumar A., Eapen S. J., Sheoran N., Suseelabhai R. Broad-spectrum antimicrobial activity of volatile organic compounds from endophytic *Pseudomonas putida* BP25 against diverse plant pathogens. *Biocontrol Sci. Technol.*, 2019, vol. 29, no. 11, pp. 1069–1089. <https://doi.org/10.1080/09583157.2019.1657067>
4. Ahmed A. S., Ezziyani M., Sánchez C. P., Candela M. E. Effect of chitin on biological control activity of *Bacillus* spp. and *Trichoderma harzianum* against root rot disease in pepper (*Capsicum annum*) plants. *Eur. J. Plant Pathol.*, 2003, vol. 109, no. 6, pp. 633–637. <https://doi.org/10.1023/A:1024734216814>
5. Ajuna H. B., Lim H. I., Moon J. H. *et al.* The prospect of hydrolytic enzymes from *Bacillus* species in the biological control of pests and diseases in forest and fruit tree production. *Int. J. Mol. Sci.*, 2023, vol. 24, no. 23, pp. 16889. <https://doi.org/10.3390/ijms242316889>
6. Al-Rahbi B., Ali A., Al-Sadi A. M. *et al.* Effectiveness of endophytic and rhizospheric bacteria from *Moringa* spp. in controlling *Pythium aphanidermatum* damping-off of cabbage. *Plants*, 2023, vol. 12, no. 3, pp. 668. <https://doi.org/10.3390/plants12030668>
7. Al-Shuaibi B. K., Kazerooni E. A., Hussain S., Velazhahan R., Al-Sadi A. M. Plant-disease-suppressive and growth-promoting activities of endophytic and rhizobacterial isolates associated with *Citrullus colocynthis*. *Pathogens*, 2023, vol. 12, no. 11, pp. 1275. <https://doi.org/10.3390/pathogens12111275>
8. Alaoui K., Chafik Z., Arabi M., Abouloifa H., Asehraou A., Chaoui J. *et al.* Characteristics of pulse electrodeposited AgGaS₂ thin films for photovoltaic application. *Mater. Today Proc.*, 2021, vol. 45, no. 8, pp. 7725–7733. <https://doi.org/10.1016/j.matpr.2021.03.410>
9. Alfiky A., L'Haridon F., Abou-Mansour E., Weisskopf L. Disease inhibiting effect of strain *Bacillus subtilis* EG21 and its metabolites against potato pathogens *Phytophthora infestans* and *Rhizoctonia solani*. *Phytopathology*, 2022, vol. 112, no. 10, pp. 2099–2109. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-12-21-0530-R>
10. Alsultan W., Vadamalai G., Khairulmazmi A. *et al.* Isolation, identification and characterization of endophytic bacteria antagonistic to *Phytophthora palmivora* causing black pod of cocoa in Malaysia. *Eur. J. Plant Pathol.*, 2019, vol. 155, no. 4, pp. 1077–1091. <https://doi.org/10.1007/s10658-019-01834-8>
11. Altimira F., Godoy S., Arias-Aravena M., Araya B. *et al.* Genomic and experimental analysis of the biostimulant and antagonistic properties of phytopathogens of *Bacillus safensis* and *Bacillus siamensis*. *Microorganisms*, 2022, vol. 10, no. 4, pp. 670. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10040670>
12. Amaradasa B. S., Mei C., He Y., Chretien R. L., Doss M., Durham T. Biocontrol potential of endophytic *Pseudomonas* strain IALR1619 against two *Pythium* species in cucumber and hydroponic lettuce. *PLoS One*, 2024, vol. 19, no. 2, pp. e0298514. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0298514>
13. Anand A., Chinchilla D., Tan C., Mène-Saffrané L., L'Haridon F., Weisskopf L. Contribution of hydrogen cyanide to the antagonistic activity of *Pseudomonas* strains against *Phytophthora infestans*. *Microorganisms*, 2020, vol. 8, no. 8, pp. 1144. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8081144>
14. Anand A., Weisskopf L. & De Vrieze M. The Gram-Negative Side of Microbial Biocontrol Agents: *Pseudomonas* Spp., in: *Microbial Biocontrol Agents: Developing Effective Biopesticides*, CABI Books, 2022, <https://doi.org/10.1079/9781789249200.0006>
15. Anjaiah V., Koedam N., Nowak-Thompson B. *et al.* Involvement of phenazines and anthranilate in the antagonism of *Pseudomonas aeruginosa* PNA1 and Tn5 derivatives toward *Fusarium* spp. and *Pythium* spp. *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 1998, vol. 11, no. 9, pp. 847–854. <https://doi.org/10.1094/MPMI.1998.11.9.847>
16. Anjum M. Z., Ghazanfar M. U., Hussain I. Bio-efficacy of *Trichoderma* isolates and *Bacillus subtilis* against root rot of muskmelon (*Cucumis melo* L.) caused by *Phytophthora drechsleri* under controlled and field conditions. *Pak. J. Bot.*, 2019, vol. 51, no. 5, pp. 1877–1882. [https://doi.org/10.30848/PJB2019-5\(29\)](https://doi.org/10.30848/PJB2019-5(29))
17. Aravind R., Kumar A., Eapen S. J., Ramana K. V. Endophytic bacterial flora in root and stem tissues of black pepper (*Piper nigrum* L.) genotype: isolation, identification and evaluation against *Phytophthora capsici*. *Lett. Appl. Microbiol.*, 2009, vol. 48, no. 1, pp. 58–64. <https://doi.org/10.1111/j.1472-765X.2008.02486.x>
18. Arrebola E., Tienda S., Vida C., de Vicente A., Cazorla F. M. Fitness features involved in the biocontrol interaction of *Pseudomonas chlororaphis* with host plants: the case study of PcPCL1606. *Front. Microbiol.*, 2019, vol. 10, pp. 719. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00719>

