ПРИКЛАДНАЯ БИОХИМИЯ И МИКРОБИОЛОГИЯ /
APPLIED BIOCHEMISTRY AND MICROBIOLOGY. 2026. Т. 62. № 2. С. 263–271

DOI: 10.7868/S3034574X26020106
УДК: 632.937.21

Оригинальная статья

ВЛИЯНИЕ КОЙЕВОЙ КИСЛОТЫ И ХИТОЗАНА НА ИНДУЦИРУЮЩУЮ АКТИВНОСТЬ ШТАММОВ *BACILLUS SUBTILIS*

И.Л. Краснобаева[1,*], И.И. Новикова[1], Э.В. Попова[1], Н.М. Коваленко[1]

[1]*Федеральное государственное бюджетное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений» (ВИЗР), Санкт-Петербург, Пушкин, Российская Федерация*

**E-mail: krasnobaeva08@mail.ru*

Аннотация. Работа посвящена изучению влияния койевой кислоты и ее комплекса с хитозаном на индуцирующую активность штаммов *Bacillus subtilis* в защите пшеницы от темно-бурой пятнистости. Выявлена концентрационная зависимость иммуномодулирующего действия кислоты на устойчивость пшеницы к *Bipolaris sorokiniana*. Наибольшую индуцирующую активность продемонстрировали композиции хитозана (0,1%) с койевой кислотой в концентрации 0,5% и 1%, что выразилось в снижении поражения листьев растений на 65% и 70% по отношению к контролю (80%).
Штаммы *B. subtilis* ВКМ В–2604D и *B. subtilis* ВКМ В–2605D показали хорошую индуцирующую активность, снижая пораженность растений пшеницы на 50% по отношению к контролю (80%). Включение койевой кислоты в культуральную жидкость штаммов в концентрации 1% повысило их иммуномодулирующую активность в 2 раза. Установлено, что наибольшей индуцирующей активностью обладают композиции: *B. subtilis* ВКМ В–2604D и *B. subtilis* ВКМ В–2605D КЖ + хитозан 0,1% + 0,5% койевая кислота и *B. subtilis* ВКМ В-2604D и *B. subtilis* ВКМ В-2605D КЖ + хитозан 0,1% + 1% койевая кислота. Биологическая активность данных композиций в 3 и 6 раз превышает действие исходных штаммов.

Ключевые слова: штаммы *Bacillus subtilis*, койевая кислота, хитозан, фунгистатическая и индуцирующая активности, *Bipolaris sorokiniana*

Соблюдение этических стандартов. В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

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

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

Финансирование. Работа финансировалась за счет государственного задания согласно тематическому плану ВИЗР по проекту по FGEU-2023-0006 «Разработка эколого-генетических основ отбора штаммов микробов-антагонистов, энтомопатогенных грибов и нематод; разработка технологий получения и применения новых полифункциональных препаратов для контроля численности вредных организмов (вредители, возбудители болезней) и повышения супрессивности почвы» с использованием УНУ «Государственная коллекция микроорганизмов, патогенных для растений и их вредителей» (зарегистрирована в WFCC WDCM №760) из средств бюджета института.

Ссылка для цитирования: Краснобаева И.Л., Новикова И.И., Попова Э.В., Коваленко Н.М. Влияние койевой кислоты и хитозана на индуцирующую активность штаммов Bacillus subtilis. *Прикладная биохимия и микробиология / Applied biochemistry and microbiology.* 2026. Т. 62. № 2. С. 261–269. https://doi.org/10.7868/S3034574X26020106

© И. Л. Краснобаева, И. И. Новикова, Э. В. Попова, Н. М. Коваленко, 2026

PRIKLADNAYA BIOKHIMIYA I MIKROBIOLOGIYA /
APPLIED BIOCHEMISTRY AND MICROBIOLOGY, 2026, vol. 62, no. 2, pp. 261–271

DOI: 10.7868/S3034574X26020106 Original Article

EFFECT OF KOJIC ACID AND CHITOSAN ON THE INDUCING ACTIVITY OF *BACILLUS SUBTILIS* STRAINS

I.L. Krasnobaeva[1, *], I.I. Novikova[1], E.V. Popova[1], N.M. Kovalenko[1]

[1]All-Russian Research Institute for Plant Protection, Pushkin, St. Petersburg, Russian Federation

*****E-mail: krasnobaeva08@mail.ru*

Abstract. The work is devoted to the study of the effect of kojic acid and its complex with chitosan on the inducing activity of *Bacillus subtilis* strains in protecting wheat from dark brown spot. The concentration dependence of the immunomodulatory effect of the acid on wheat resistance to *Bipolaris sorokiniana* was revealed. The highest inducing activity was demonstrated by chitosan (0.1%) compositions with kojic acid at a concentration of 0.5% and 1%, which resulted in a decrease in plant leaf damage by 65% and 70% in relation to the control (80%). Strains *B. subtilis* VKM B-2604D and *B. subtilis* VKM B-2605D showed good inducing activity, reducing the damage of wheat plants by 50% in relation to the control (80%). The inclusion of kojic acid in the culture fluid of *B. subtilis* VKM B-2604D and *B. subtilis* VKM B-2605D strains at a concentration of 1% increased their immunomodulatory activity by 2 times. It was found that the highest inducing activity was exhibited by the compositions: *B. subtilis* VKM B-2604D and *B. subtilis* VKM B-2605D CF + chitosan 0.1% + 0.5% kojic acid and *B. subtilis* VKM B2604D and *B. subtilis* VKM B2605D CF + chitosan 0.1% + 1% kojic acid. The biological activity of these compositions is 3 and 6 times higher than the effect of the original strains.

Keywords: Bacillus subtilis strains, kojic acid, chitosan, fungistatic and inducing activities, *Bipolaris sorokiniana*

Ethics declarations. This work does not contain any human or animal studies.

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

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

Funding. This work was funded by a state assignment under the VIZR subject plan for project FGEU-2023-0006, "Development of an Ecological and Genetic Foundation for Selecting Strains of Antagonistic Microbes, Entomopathogenic Fungi, and Nematodes; Development of Technologies for Obtaining and Using New Multifunctional Preparations to Control the Population of Harmful Organisms (Pests, Disease Pathogens) and Enhance Soil Suppressivity," using the State Collection of Microorganisms Pathogenic to Plants and Their Pests (registered in WFCC WDCM No. 760) from the institute's budget.

For Citation: Krasnobaeva I.L., Novikova I.I., Popova E.V., Kovalenko N.M. Effect of kojic acid and chitosan on the inducing activity of Bacillus subtilis strains. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya / Applied biochemistry and microbiology.* 2026;62(2):261–269. (In Russ.) https://doi.org/10.7868/S3034574X26020106

© I. L. Krasnobaeva, I. I. Novikova, E. V. Popova, N. M. Kovalenko, 2026

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время первостепенная задача сельского хозяйства — снижение негативного воздействия химических пестицидов на окружающую среду и разработка новых биопрепаратов для профилактики заболеваний и защиты растений от патогенов и абиотических стрессов. В связи с этим во всем мире все активнее ведется поиск путей повышения эффективности микробиологических препаратов для защиты сельскохозяйственных культур от вредных организмов.

Особо привлекательными в связи с этим являются высокоактивные виды и штаммы рода *Bacillus*, способные индуцировать естественные защитные механизмы в растениях, не нанося вреда им, окружающей среде и здоровью человека [2, 3].

Способность *Bacillus* spp. проявлять полезные свойства зависит от взаимодействия бактерий с растением и/или патогеном, а также от окружающей среды [8]. И хотя возможности использования биопрепаратов на основе штаммов бацилл для снижения заболеваемости и повышения урожайности сельскохозяйственных культур хорошо известны, на их эффективность оказывают влияние неблагоприятные факторы окружающей среды [13].

В этой связи актуальным становится повышение эффективности микробиологических препаратов для защиты сельскохозяйственных культур от широкого круга возбудителей болезней.