19. Azimova N. Sh., Khamidova Kh. M., Khalilov I. M., Elansky S. N., Chudinova E. M., Karimov Kh. H. *et al.* Antagonistic potential of bacterial strains of the genera *Bacillus* and *Pseudomonas* and fungi of the genus *Trichoderma* isolated in Uzbekistan against *Phytophthora infestans*. *Mycology and Phytopathol.*, 2024, vol. 58, no. 1, pp. 36–43. <https://doi.org/10.31857/S0026364824010049>
20. Bailly A., Weisskopf L. Mining the volatiles of plant-associated microbiota for new biocontrol solutions. *Front. Microbiol.*, 2017, vol. 8, pp. 1638. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01638>
21. Benavent-Celma C., López-García N., Ruba T. *et al.* Current practices and emerging possibilities for reducing the spread of Oomycete pathogens in terrestrial and aquatic production systems in the European Union. *Fungal Biol. Rev.*, 2022, vol. 40, pp. 19–36. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2021.10.001>
22. Ben Ayed H., Hmidet N., Béchet M. *et al.* Identification and biochemical characteristics of lipopeptides from *Bacillus mojavensis* A21. *Process Biochem.*, 2014, vol. 49, no. 10, pp. 1699–1707. <https://doi.org/10.1016/j.procbio.2014.07.001>
23. Bhusal B., Mmbaga M. T. Biological control of *Phytophthora* blight and growth promotion in sweet pepper by *Bacillus* species. *Biol. Control*, 2020, vol. 150, pp. 104373. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104373>
24. Biessy A., Novinscak A., St-Onge R., Léger G., Zboralski A., Filion M. Inhibition of three potato pathogens by phenazine-producing *Pseudomonas* spp. is associated with multiple biocontrol-related traits. *mSphere*, 2021, vol. 6, no. 2, pp. e00427–21. <https://doi.org/10.1128/mSphere.00427-21>
25. Bishnoi U., Polson S. W., Sherrier D. J., Bais H. P. Draft genome sequence of a natural root isolate, *Bacillus subtilis* UD1022, a potential plant growth-promoting biocontrol agent. *Genome Announc.*, 2015, vol. 3, no. 4, pp. e00696–15. <https://doi.org/10.1128/genomeA.00696-15>
26. Bolívar-Anillo H. J., Gonzalez Rodriguez V. E., Almeida G., Izquierdo-Bueno I., Moraga J., Carbú M. *et al.* Agro-economic risks of *Phytophthora* and an effective biocontrol approach. In: *Agro-Economic Risks of Phytophthora and an Effective Biocontrol Approach* / Ed. W. M. H. Abdulkhair. London: IntechOpen, 2021, p. 59. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-822919-4.00008-4>
27. Bouchard-Rochette M., Machrafi Y., Cossus L. *et al.* *Bacillus pumilus* PTB180 and *Bacillus subtilis* PTB185: production of lipopeptides, antifungal activity, and biocontrol ability against *Botrytis cinerea*. *Biol. Control*, 2022, vol. 170, pp. 104925. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2022.104925>
28. Bourret T., Fajardo S.N., Frankel S., Rizzo D. Cataloging *Phytophthora* species of agriculture, forests, horticulture, and restoration outplantings in California, U.S.A.: a sequence-based meta-analysis. *Plant Dis.*, 2022, vol. 107, no. 1, pp. 67–75. <https://doi.org/10.1094/PDIS-01-22-0187-RE>
29. Bruisson S., Zufferey M., L'Haridon F., Trutmann E. *et al.* Endophytes and epiphytes from the grapevine leaf microbiome as potential biocontrol agents against phytopathogens. *Front. Microbiol.*, 2019, vol. 10, pp. 2726. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02726>
30. Cao S., Chen F., Dai Y., Zhao Z., Jiang B., Pan Y., Gao Z. Characterization and evaluation of *Bacillus altitudinis* BS-4 as a novel potential biocontrol agent against *Phytophthora sojae* in soybean. *Trop. Plant Pathol.*, 2024, vol. 49, pp. 384–399. <https://doi.org/10.1007/s40858-024-00637-5>
31. Caulier S., Gillis A., Colau G. *et al.* Versatile antagonistic activities of soil-borne *Bacillus* spp. and *Pseudomonas* spp. against *Phytophthora infestans* and other potato pathogens. *Front. Microbiol.*, 2018, vol. 9, pp. 143. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00143>
32. Cawoy H., Debois D., Franzil L., De Pauw E., Thonart P., Ongena M. Lipopeptides as main ingredients for inhibition of fungal phytopathogens by *Bacillus subtilis/amyloliquefaciens*. *Microb. Biotechnol.*, 2015, vol. 8, no. 2, pp. 281–295. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.12238>
33. Chang W. T., Hsieh C. H., Hsieh H. S. Lignocellulose-degrading enzyme production by white-rot *Basidiomycetes* isolated from the forests of Georgia. *World J. Microbiol. Biotechnol.*, 2009, vol. 25, no. 3, pp. 375–383. <https://doi.org/10.1007/s11274-008-9897-x>
34. Charron-Lamoureux V., Lebel-Beaucage S., Pomerleau M., Beaugard P. B. R. Rooting for success: Evolutionary enhancement of *Bacillus* for superior plant colonization. *Microb. Biotechnol.*, 2024, vol. 17, no. 9, pp. e70001. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.70001>
35. Cheffi M., Chenari Bouket A., Alenezi F. N. *et al.* *Olea europaea* L. root endophyte *Bacillus velezensis* OEE1 counteracts oomycete and fungal harmful pathogens and harbours a large repertoire of secreted and volatile metabolites and beneficial functional genes. *Microorganisms*, 2019, vol. 7, no. 9, pp. 314. <https://doi.org/10.3390/microorganisms7090314>
36. Chen Y. Y., Chen P. C., Tsay T. T. The biocontrol efficacy and antibiotic activity of *Streptomyces plicatus* on the oomycete *Phytophthora capsici*. *Biol. Control*, 2016, vol. 98, pp. 34–42. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2016.02.011>

37. Chen W, Li X, Ma X, Chen S, Kang Y, Yang M, Huang F, Wan X. Simultaneous hydrolysis with lipase and fermentation of rapeseed cake for iturin A production by *Bacillus amyloliquefaciens* CX-20. *BMC Biotechnol.*, 2019, vol. 19(1), pp. 98–121. <https://doi.org/10.1186/s12896-019-0591-x>
38. Chen X. H., Vater J., Piel J., Franke P., Scholz R., Schneider K. Structural and functional characterization of three polyketide synthase gene clusters in *Bacillus amyloliquefaciens* FZB 42. *J. Bacteriol.*, 2006, vol. 188, pp. 4024–4036. <https://doi.org/10.1016/j.str.2017.05.011>
39. Cherepanova E. A., Galyautdinov I. V., Burkhanova G. F., Maksimov I. V. Isolation and identification of lipopeptides of *Bacillus subtilis* 26D. *Appl. Biochem. Microbiol.*, 2021, vol. 57, no. 5, pp. 636–642. <https://doi.org/10.1134/S0003683821050033>
40. Chi S. I., Akuma M., Xu R., Plante V., Hadinezhad M., Tambong J. T. Phenazines are involved in the antagonism of a novel subspecies of *Pseudomonas chlororaphis* strain S1Bt23 against *Pythium ultimum*. *Sci. Rep.*, 2024, vol. 14, no. 1, pp. 20517. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-71418-y>
41. Chowdhury M. E. K., Bae H. Conservation biological control using selective insecticides — a valuable tool for IPM. *Biol. Control*, 2018, vol. 126, pp. 97–108. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.07.012>
42. Cho K. M., Hong S. Y., Lee S. M. *et al.* Endophytic bacterial communities in ginseng and their antifungal activity against pathogens. *Microb. Ecol.*, 2007, vol. 54, no. 2, pp. 341–351. <https://doi.org/10.1007/s00248-007-9208-3>
43. Chávez-Ramírez B., Rodríguez-Velázquez N. D., Mondragón-Talonia C. M. *et al.* *Paenibacillus polymyxa* NMA1017 as a potential biocontrol agent of *Phytophthora tropicalis*, causal agent of cacao black pod rot in Chiapas, Mexico. *Antonie van Leeuwenhoek*, 2021, vol. 114, no. 1, pp. 55–68. <https://doi.org/10.1007/s10482-020-01498-z>
44. Clermon N., Lerat S., Beaulieu C. Genome shuffling enhances biocontrol abilities of *Streptomyces* strains against two potato pathogens. *J. Appl. Microbiol.*, 2011, vol. 111, pp. 671–682. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2011.05078.x>
45. Costa A., Corallo B., Amarell V. *et al.* *Paenibacillus* sp. strain UY79, isolated from a root nodule of *Arachis villosa*, displays a broad spectrum of antifungal activity. *Appl. Environ. Microbiol.*, 2022, vol. 88, no. 2, pp. e01645-21. <https://doi.org/10.1128/AEM.01645-21>
46. Deng R. X., Zhang Z., Li H. L., Wang W., Hu H. B., Zhang X. H. Identification of a novel bioactive phenazine derivative and regulation of *phoP* on its production in *Streptomyces lomondensis* S015. *J. Agric. Food Chem.*, 2021, vol. 69, no. 3, pp. 974–981. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.0c06498>
47. De Vrieze M., Varadarajan A. R., Schneeberger K., Bailly A., Rohr R. P., Ahrens C. H. Linking comparative genomics of nine potato-associated *Pseudomonas* isolates with their differing biocontrol potential against late blight. *Front. Microbiol.*, 2020, vol. 11, pp. 857. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.00857>
48. Ding H., Mo W. Whole genome sequence of *Bacillus velezensis* strain GUMT319: a potential biocontrol agent against tobacco black shank disease. *Front. Microbiol.*, 2021, vol. 12, pp. 658113. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.658113>
49. El-Sayed A. S. A., Akbar A., Iqar I., Ali R., Norman D., Brennan M. A glucanolytic *Pseudomonas* sp. associated with *Smilax bona-nox* L. displays strong activity against *Phytophthora parasitica*. *Microbiol. Res.*, 2018, vol. 207, pp. 140–152. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2017.11.018>
50. El-Sayed AS, Ruff LE, Ghany SE, Ali GS, Esener S. Molecular and Spectroscopic Characterization of *Aspergillus flavipes* and *Pseudomonas putida* L-Methionine γ -Lyase in Vitro. *Appl Biochem Biotechnol.*, 2017, vol. 181(4), pp. 1513-1532. <https://doi.org/10.1007/s12010-016-2299-x>
51. El-Tarabily K. A., Sykes M. L., Kurtböke I. D., Hardy G. E. S. J., Barbosa A. M., Dekker R. F. H. Synergistic effects of a cellulase-producing *Micromonospora carbonacea* and an antibiotic-producing *Streptomyces violascens* on the suppression of *Phytophthora cinnamomi* root-rot of *Banksia grandis*. *Can. J. Bot.*, 1996, vol. 74, no. 4, pp. 618–624. <https://doi.org/10.1139/b96-078>
52. Ercole T. G., Bonotto D. R., Hungria M., Kava V. M., Galli L. V. The role of endophytic bacteria in enhancing plant growth and health for sustainable agriculture. *Antonie van Leeuwenhoek*, 2025, vol. 118, no. 7, pp. 88. <https://doi.org/10.1007/s10482-025-02100-0>
53. Fesel P.H., Zuccaro A. β -glucan: crucial component of the fungal cell wall and elusive MAMP in plants. *Fungal Genet. Biol.*, 2016, vol. 90, pp. 53–60. <https://doi.org/10.1016/j.fgb.2015.12.004>
54. Folman L. B., Postma J., van Veen J. A. Characterisation of *Lysobacter enzymogenes* (Christensen and Cook 1978) strain 3.1T8, a powerful antagonist of fungal diseases of cucumber. *Microbiol. Res.*, 2003, vol. 158, no. 2, pp. 107–115. <https://doi.org/10.1078/0944-5013-00185>
55. Fu X., Liu S., Ru J., Tang B. *et al.* Biological control of potato late blight by *Streptomyces* sp. FXP04 and potential role of secondary metabolites. *Biol. Control*, 2022, vol. 169, pp. 104891. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2022.104891>