Обычно предполагается, что подавление фитопатогенных видов штаммами *Bacillus* spp. основано на двух особенностях: выработке антимикробных вторичных метаболитов, сидерофоров и комплексов гидролаз («прямой антибиоз») и стимуляции индуцированной системной устойчивости (**ISR**), которая активирует систему защиты растений от фитопатогенных микроорганизмов и вирусов. Согласно последним результатам, вероятно, что в условиях ризосферы ISR важнее прямого антибиоза в механизме подавления фитопатогенных популяций. Очень маловероятно, что концентрация антибиотиков в ризосфере растений может достигать уровня, достаточного для прямого антибиоза [6, 7, 14].

Для повышения индуцирующей активности биопрепаратов в последнее время используют экзогенные иммуномодуляторы, например, природный полисахарид хитозан и его производные [15]. Установлено, что добавление хитозана в препаративные формы на основе штаммов микробов-антагонистов повышает эффективность биоагентов. Это нашло подтверждение в ряде работ, в которых было установлено, что добавление хитозана к микробам-антагонистам повышало эффективность биопрепаратов в защите овощных культур и клубники от мучнистой росы [5], а добавление хитина к штаммам *Bacillus* spp. значительно уменьшало увядание растений хлопка. Лабораторный образец биопрепарата Витаплан, КЖ на основе штаммов *B. subtilis* с включенным коллоидным хитином в 1,5–2,0 раза эффективнее повышал устойчивость пшеницы к темно-бурой пятнистости и бурой ржавчине [1].

Важно отметить, что с помощью биологически активных веществ в сочетании с хитозаном можно усиливать индуцирующий эффект биопрепаратов на основе бактерий рода *Bacillus*. Особенно перспективно использование хитозана как индуктора неспецифической устойчивости растений к болезням в сочетании с сигнальными молекулами и биологически активными веществами, что приводит к формированию в растительных тканях различных типов устойчивости [4].

В настоящее время активно продолжается поиск иммуномодуляторов среди природных соединений. С этой точки зрения привлекает внимание койевая кислота из-за своих противомикробных и инсектицидных свойств [10].

Койевая кислота (КА, 5-гидрокси-2-гидроксиметил-γ-пирон) — распространенный вторичный метаболит, образующийся в результате жизнедеятельности плесневых грибов из родов *Aspergillus* и *Penicillium*, а также бактерий рода *Enterobacter* и некоторых других. Койевая кислота и ее производные обладают широким спектром биологической активности (бактерицидной, фунгицидной и инсектицидной) и широко используются в медицине и косметической промышленности. В качестве природного антиоксиданта их применяют в пищевой промышленности [17, 19].

В промышленности койевая кислота вырабатывается путем сбраживания различных углеводов, имеющих пирановое кольцо в циклической форме (глюкозы, сахарозы, арабинозы, ксилозы и др). Койевая кислота производится штаммами *Aspergillus flavus* [18], *A. flavus* var. *columnaris* [9], *A. oryzae, A. tamarii* [11] и др.

Однако фунгистатическая активность этой кислоты в отношении возбудителей болезней сельскохозяйственных культур остается мало исследованной. Практически не изучена индуцирующая способность койевой кислоты, хотя есть свидетельства, что обработка койевой кислотой плодов папайи повышает их устойчивость к *Colletotrichum brevisporum* [20].

Данная работа посвящена изучению влияния койевой кислоты и ее комплекса с хитозаном на индуцирующую активность штаммов *B. subtilis* в защите пшеницы от темно-бурой пятнистости.

МЕТОДИКА

Опыты проводили на яровой пшенице (*Triticum aestivum* L.) Саратовская 29. Для заражения использовали гриб *B. sorokiniana* (Sacc. In Sorok.) Shoem., вызывающий одну из наиболее вредоносных

болезней пшеницы и других зерновых культур — темно-бурую листовую пятнистость.

В экспериментах использовали штаммы микробов-антагонистов *B. subtilis* BKM B-2604D и *B. subtilis* BKM B-2605D и тест-культуры фитопатогенных микроорганизмов из «Государственной коллекции микроорганизмов, патогенных для растений и их вредителей» Центра коллективного пользования научным оборудованием «Инновационные технологии защиты растений».