56. Gallegos M. T., Garavaglia M., Valverde C. Small regulatory RNAs of the Rsm clan in *Pseudomonas*. *Mol. Microbiol.*, 2024, vol. 122, no. 4, pp. 563–582. <https://doi.org/10.1111/mmi.15313>
57. Gao Y. M., Wang X. J., Zhang J. *et al.* Borrelidin, a potent antifungal agent: insight into the antifungal mechanism against *Phytophthora sojae*. *J. Agric. Food Chem.*, 2012, vol. 60, no. 39, pp. 9874–9881. <https://doi.org/10.1021/jf302857x>
58. Geudens N., Martins J. C. Cyclic lipodepsipeptides from *Pseudomonas* spp. biological Swiss-army knives. *Front. Microbiol.*, 2018, vol. 9, pp. 1867. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01867>
59. Gfeller A., Fuchsmann P., De Vrieze M., Gindro K., Weisskopf L. Bacterial volatiles known to inhibit *Phytophthora infestans* are emitted on potato leaves by *Pseudomonas* strains. *Microorganisms*, 2022, vol. 10, no. 8, pp. 1510. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10081510>
60. Ghasemi S., Ahmadzadeh M. Optimisation of a cost-effective culture medium for the large-scale production of *Bacillus subtilis* UTB96. *Arch. Phytopathol. Plant Prot.*, 2013, vol. 46, no. 13, pp. 1552–1563. <https://doi.org/10.1080/03235408.2013.771469>
61. Gillon A., Abdelrahman O., Abou-Mansour E. *et al.* Comparative genomic and metabolomic study of three *Streptomyces* sp. differing in biological activity. *MicrobiologyOpen*, 2023, vol. 12, no. 6, pp. e1389. <https://doi.org/10.1002/mbo3.1389>
62. Grady E. N., MacDonald J., Ho M. T. *et al.* Characterization and complete genome analysis of the surfactin-producing, plant-protecting bacterium *Bacillus velezensis* 9D-6. *BMC Microbiol.*, 2019, vol. 19, no. 1, pp. 5. <https://doi.org/10.1186/s12866-018-1380-8>
63. Gravel V., Martinez C., Antoun H., Tweddell R. J. Control of greenhouse tomato root rot (*Pythium ultimum*) in hydroponic systems, using plant-growth promoting microorganisms. *Canadian J. Plant Pathol.*, 2006, vol. 28, no. 3, pp. 475–483. <https://doi.org/10.1080/07060660609507322>
64. Grekova A.B., Pobedinskaya M.A., Chudinova E.M., Elansky S.N. Resistance of *Phytophthora infestans* to fungicide mandipropamid. *Mycology and Phytopathology*, 2021, vol. 55, no. 4, pp. 291–296. <https://doi.org/10.31857/S0026364821040048>
65. Guo D., Yuan C., Luo Y. *et al.* Biocontrol of tobacco black shank disease (*Phytophthora nicotianae*) by *Bacillus velezensis* Ba168. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 2020, vol. 165, pp. 104523. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2020.01.004>
66. Hamaoka K., Aoki Y., Suzuki S. Isolation and characterization of endophyte *Bacillus velezensis* KOF112 from grapevine shoot xylem as biological control agent for fungal diseases. *Plants*, 2021, vol. 10, no. 9, pp. 1815. <https://doi.org/10.3390/plants10091815>
67. Han X., Shen D., Xiong Q. *et al.* The plant-beneficial rhizobacterium *Bacillus velezensis* FZB42 controls the soybean pathogen *Phytophthora sojae* due to bacilysin production. *Appl. Environ. Microbiol.*, 2021, vol. 87, no. 9, pp. e01601-20. <https://doi.org/10.1128/AEM.01601-21>
68. Hardham A.R., Blackman L.M. *Phytophthora cinnamomi*. *Mol. Plant Pathol.*, 2018, vol. 19, no. 2, pp. 260–285. <https://doi.org/10.1111/mpp.12568>
69. Hashemi M., Tabet D., Sandroni M., Benavent-Celma C., Seematti J., Andersen C.B. *et al.* The hunt for sustainable biocontrol of Oomycete plant pathogens, a case study of *Phytophthora infestans*. *Fungal Biol. Rev.*, 2022, vol. 40, pp. 53–69. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2021.11.003>
70. Hashemi M., Tabet D., Sandroni M. *et al.* The hunt for sustainable biocontrol of oomycete plant pathogens, a case study of *Phytophthora infestans*. *Fungal Biol. Rev.*, 2022, vol. 40, pp. 53–69. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2021.11.003>
71. Hernandez-Rodriguez A., Acebo-Guerrero Y., Fernandez G. P., Diaz de la Osa A., Restrepo-Franco G. M. Characterization of fluorescent *Pseudomonas* from *Oryza sativa* L. rhizosphere with antagonistic activity against *Pyricularia oryzae* (SACC.). *Afr. J. Biotechnol.*, 2018, vol. 17, no. 38, pp. 1196–1206. <https://doi.org/10.5897/ajb2018.16478>
72. Heydari A., Pessarakli M. A review on biological control of fungal plant pathogens using microbial antagonists. *J. Biol. Sci.*, 2010, vol. 10, no. 4, pp. 273–290. <https://doi.org/10.3923/jbs.2010.273.290>
73. He H., Zhai Q., Tang Y., Gu X., Pan H., Zhang H. Effective biocontrol of soybean root rot by a novel bacterial strain *Bacillus siamensis* HT1. *Physiol. Mol. Plant Pathol.*, 2023, vol. 125, pp. 101984. <https://doi.org/10.1016/j.pmp.2023.101984>
74. Ho H.H. The taxonomy and biology of *Phytophthora* and *Pythium*. *J. Bacteriol. Mycol. Open Access*, 2018, vol. 6, no. 1, pp. 40–45. <https://doi.org/10.15406/jbmoa.2018.06.00174>
75. Huang J., Sun R., Cao X. *et al.* Preservation effect of *Lactobacillus plantarum* O2 fermentation supernatant on postharvest pepper and its induced resistance to *Phytophthora capsici*. *Plant Physiol. Biochem.*, 2023, vol. 204, pp. 108098. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2023.108098>

76. Huang L., Fu Y., Liu Y. *et al.* Global insights into endophytic bacterial communities of terrestrial plants: Exploring the potential applications of endophytic microbiota in sustainable agriculture. *Sci. Total Environ.*, 2024, vol. 927, pp. 172231. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.172231>
77. Hyder S., Gondal A. S., Rizvi Z. F. *et al.* Characterization of native plant growth promoting rhizobacteria and their anti-oomycete potential against *Phytophthora capsici* affecting chilli pepper (*Capsicum annum* L.). *Sci. Rep.*, 2020, vol. 10, no. 1, pp. 13859. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-69410-3>
78. Iqar I., Numan M., Khan T., Shinwari Z. K., Ali G. S. LC–MS/MS-based profiling of bioactive metabolites of endophytic bacteria from *Cannabis sativa* and their anti-*Phytophthora* activity. *Antonie van Leeuwenhoek*, 2021, vol. 114, no. 8, pp. 1165–1179. <https://doi.org/10.1007/s10482-021-01586-8>
79. Islam M. T., Fukushi Y. Characterization of a recombinant cold-adapted purine nucleoside phosphorylase and its application in ribavirin bioconversion. *World J. Microbiol. Biotechnol.*, 2011, vol. 27, no. 8, pp. 1163–1170. <https://doi.org/10.1007/s11274-010-0564-7>
80. Islam M. T., Hashidoko Y., Deora A., Ito T., Tahara S. Suppression of damping-off disease in host plants by the rhizoplane bacterium *Lysobacter* sp. strain SB-K88 is linked to plant colonization and antibiosis against soilborne Peronosporomycetes. *Appl. Environ. Microbiol.*, 2005, vol. 71, no. 7, pp. 3786–3796. <https://doi.org/10.1128/AEM.71.7.3786-3796.2005>
81. Ivanov A. A., Ukladov E. O., Golubeva T. S. *Phytophthora infestans*: an overview of methods and attempts to combat late blight. *J. Fungi (Basel)*, 2021, vol. 7, no. 12, pp. 1071. <https://doi.org/10.3390/jof7121071>
82. Jamal Q., Lee Y. S., Jeon H. D., Park Y. K., Kim K. Y. Isolation and biocontrol potential of *Bacillus amyloliquefaciens* Y1 against fungal plant pathogens. *Korean J. Soil Sci. Fert.*, 2015, vol. 48, no. 5, pp. 485–491. <https://doi.org/10.7745/KJSSF.2015.48.5.485>
83. Judelson H. S. Metabolic diversity and novelties in the Oomycetes. *Annu. Rev. Microbiol.*, 2017, vol. 71, pp. 21–39. <https://doi.org/10.1146/annurev-micro-090816-093609>
84. Kadiri M., Sevugapperumal N., Nallusamy S., Ragunathan J., Ganesan M. V., Alfarraj S. *et al.* Pan-genome analysis and molecular docking unveil the biocontrol potential of *Bacillus velezensis* VB7 against *Phytophthora infestans*. *Microbiol. Res.*, 2023, vol. 268, pp. 127277. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2022.127277>
85. Kang B. R., Han S. H., Zdor R. E. *et al.* Inhibition of seed germination and induction of systemic disease resistance by *Pseudomonas chlororaphis* O6 requires phenazine production regulated by the global regulator, GacS. *J. Microbiol. Biotechnol.*, 2007, vol. 17, no. 6, pp. 586–593. <https://doi.org/10.1007/s00284-007-9075-7>
86. Karačić V., Miljaković D., Marinković J. *et al.* Excellent biocontrol agents against tomato diseases. *Microorganisms*, 2024, vol. 12, no. 3, pp. 457. <https://doi.org/10.3390/microorganisms12030457>
87. Khabbaz S. E., Zhang L., Cáceres L. A., Sumarah M., Wang A., Abbasi P. A. Characterisation of antagonistic *Bacillus* and *Pseudomonas* strains for biocontrol potential and suppression of damping-off and root rot diseases. *Ann. Appl. Biol.*, 2015, vol. 166, no. 3, pp. 456–471. <https://doi.org/10.1111/aab.12196>
88. Kim J. A., Song J. S., Kim P. I., Kim D. H., Kim Y. *Bacillus velezensis* TSA32-1 as a promising agent for biocontrol of plant pathogenic fungi. *J. Fungi (Basel)*, 2022, vol. 8, no. 10, pp. 1053. <https://doi.org/10.3390/jof8101053>
89. Kim M. J., Shim C. K., Park J. H. *et al.* Control efficacy of *Bacillus velezensis* AFB2-2 against potato late blight caused by *Phytophthora infestans* in organic potato cultivation. *Plant Pathol. J.*, 2021, vol. 37, no. 6, pp. 580–595. <https://doi.org/10.5423/PPJ.FT.09.2021.0138>
90. Kim S. G., Khan Z., Jeon Y. H., Kim Y. H. Inhibitory effect of *Paenibacillus polymyxa* GBR-462 on *Phytophthora capsici* causing Phytophthora blight in chili pepper. *J. Phytopathol.*, 2009, vol. 157, no. 4, pp. 229–237. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0434.2008.01490.x>
91. Kobayashi D. Y., Reedy R. M., Palumbo J. D., Zhou J. M., Yuen G. Y. A *clp* gene homologue belonging to the Crp gene family globally regulates lytic enzyme production, antimicrobial activity, and biological control activity expressed by *Lysobacter enzymogenes* strain C3. *Appl. Environ. Microbiol.*, 2005, vol. 71, no. 1, pp. 261–269. <https://doi.org/10.1128/AEM.71.1.261-269.2005>
92. Kollakkodan N., Anith K. N., Nysanth N. S. Endophytic bacteria from *Piper colubrinum* suppress *Phytophthora capsici* infection in black pepper (*Piper nigrum* L.) and improve plant growth in the nursery. *Arch. Phytopathol. Plant Prot.*, 2021, vol. 54, no. 3–4, pp. 173–193. <https://doi.org/10.1080/03235408.2020.1818493>
93. Kong W. L., Zhang Y., Wu X. Q. Optimization of *Pseudomonas aurantiaca* ST-TJ4 fermentation medium and its control effect on *Phytophthora cinnamomi*. *Fermentation*, 2024, vol. 10, no. 1, pp. 21. <https://doi.org/10.3390/fermentation10010021>
94. Korshunova T. Y., Bakaeva M. D., Kuzina E. V., Rafikova G. F., Chetverikov S. P., Chetverikova D. V., Loginov O. N. Role of bacteria of the genus *Pseudomonas* in the sustainable development of agricultural systems and environmental protection (review). *Appl. Biochem. Microbiol.*, 2021, vol. 57, no. 3, pp. 281–296. <https://doi.org/10.1134/S000368382103008X>