Культивирование штаммов проводили на искусственной питательной среде следующего состава: кукурузный экстракт (30 г/л), меласса (15 г/л) pH — 7,2 на лабораторном шейкере при 28°C, 180 об./мин., в колбах объемом 750 мл с объемом среды 100 мл в течение 72 часов.

Оценку антигрибной активности лабораторных образцов композиций по отношению к *B. sorokiniana* проводили методом агаровых блоков [16]. С этой целью в теплую агаризованную среду Чапека вносили койевую кислоту в концентрации 0,1%, 0,2%, 0,5%, 1% и композиции хитозана с койевой кислотой, рассчитывая конечную концентрацию в среде в зависимости от исходной концентрации образцов. После застывания среды на ее поверхности помещали блоки 10-суточной культуры микромицета *B. sorokiniana* диаметром 6 мм. В качестве контроля служили чашки с агаризованной средой Чапека с блоками тест-культуры без испытуемых образцов. Чашки инкубировали в темноте при 25°C. Фунгистатическую активность оценивали по диаметру подавления роста тест-культуры через 3, 5 и 7 суток совместного культивирования.

Опыты по оценке иммуномодулирующей активности образцов композиций проводили методом отделенных листьев [12]. За 24 часа до инокуляции патогеном 7-дневные проростки пшеницы восприимчивого к болезни сорта Саратовская 29 опрыскивали испытуемыми образцами. Заражение листьев пшеницы проводили суспензией спор *B. sorokiniana* (4×10^3; 2×10^4 спор/мл). Развитие болезни оценивали на 4-е сутки после заражения патогеном по пораженной площади листа в процентах. В контроле растения обрабатывали водой.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящее время в литературных источниках отсутствует информация об ингибирующем действии койевой кислоты на рост мицелия возбудителя темно-бурой пятнистости *B. sorokiniana*. В связи с этим, в предварительных опытах была проведена оценка антигрибной активности койевой кислоты по отношению к этому фитопатогену *in vitro* (табл.1.).

Таблица 1. Фунгистатическая активность койевой кислоты по отношению к *Bipolaris sorokiniana*

Table 1. Fungistatic activity of kojic acid against *Bipolaris sorokiniana*

Вариант опыта	Концентрация веществ, %	Зоны подавления роста, %		
		2 сутки	4 сутки	7 сутки
Контроль		–	–	-
Койевая кислота	0,1	15,2	7,1	12,5
Койевая кислота	0,2	39,8	42,1	50,0
Койевая кислота	0,5	100	100	100
Койевая кислота	1,0	100	100	100
Хитозан	0,1	19,2	16,4	39,4

Полученные результаты показали, что койевая кислота проявляет выраженную антигрибную активность в диапазоне концентраций от 0,5% до 1%, полностью ингибируя мицелиальный рост патогена.

Ранее сообщалось, что койевая кислота характеризуется слабой антигрибной активностью против *Glomerella cingulate* и *Botrytis cinerea* [21]. Однако, по данным китайских ученых [22], койевая кислота проявляла высокую антигрибную активность в отношении *Sclerotinia sclerotiorum*, ингибируя синтез хитина и меланина и изменяя целостность клеточной стенки и образование склероций.

Результаты изучения индуцирующей активности койевой кислоты и ее композиции с хитозаном представлены в таблице 2.

Таблица 2. Влияние койевой кислоты и ее композиций с хитозаном на устойчивость пшеницы к темно-бурой пятнистости (метод отделенных листьев, сорт Саратовская 29)

Table 2. The effect of kojic acid and its compositions with chitosan on wheat resistance to dark brown spotting (separated leaf method, Saratovskaya 29 variety)

Вариант опыта	Концентрация веществ, %	Пораженность листьев темно-бурой пятнистостью, %
Контроль	–	80
Койевая кислота	0,1	70
Койевая кислота	0,2	60
Койевая кислота	0,5	50
Койевая кислота	1,0	30
Койевая кислота + Хитозан	0,5+0,1	20
Койевая кислота + Хитозан	1,0+0,1	15
Хитозан	0,1	50
$НСР_{0,05}$		4,5