95. Koumoutsis A., Chen X. H., Henne A. *et al.* Structural and functional characterization of gene clusters directing nonribosomal synthesis of bioactive cyclic lipopeptides in *Bacillus amyloliquefaciens* strain FZB42. *J. Bacteriol.*, 2004, vol. 186, no. 4, pp. 1084–1096. <https://doi.org/10.1128/JB.186.4.1084-1096.2004>
96. Ko H. S., Jin R. D., Krishnan H. B., Lee S. B., Kim K. Y. Biocontrol ability of *Lysobacter antibioticus* HS124 against *Phytophthora* blight is mediated by the production of 4-hydroxyphenylacetic acid and several lytic enzymes. *Curr. Microbiol.*, 2009, vol. 59, no. 6, pp. 608–615. <https://doi.org/10.1007/s00284-009-9481-0>
97. Kumar S. N., Nambisan B. Antifungal activity of diketopiperazines and stilbenes against plant pathogenic fungi in vitro. *Appl. Biochem. Biotechnol.*, 2014, vol. 172, no. 3, pp. 741–754. <https://doi.org/10.1007/s12010-013-0567-6>
98. Kwon J. H., Won S. J., Moon J. H. *et al.* *Bacillus licheniformis* PR2 controls fungal diseases and increases production of jujube fruit under field conditions. *Horticulturae*, 2021, vol. 7, no. 3, pp. 49. <https://doi.org/10.3390/horticulturae7030049>
99. Lastochkina O., Seifi Kalhor M., Aliniaiefard S. *et al.* *Bacillus* spp.: efficient biotic strategy to control postharvest diseases of fruits and vegetables. *Plants*, 2019, vol. 8, no. 4, p. 97. <https://doi.org/10.3390/plants8040097>
100. Leesutthiphonchai W., Vu A.L., Ah-Fong A.M.V., Judelson H.S. How does *Phytophthora infestans* evade control efforts? Modern insight into the late blight disease. *Phytopathology*, 2018, vol. 108, pp. 916–924. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-11-17-0365-1A>
101. Lee S. H., Cho Y. E., Park S. H. *et al.* An antibiotic fusaricidin: a cyclic depsipeptide from *Paenibacillus polymyxa* E681 induces systemic resistance against *Phytophthora* blight of red-pepper. *Phytoparasitica*, 2013, vol. 41, no. 1, pp. 49–58. <https://doi.org/10.1007/s12600-012-0263-z>
102. Legrifi I., Al Fiquigui J., El Hamss H. *et al.* Potential for biological control of *Pythium schmitthenneri* root rot disease of olive trees (*Olea europaea* L.) by antagonistic bacteria. *Microorganisms*, 2022, vol. 10, no. 8, pp. 163.
103. Lin L., Yang Z., Tao M. *et al.* *Lysobacter enzymogenes* prevents *Phytophthora* infection by inhibiting pathogen growth and eliciting plant immune responses. *Front. Plant Sci.*, 2023, vol. 14, pp. 1116147. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1116147>
104. Liu C. X., Zhang J., Wang X. J. *et al.* Antifungal activity of borrelidin produced by a *Streptomyces* strain isolated from soybean. *J. Agric. Food Chem.*, 2012, vol. 60, no. 5, pp. 1251–1257. <https://doi.org/10.1021/jf2044982>
105. Liu J., Zhang S., Ma H., Huang J., Xiang M., Liu X. Inhibition and biocontrol potential of *Ochrobactrum pseudogrignonense* NC1 against four *Phytophthora* species. *J. Gen. Appl. Microbiol.*, 2023, vol. 69, no. 6, pp. 327–334. <https://doi.org/10.2323/jgam.2023.11.001>
106. Li C., Gao X., Huo Y., Asseri T. A. Y., Tian X., Luo K. Evaluation of biocontrol efficacy of rhizosphere *Pseudomonas aeruginosa* for management of *Phytophthora capsici* of pepper. *PLoS One*, 2024, vol. 19, no. 9, pp. e0309705. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0309705>
107. Li Q., Lin W., Zhang X. *et al.* Transcriptomics integrated with metabolomics reveal the competitive relationship between co-cultured *Trichoderma asperellum* HG1 and *Bacillus subtilis* Tpb55. *Microbiol. Res.*, 2024, vol. 280, pp. 127598. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2023.127598>
108. Li Y., Feng X., Wang X., Zheng L., Liu H. Inhibitory effects of *Bacillus licheniformis* BL06 on *Phytophthora capsici* in pepper by multiple modes of action. *Biol. Control*, 2020, vol. 144, pp. 104210. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104210>
109. Loliam B., Morinaga T., Chaiyanan S. Biocontrol of *Pythium aphanidermatum* by the cellulolytic actinomycetes *Streptomyces rubrolavendulae* S4. *Sci. Asia*, 2013, vol. 39, no. 6, pp. 584–590. <https://doi.org/10.2306/scienceasia1513-1874.2013.39.584>
110. Long M., Wang Q., Li S. *et al.* Additive effect of the *Streptomyces albus* XJC2-1 and dimethomorph control pepper blight (*Capsicum annuum* L.). *Pest Manag. Sci.*, 2023, vol. 79, no. 10, pp. 3871–3882. <https://doi.org/10.1002/ps.7591>
111. Luo X., Tian T., Tan X., Hu B., Li P., Feng S. Identification and application of *Streptomyces rapamycinicus* CQUSH011 against potato late blight. *J. Agric. Food Chem.*, 2024, vol. 72, no. 46, pp. 25661–25674. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.4c06866>
112. Lu X., Zhou D., Chen X. *et al.* Isolation and characterization of *Bacillus altitudinis* JSCX-1 as a new potential biocontrol agent against *Phytophthora sojae* in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.]. *Plant Soil*, 2017, vol. 416, no. 1–2, pp. 53–66. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3195-z>
113. Léger G., Novinscak A., Biessy A., Lamarre S., Filion M. In tuber biocontrol of potato late blight by a collection of phenazine-1-carboxylic acid-producing *Pseudomonas* spp. *Microorganisms*, 2021, vol. 9, no. 12, pp. 2525. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9122525>
114. MacDonald J., Yuan Z. C. Isolation, identification and characterization of *Paenibacillus polymyxa* CR1 with potentials for biopesticide, biofertilization, biomass degradation and biofuel production. *BMC Microbiol.*, 2016, vol. 16, pp. 244. <https://doi.org/10.1186/s12866-016-0860-y>

115. Marrone P. G. An effective biofungicide with novel modes of action. *Pestic. Outlook*, 2002, vol. 13, no. 5, pp. 193–194. <https://doi.org/10.1039/B209431M>
116. Ma Z., Hua G. K. H., Ongena M., Höfte M. Role of phenazines and cyclic lipopeptides produced by *Pseudomonas* sp. CMR12a in induced systemic resistance on rice and bean. *Environ. Microbiol. Rep.*, 2016, vol. 8, no. 5, pp. 896–904. <https://doi.org/10.1111/1758-2229.12454>
117. McGowan J., Fitzpatrick D.A. Recent advances in Oomycete genomics. *Adv. Genet.*, 2020, vol. 105, pp. 175–228. <https://doi.org/10.1016/bs.adgen.2020.03.001>
118. Melnick R. L., Zidak N. K., Bailey B. A., Maximova S. N., Guiltinan M., Backman P. A. Bacterial endophytes: *Bacillus* spp. from annual crops as potential biological control agents of black pod rot of cacao. *Biol. Control*, 2008, vol. 46, no. 1, pp. 46–56. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.01.022>
119. Midgley K.A., van den Berg N., Swart V. Unraveling plant cell death during *Phytophthora* infection. *Microorganisms*, 2022, vol. 10, p. 1139. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10061139>
120. Miguelez-Sierra Y., Acebo-Guerrero Y., El Jaziri M., Heydrich-Perez M. *Pseudomonas chlororaphis* CP07 strain reduces disease severity caused by *Phytophthora palmivora* in genotypes of *Theobroma cacao*. *Eur. J. Plant Pathol.*, 2019, vol. 155, no. 4, pp. 1133–1143. <https://doi.org/10.1007/s10658-019-01842-8>
121. Mohammed A. F., Oloyede A. R., Odeseye A. O. Biological control of bacterial wilt of tomato caused by *Ralstonia solanacearum* using *Pseudomonas* species isolated from the rhizosphere of tomato plants. *Arch. Phytopathol. Plant Prot.*, 2020, vol. 53, no. 1–2, pp. 1–16. <https://doi.org/10.1080/03235408.2020.1715756>
122. Moon J., Won S., Maung C. E. H. et al. *Bacillus velezensis* CE 100 inhibits root rot diseases (*Phytophthora* spp.) and promotes growth of japanese cypress (*Chamaecyparis obtusa* Endlicher) seedlings. *Microorganisms*, 2021, vol. 9, no. 4, pp. 821. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9040821>
123. Moradi M., Nejad F. J., Hosein G., Bonjar S., Fani S. R. Photosynthetic, photochemical and osmotic regulation changes in tobacco resistant and susceptible to *Alternaria alternata*. *Trop. Plant Pathol.*, 2018, vol. 43, no. 4, pp. 306–313. <https://doi.org/10.1007/s40858-018-0222-4>
124. Morrison C. K., Arseneault T., Novinscak A., Filion M. Phenazine-1-carboxylic acid production by *Pseudomonas fluorescens* LBUM636 alters *Phytophthora infestans* growth and late blight development. *Phytopathology*, 2017, vol. 107, no. 3, pp. 273–279. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-06-16-0247-R>
125. Moshe M., Gupta C. L., Rakeshkumar M. J. et al. Comparative genomics of *Bacillus cereus* sensu lato spp. biocontrol strains in correlation to in-vitro phenotypes and plant pathogen antagonistic capacity. *Front. Microbiol.*, 2023, vol. 14, pp. 996287. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.996287>
126. Mullins A. J., Murray J. A. H., Bull M. J. et al. Genome mining identifies cepacin as a plant-protective metabolite of the biopesticidal bacterium *Burkholderia ambifaria*. *Nat. Microbiol.*, 2019, vol. 4, no. 6, pp. 996–1005. <https://doi.org/10.1038/s41564-019-0383-z>
127. Mu Y. Q., Song J. B., Zhao M., Ren P., Liu H. Y., Huang X. Integrative omics analysis of plant-microbe synergies in petroleum pollution remediation. *Peer J.*, 2025, vol. 13, pp. e19396. <https://doi.org/10.7717/peerj.19396>
128. Naing K. W., Anees M., Kim S. J., Nam Y., Kim Y. C., Kim K. Y. Characterization of antifungal activity of *Paenibacillus ehimensis* KWN38 against soilborne phytopathogenic fungi belonging to various taxonomic groups. *Ann. Microbiol.*, 2014, vol. 64, no. 1, pp. 55–63. <https://doi.org/10.1007/s13213-013-0632-y>
129. Naqvi S.A.H., Farhan M., Ahmad M. et al. Deciphering fungicide resistance in *Phytophthora*: mechanisms, prevalence, and sustainable management approaches. *World J. Microbiol. Biotechnol.*, 2024, vol. 40, no. 10, p. 302. <https://doi.org/10.1007/s11274-024-04108-6>
130. Natarajan C., Gupta V., Kumar K., Prasanna R. Molecular characterization of a fungicidal endoglucanase from the cyanobacterium *Calothrix elenkinii*. *Biochem. Genet.*, 2013, vol. 51, no. 9–10, pp. 766–779. <https://doi.org/10.1007/s10528-013-9605-x>
131. Ngo V. A., Wang S. L., Nguyen V. B. et al. *Phytophthora* antagonism of endophytic bacteria isolated from roots of black pepper (*Piper nigrum* L.). *Agronomy*, 2020, vol. 10, no. 2, pp. 286. <https://doi.org/10.3390/agronomy10020286>
132. Okechukwu E. C., Jimenez-Quiros C., Baysal Ö. et al. Pea-Saving Partners: *Bacillus* and *Pseudomonas* combat downy mildew in pea crops. *bioRxiv*, 2025, pp. 2025.01.04.631291. <https://doi.org/10.1101/2025.01.04.631291>
133. Omoboye O. O., Geudens N., Duban M. et al. *Pseudomonas* sp. COW3 produces new bananamide-type cyclic lipopeptides with antimicrobial activity against *Pythium myriotylum* and *Pyricularia oryzae*. *Molecules*, 2019, vol. 24, no. 22, pp. 4170. <https://doi.org/10.3390/molecules24224170>
134. Ouhdouch Y., Barakate M., Finance C. Actinomycetes of Moroccan habitats: isolation and screening for antifungal activities. *Eur. J. Soil Biol.*, 2001, vol. 37, no. 2, pp. 69–74. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(01\)01069-X](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(01)01069-X)
135. Ozyilmaz U., Benlioglu K. Enhanced biological control of *Phytophthora* blight of pepper by biosurfactant-producing *Pseudomonas*. *Plant Pathol. J.*, 2013, vol. 29, no. 4, pp. 418–426. <https://doi.org/10.5423/PPJ.OA.11.2012.0176>

136. Pang Y., Liu X., Ma Y., Chernin L., Berg G., Gao K. Induction of systemic resistance, root colonisation and biocontrol activities of the rhizospheric strain of *Serratia plymuthica* are dependent on N-acyl homoserine lactones. *Eur. J. Plant Pathol.*, 2009, vol. 124, no. 2, pp. 261–268. <https://doi.org/10.1007/s10658-008-9411-1>
137. Park K., Park Y. S., Ahamed J. *et al.* Elicitation of induced systemic resistance of chili pepper by iturin A analogs derived from *Bacillus vallismortis* EXTN-1. *Can. J. Plant Sci.*, 2016, vol. 96, no. 4, pp. 564–570. <https://doi.org/10.1139/cjps-2015-0199>
138. Peng Y. H., Chou Y. J., Liu Y. C., Jen J. F., Chung K. R., Huang J. W. Inhibition of cucumber *Pythium* damping-off pathogen with zoosporicidal biosurfactants produced by *Bacillus mycoides*. *J. Plant Dis. Prot.*, 2017, vol. 124, no. 5, pp. 481–491. <https://doi.org/10.1007/s41348-017-0110-z>
139. RU Patent , 2016, no. 2595431.
140. Ragunathan J., Appusami S., Kadiri M. *et al.* Deciphering the biomolecules from *Bacillus atrophaeus* NMB01 untangles the anti-oomycetes action of trioxsalen and corynan-17-ol, against *Phytophthora infestans* inciting late blight of potato. *Indian J. Microbiol.*, 2022, vol. 62, no. 4, pp. 641–650. <https://doi.org/10.1007/s12088-022-01044-7>
141. Rai M., Golińska P., Shende S., Paralikar P., Ingle P., Ingle A.P. Biological control of soft-rot of ginger: current trends and future prospects. In: *Plant Microbe Interface* / Eds. A. Varma, S. Tripathi, R. Prasad. Cham: Springer, 2019, pp. 303–328. https://doi.org/10.1007/978-3-030-19831-2_16
142. Ramírez-Gil J. G., Morales-Osorio J. G. M. Integrated proposal for management of root rot caused by *Phytophthora cinnamomi* in avocado cv. Hass crops. *Crop Prot.*, 2020, vol. 135, pp. 105271. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2020.105271>
143. Rana K. L., Kour D., Kaur T. *et al.* Endophytic microbes: biodiversity, plant growth-promoting mechanisms and potential applications for agricultural sustainability. *Antonie van Leeuwenhoek*, 2020, vol. 113, no. 8, pp. 1075–1107. <https://doi.org/10.1007/s10482-020-01429-y>
144. Ravi A., Das S., Sebastian S. K., Aravindakumar C. T., Mathew J., Krishnankutty R. E. Bioactive metabolites of *Serratia* sp. NhPB1 isolated from pitcher of *Nepenthes* and its application to control *Pythium aphanidermatum*. *Probiotics Antimicrob. Proteins*, 2025, vol. 17, no. 2, pp. 721–736. <https://doi.org/10.1007/s12602-023-10154-7>
145. Ravi A., Theresa M., Nandayipurath V. V. T. *et al.* Plant beneficial features and application of *Paraburkholderia* sp. NhPBG1 isolated from pitcher of *Nepenthes hamblack*. *Probiotics Antimicrob. Proteins*, 2021, vol. 13, no. 1, pp. 32–39. <https://doi.org/10.1007/s12602-020-09665-4>
146. Rivera H., Martínez Lemus E. P., Osorio J., Martínez E. Respuesta de biosurfactantes producidos por *Pseudomonas fluorescens* para el control de la gota de la papa *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary, bajo condiciones controlada. *Ciencia & Tecnología Agropecuaria*, 2010, vol. 11, no. 1, pp. 21–30. https://doi.org/10.21930/rcta.vol11_num1_art:19
147. Roquigny R., Arseneault T., Gadkar V. J., Novinscak A., Joly D. L. Complete genome sequence of biocontrol strain *Pseudomonas fluorescens* LBUM223. *Genome Announc.*, 2015, vol. 3, no. 4, pp. e00443-15. <https://doi.org/10.1128/genomeA.00443-15>
148. Rosier A., Pomerleau M., Beauregard P. B., Samac D. A., Bais H. P. Surfactin and Spo0A-dependent antagonism by *Bacillus subtilis* strain UD1022 against *Medicago sativa* phytopathogens. *Plants*, 2023, vol. 12, no. 5, pp. 1007. <https://doi.org/10.3390/plants12051007>
149. Ruiz-Cisneros M. F., Rios-Velasco C., Berlanga-Reyes D. I. Incidence and causal agents of root diseases and its antagonists in apple orchards of Chihuahua, Mexico. *Rev. Mexicana Fitopatol.*, 2017, vol. 35, no. 3, pp. 437–462. <https://doi.org/10.18781/R.MEX.FIT.1704-3>
150. Salaskar D., Karmakar N., Kumar M. *et al.* BARC Biostimulant 1, a novel *Streptomyces rochei* C3-based formulation for disease biocontrol and plant growth promotion. *The Microbe*, 2024, vol. 4, pp. 100146. <https://doi.org/10.1016/j.microb.2024.100146>
151. Sangwan P., Raj K., Wati L., Kumar A. Isolation and evaluation of bacterial endophytes against *Sclerospora graminicola* (Sacc.) Schroet, the causal of pearl millet downy mildew. *Egypt. J. Biol. Pest Control*, 2021, vol. 31, pp. 1. <https://doi.org/10.1186/s41938-021-00468-5>
152. Sang M. K., Kim K. D. Plant growth-promoting rhizobacteria suppressive to *Phytophthora* blight affect microbial activities and communities in the rhizosphere of pepper (*Capsicum annuum* L.) in the field. *Appl. Soil Ecol.*, 2012, vol. 62, pp. 88–97. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2012.08.001>
153. Sharma R., Chauhan A., Shirkot C. K. Characterization of plant growth promoting *Bacillus* strains and their potential as crop protectants against *Phytophthora capsici* in tomato. *Biol. Agric. Hortic.*, 2015, vol. 31, no. 4, pp. 230–244. <https://doi.org/10.1080/01448765.2015.1009860>