Как видно из таблицы 2, выявлена концентрационная зависимость иммуномодулирующего действия койевой кислоты на устойчивость пшеницы к *B. sorokiniana*. Обработка растений кислотой в концентрации 0,1–0,2% снижала развитие болезни на 10–20%. Индуцирующая активность значительно повышалась с увеличением концентрации до 0,5%, что выразилось в уменьшении пораженности листьев пшеницы микромицетом на 30% по сравнению с контролем, где этот показатель достиг 80%. Наибольшую индуцирующую активность койевая кислота проявила в концентрации 1%, в 2,5 раза снизив пораженность листьев пшеницы возбудителем темно-бурой пятнистости (табл. 2).

Способность койевой кислоты индуцировать в растениях устойчивость к болезням обнаружена в работе [20], которая показала, что обработка койевой кислотой плодов папайи повышала их устойчивость к возбудителю антракноза *Colletotrichum brevisporum*. Койевая кислота запускает в растении защитные реакции, повышая уровень экспрессии генов, связанных с защитными механизмами, и активность антиоксидантных ферментов.

Хотя хитозан проявляет хорошую индуцирующую активность, снижая пораженность растений пшеницы возбудителем темно-бурой пятнистости на 30% по отношению к контролю, добавление к нему койевой кислоты в концентрации 0,5% и 1% способствовало усилению иммуномодулирующего эффекта полисахарида. Площадь некрозов листьев пшеницы сократилась до 15% и 20% при пораженности в контроле 80%. Поскольку и хитозан, и койевая кислота обладают индуцирующей активностью, то при совместном их применении наблюдалось усиление иммуномодулирующей активности.

На следующем этапе исследований проведена оценка иммуномодулирующей активности штаммов *B. subtilis* ВКМ В-2604D и *B. subtilis* ВКМ В-2605D и их композиций с койевой кислотой и хитозаном. Установлено, что исходные штаммы характеризуются хорошей индуцирующей активностью, снижая пораженность растений пшеницы на 50% по отношению к контролю. Включение койевой кислоты в культуральную жидкость штаммов в концентрации 0,5% повысило их иммуномодулирующую активность в 3 раза, а в концентрации 1% – в 5 раз.

Индуцирующая активность штаммов, содержащих в своем составе совместно хитозан (0,1%) и койевую кислоту в концентрации 0,5% и 1%, резко повышалась. Биологическая активность данных композиций: *B. subtilis* ВКМ В-2604D и *B. subtilis* ВКМ В-2605D КЖ+хитозан 0,1%+0,5% койевая кислота и *B. subtilis* ВКМ В-2604D и *B. subtilis* ВКМ В-2605D КЖ+хитозан 0,1%+1% койевая кислота в 3 и 6 раз превышает действие исходных штаммов (табл. 3).

Таблица 3. Влияние штаммов *B. subtilis* ВКМ В-2604D и *B. subtilis* ВКМ В-2605D и их композиций с койевой кислотой и хитозаном на устойчивость пшеницы к темно-бурой пятнистости (метод отделенных листьев, сорт Саратовская 29)

Table 3. The effect of *B. subtilis* VKM B 2604D and *B. subtilis* VKM B 2605D strains and their compositions with kojic acid and chitosan on wheat resistance to dark brown spotting (separated leaf method, Saratovskaya 29 variety)

Вариант опыта	Поражение листьев темно-бурой пятнистостью, %
Контроль	80
B. subtilis ВКМ В-2604D и *B. subtilis* ВКМ В-2605D КЖ	30
B. subtilis ВКМ В-2604D и *B. subtilis* ВКМ В-2605D КЖ + 1,0% койевая кислота	15
B. subtilis ВКМ В-2604D и *B. subtilis* ВКМ В-2605D КЖ + 0,5% койевая кислота	25
B. subtilis ВКМ В-2604D и *B. subtilis* ВКМ В-2605D КЖ + 0,1% хитозан + 0,5% койевая кислота	10
B. subtilis ВКМ В-2604D и *B. subtilis* ВКМ В-2605D КЖ + 0,1% хитозан + 1,0% койевая кислота	5
$НСР_{0,05}$	4,5

Таким образом, наибольшую индуцирующую активность продемонстрировали композиции *B. subtilis,* содержащие хитозана (0,1%) и койевую кислоту в концентрации 0,5% и 1%, что проявилось в снижении поражения листьев растений до 5–10% по сравнению с контролем.