154. Sharma R., Walia A., Chauhan A., Shirkot C. K. Multi-trait plant growth promoting bacteria from tomato rhizosphere and evaluation of their potential as bioinoculants. *Appl. Biol. Res.*, 2015, vol. 17, no. 2, pp. 1–12. <https://doi.org/10.5958/0974-4517.2015.00015.5>
155. Sivaprakasam N., Vaithiyathan S., Gandhi K. *et al.* Metagenomics approaches in unveiling the dynamics of Plant Growth-Promoting Microorganisms (PGPM) vis-à-vis *Phytophthora* sp. suppression in various crop ecological systems. *Res. Microbiol.*, 2024, vol. 175, no. 7, pp. 104217. <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2024.104217>
156. Song C., van der Voort M., van de Mortel J. *et al.* The Rsm regulon of plant growth-promoting *Pseudomonas fluorescens* SS101: role of small RNAs in regulation of lipopeptide biosynthesis. *Microb. Biotechnol.*, 2015, vol. 8, no. 2, pp. 296–310. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.12190>
157. Sorokan A., Benkovskaya G., Burkhanova G., Blagova D., Maksimov I. Endophytic strain *Bacillus subtilis* 26DCryChS producing CryIIa toxin from *Bacillus thuringiensis* promotes multifaceted potato defense against *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary and pest *Leptinotarsa decemlineata* Say. *Plants*, 2020, vol. 9, no. 9, pp. 1115. <https://doi.org/10.3390/plants9091115>
158. Sorokan A.V., Gabdrakhmanova V.F., Mardanshin I.S., Maksimov I.V. Effect of endophytic bacteria *Bacillus velezensis* M66 on transcriptional activity of the genes of the RNA interference system upon development of defense responses against the late blight pathogen *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. *Russ. J. Plant Physiol.*, 2024, vol. 71, no. 4, pp. 1–9. <https://doi.org/10.1134/S1021443723603213>
159. Sun J., Liu Y., Lin F., Lu Z., Lu Y. CodY, ComA, DegU and Spo0A controlling lipopeptides biosynthesis in *Bacillus amyloliquefaciens*. *J. Appl. Microbiol.*, 2021, vol. 131, no. 3, pp. 1289–1304. <https://doi.org/10.1111/jam.15041>
160. Sun Z., Wang Q., Li Y., Shen Z. *et al.* Secondary metabolites from *Streptomyces araujoniae* S-03 show biocontrol potential against rhododendron root rot caused by *Phytophthora cinnamomi*. *Forests*, 2023, vol. 14, no. 10, pp. 2054. <https://doi.org/10.3390/f14102054>
161. Syed-Ab-Rahman S. F., Carvalhais L. C., Chua E., Xiao Y., Wass T. J. Identification of soil bacterial isolates suppressing different *Phytophthora* spp. and promoting plant growth. *Front. Plant Sci.*, 2018, vol. 9, pp. 1502. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01502>
162. Tabassum B., Khan A., Tariq M. *et al.* Bottlenecks in commercialisation and future prospects of PGPR. *Appl. Soil Ecol.*, 2017, vol. 121, pp. 102–117. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.09.030>
163. Takeuchi K., Ogiso M., Ota A., Nishimura K., Nishino C., Omori Y. *Pseudomonas rhodesiae* HAI-0804 suppresses *Pythium* damping off and root rot in cucumber by its efficient root colonization promoted by amendment with glutamate. *Front. Microbiol.*, 2024, vol. 15, pp. 1485167. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1485167>
164. Tareq F. S., Lee M. A., Lee H. S. *et al.* Gageotetrins A–C, noncytotoxic antimicrobial linear lipopeptides from a marine bacterium *Bacillus subtilis*. *Org. Lett.*, 2014, vol. 16, no. 3, pp. 928–931. <https://doi.org/10.1021/ol403657r>
165. Tondolo J.S.M., Ledur P.C., Loreto É.S. *et al.* Extraction, characterization and biological activity of a (1,3) (1,6)- β -d-glucan from the pathogenic Oomycete *Pythium insidiosum*. *Carbohydr. Polym.*, 2017, vol. 157, pp. 719–727. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2016.10.053>
166. Trinh T. H. T., Wang S. L., Nguyen V. B. *et al.* A potent antifungal rhizobacteria *Bacillus velezensis* RB.DS29 isolated from black pepper (*Piper nigrum* L.). *Res. Chem. Intermed.*, 2019, vol. 45, no. 9, pp. 5309–5323. <https://doi.org/10.1007/s11164-019-03971-5>
167. Vahidinasab M., Adiek I., Hosseini B., Akintayo S. O., Abrishamchi B. Characterization of *Bacillus velezensis* UTB96, demonstrating improved lipopeptide production compared to the strain *B. velezensis* FZB42. *Microorganisms*, 2022, vol. 10, no. 11, pp. 2225. <https://doi.org/10.3390/micops>
168. Volynchikova E., Kim K. D. Biological control of Oomycete soilborne diseases caused by *Phytophthora capsici*, *Phytophthora infestans*, and *Phytophthora nicotianae* in *Solanaceous* crops. *Mycobiology*, 2022, vol. 50, no. 5, pp. 269–293. doi: 10.1080/12298093.2022.2136333
169. Wang M., Yu H., Li X., Shen Z. Single-gene regulated non-spore-forming *Bacillus subtilis*: construction, transcriptome responses, and applications for producing enzymes and surfactin. *Metab. Eng.*, 2020, vol. 62, pp. 235–248. <https://doi.org/10.1016/j.ymben.2020.08.008>
170. Wang M., Yu H., Li X., Shen Z. Single-gene regulated non-spore-forming *Bacillus subtilis*: construction, transcriptome responses, and applications for producing enzymes and surfactin. *Metab. Eng.*, 2020, vol. 62, pp. 235–248. <https://doi.org/10.1016/j.ymben.2020.08.008>
171. Wang S., Sun L., Zhang W. *et al.* *Bacillus velezensis* BM21, a potential and efficient biocontrol agent in control of corn stalk rot caused by *Fusarium graminearum*. *Egypt. J. Biol. Pest Control*, 2020, vol. 30, pp. 9. <https://doi.org/10.1186/s41938-020-0209-6>
172. Wang Y., Chen H., Ma L. *et al.* Use of CRISPR-Cas tools to engineer *Trichoderma* species. *Microb. Biotechnol.*, 2022, vol. 10, pp. 2521–2532. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.14126>

173. Wang Y., Liang J., Zhang C., Wang L., Gao W., Jiang J. *Bacillus megaterium* WL-3 lipopeptides collaborate against *Phytophthora infestans* to control potato late blight and promote potato plant growth. *Front. Microbiol.*, 2020, vol. 11, pp. 1602. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01602>
174. Wang Y., Zeng Q. G., Zhang Z. B., Yan R. M., Zhu D. Isolation and characterization of endophytic huperzine A-producing fungi from *Huperzia serrata*. *Afr. J. Biotechnol.*, 2010, vol. 9, no. 37, pp. 6140–6145. <https://doi.org/10.5897/AJB10.258>
175. Wang Y., Zhang C., Liang J., Wu L., Gao W. Surfactin and fengycin B extracted from *Bacillus pumilus* W-7 provide protection against potato late blight via distinct and synergistic mechanisms. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 2020, vol. 104, no. 17, pp. 7467–7481. <https://doi.org/10.1007/s00253-020-10773-y>
176. Wockenfuss A., Chan K., Cooper J. G. *et al.* A *Bacillus velezensis* strain shows antimicrobial activity against soilborne and foliar fungi and oomycetes. *Front. Fungal Biol.*, 2024, vol. 5, pp. 1332755. <https://doi.org/10.3389/ffunb.2024.1332755>
177. Wu X., Wang Z., Zhang R. *et al.* Diversity of endophytic bacteria in hybrid maize seeds and *Bacillus mojavensis* J2416-7 may be capable of vertical transmission. *Arch. Microbiol.*, 2022, vol. 204, no. 3, pp. 213. <https://doi.org/10.1007/s00203-022-02824-x>
178. Xie Y., Du S., Su Z., Wang H., Qi H., Wang J. *et al.* Identification of lycicamycins as main antioomycete compounds from the biocontrol agent *Streptomyces* sp. NEAU-S7GS2. *J. Agric. Food Chem.*, 2024, vol. 72, no. 9, pp. 4649–4657. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.3c08149>
179. Xi X., Fan J., Yang X., Liang Y., Zhao X., Evaluation of the anti-oomycete bioactivity of rhizosphere soil-borne isolates and the biocontrol of soybean root rot caused by *Phytophthora sojae*. *Biol. Control*, 2022, vol. 166, pp. 104818. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2021.104818>
180. Xu S., Kim B. S. Evaluation of *Paenibacillus polymyxa* strain SC09-21 for biocontrol of *Phytophthora* blight and growth stimulation in pepper plants. *Trop. Plant Pathol.*, 2016, vol. 41, no. 3, pp. 162–168. <https://doi.org/10.1007/s40858-016-0077-5>
181. Xu S. J., Zhang J. K., Hou R. N. *et al.* In vitro screening of native rhizobacteria and selection of *Bacillus atrophaeus* for the biocontrol of pepper root rot in the Gansu Province, China. *Trop. Plant Pathol.*, 2023, vol. 48, no. 4, pp. 431–442. <https://doi.org/10.1007/s40858-023-00582-9>
182. Xu T., Zhu T., Li S. Protons and pleomorphs: aerobic hydrogen production in *Azotobacters*. *World J. Microbiol. Biotechnol.*, 2016, vol. 32, no. 2, pp. 26. <https://doi.org/10.1007/s11274-015-1980-5>
183. Yang G., Gao Z., Cao S., Jiang T., Wang T. Screening and biocontrol effects of antagonistic bacteria against *Phytophthora sojae*. *J. Anhui Agric. Univ.*, 2012, vol. 39, pp. 677–678.
184. Yan H., Qiu Y., Yang S. *et al.* Antagonistic activity of *Bacillus velezensis* SDTB038 against *Phytophthora infestans* in potato. *Plant Dis.*, 2021, vol. 105, no. 6, pp. 1738–1747. <https://doi.org/10.1094/PDIS-08-20-1666-RE>
185. Yin M., Zhang Z., Xuan M. *et al.* Conserved subgroups of the plant-specific RWP-RK transcription factor family are present in Oomycete pathogens. *Front. Microbiol.*, 2020, vol. 11, pp. 1–10. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01724>
186. Yu X., Ai C., Xin L., Zhou G. The siderophore-producing bacterium, *Bacillus subtilis* CAS15, has a biocontrol effect on *Fusarium* wilt and promotes the growth of pepper. *Eur. J. Soil Biol.*, 2011, vol. 47, no. 2, pp. 138–145. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2010.11.001>
187. Zang C., Kong T., Liang B. *et al.* Evaluation of imide substance from *Streptomyces atratus* PY-1 for the biocontrol of *Phytophthora* blight. *Eur. J. Plant Pathol.*, 2023, vol. 165, no. 4, pp. 725–734. <https://doi.org/10.1007/s10658-023-02648-5>
188. Zboralski A., Biessy A., Savoie M. C., Novinscak A., Filion M. Metabolic and genomic traits of phyto-beneficial phenazine-producing *Pseudomonas* spp. are linked to rhizosphere colonization in *Arabidopsis thaliana* and *Solanum tuberosum*. *Appl. Environ. Microbiol.*, 2020, vol. 86, no. 9, pp. e02443-19. <https://doi.org/10.1128/AEM.02443-19>
189. Zeng Q., Xie J., Li Y., Gao T., Zhang X., Wang Q. Comprehensive genomic analysis of the endophytic *Bacillus altitudinis* strain GLB197, a potential biocontrol agent of grape downy mildew. *Front. Genet.*, 2021, vol. 12, pp. 729603. <https://doi.org/10.3389/fgene.2021.729603>
190. Zhang J., Huang X., Hou Y., Xia X., Zhu Z., Huang A. Isolation and screening of antagonistic endophytes against *Phytophthora infestans* and preliminary exploration on anti-oomycete mechanism of *Bacillus velezensis* 6-5. *Plants*, 2023, vol. 12, no. 4, pp. 909. <https://doi.org/10.3390/plants12040909>
191. Zhang J., Huang X., Yang S. *et al.* Endophytic *Bacillus subtilis* H17-16 effectively inhibits *Phytophthora infestans*, the pathogen of potato late blight, and its potential application. *Pest Manag. Sci.*, 2023, vol. 79, no. 12, pp. 5073–5086. <https://doi.org/10.1002/ps.7717>
192. Zhang J., Wang J. D., Liu C. X. A new prenylated indole derivative from endophytic actinobacteria *Streptomyces* sp. neau-D50. *Nat. Prod. Res.*, 2014, vol. 28, no. 7, pp. 431–437. <https://doi.org/10.1080/14786419.2013.871546>

193. Zhang Y., Kong W. L., Wu X. Q., Li P. S. Inhibitory effects of phenazine compounds and VOCs produced by *Pseudomonas aurantiaca* ST-TJ4 against *Phytophthora cinnamomi*. *Phytopathology*, 2022, vol. 112, no. 9, pp. 1867–1876. <https://doi.org/10.1094/PHTO-10-21-0442-R>
194. Zohara F., Akanda M. A. M., Paul N., Rahman M., Islam T. Fitness features involved in the biocontrol interaction of *Pseudomonas chlororaphis* with host plants: the case study of PcPCL1606. *Biocatal. Agric. Biotechnol.*, 2016, vol. 5, pp. 69–77. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2015.12.009>
195. de Souza Rodrigues R., de Souza A. Q. L., Feitoza M. D. O. et al. Biotechnological potential of actinomycetes in the 21st century: a brief review. *Antonie van Leeuwenhoek*, 2024, vol. 117, no. 1, pp. 82. <https://doi.org/10.1007/s10482-024-01964-y>

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

Сорокань Антонина Вячеславовна — канд. биол. наук, н.с. лаборатории биохимии иммунитета растений Института биохимии и генетики — обособленного структурного подразделения Уфимского федерального исследовательского центра РАН, Уфа, Российская Федерация
E-mail: fourtyanns@googlemail.com
<https://orcid.org/0000-0002-7145-2536>

Габдрахманова Венера Фанисовна — м.н.с. лаборатории биохимии иммунитета растений Института биохимии и генетики — обособленного структурного подразделения Уфимского федерального исследовательского центра РАН, Уфа, Российская Федерация
E-mail: gabdrakhmanovavenera@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0003-4441-3360>

Максимов Игорь Владимирович — доктор биол. наук., профессор, заведующий лабораторией биохимии иммунитета растений Института биохимии и генетики — обособленного структурного подразделения Уфимского федерального исследовательского центра РАН, Уфа, Российская Федерация
E-mail: igor.mak2011@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0002-0443-7547>

Поступила в редакцию 13.08.2025
После доработки 25.09.2025
Принята к публикации 29.09.2025

ABOUT THE AUTHORS

Sorokan, Antonina V. — PhD, Researcher, Laboratory of Biochemistry of Plant Immunity, Institute of Biochemistry and Genetics, the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russian Federation
E-mail: fourtyanns@googlemail.com
<https://orcid.org/0000-0002-7145-2536>

Gabdrakhmanova, Venera F. — junior researcher, Laboratory of Biochemistry of Plant Immunity, Institute of Biochemistry and Genetics, the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russian Federation
E-mail: gabdrakhmanovavenera@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0003-4441-3360>

Maksimov, Igor V. — professor, head of the laboratory of Biochemistry of Plant Immunity, Institute of Biochemistry and Genetics, the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russian Federation
E-mail: igor.mak2011@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0002-0443-7547>

Received August 13, 2025
Revised September 25, 2025
Accepted September 29, 2025