Показано, что обработка растений штаммами *B. subtilis* совместно с койевой кислотой и хитозаном эффективно стимулирует повышение устойчивости растений пшеницы к возбудителю темно-бурой пятнистости. Высокий защитный эффект композиций обусловлен сочетанием антагонистических свойств штаммов бацилл и способности хитозана совместно с койевой кислотой активизировать механизмы естественной устойчивости растений к патогенам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Краснобаева И.Л., Коваленко Н.М., Попова Э.В.* Влияние хитина на биологическую активность штаммов *Bacillus subtilis* // Вестник защиты растений. 2020. Т. 103. № 4. С. 233–240. https://doi.org/10.31993/2308-6459-2020-103-4-13272
2. *Максимов И.В., Веселова С.В., Нужная Т.В., Сарварова Е.Р., Хайрулин Р.М.* Стимулирующие рост растений бактерии в регуляции устойчивости растений к стрессовым факторам // Физиология растений. 2015. Т. 62. № 6. С. 763–775. https://doi.org/10.7868/s0015330315060111
3. *Павлюшин В.А., Новикова И.И., Бойкова И.В.* Микробиологическая защита растений в технологиях фитосанитарной оптимизации агроэкосистем: теория и практика (обзор) // Сельскохозяйственная биология. 2020. Т. 55. № 3. С. 421–438. https://doi.org/10.15389/agrobiology.2020.3.421rus
4. *Яруллина Л.Г., Калацкая Ж.Н, Черепанова Е.А. и др.* Перспективы повышения биологической активности биопрепаратов на основе бактерий рода *Bacillus* и нанокомпозитов хитозана (обзор) // Прикладная биохимия и микробиология. 2023. Т. 59. № 5. С. 427–439. https://doi.org/10.31857/S0555109923050185
5. *Abdel-Kader M.M., El-Mougy N.S., Aly M.D., Lashin S.M.* Integration of biological and fungicidal alternatives for controlling foliar diseases of vegetables under greenhouse conditions // Int J Agric Forestry. 2012. V. 2. № 2. P. 8–48. https://doi.org/10.5923/j.ijaf.20120202.07
6. *Chowdhury S.P., Hartmann A., Gao X.W., Borriss R.* Biocontrol mechanisms by root-associated *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 – a review // Front. Microbiol. 2015. V. 6. https://doi.org/0.3389/fmicb.2015.00780
7. *Chowdhury S.P., Uhl J., Grosch R. et al.* Cyclic lipopeptides of Bacillus amyloliquefaciens FZB42 subsp.plantarum colonizing the lettuce rhizosphere enhance plant defence responses towards the bottom rot pathogen *Rhizoctonia solani* // Mol. Plant Microbe Interact. 2015. V. 28. № 9. P. 984–995. https://doi.org/10.1094/MPMI-03-15-0066-R

8. *Etesami H., Jeong B.R., Glick B. R.* Potential use of *Bacillus* spp. as an effective biostimulant against abiotic stresses in crops. A review // Current Research in Biotechnology. 2023. V. 5. https://doi.org/10.1016/j.crbiot.2023.100128
9. *Kamal-Eldin N.A., Zohri A.A., Mahmoud G.A.* Kojic acid production by rhizospheric fungi recovered from Egyptian plants // Int Multidiscip Res J. 2022. V. 51. № 1. P. 89–102.
10. *Kim T.Y., Jang J.Y., Jeon S.J. et al.* Nematicidal activity of kojic acid produced by *Aspergillus oryzae* against *Meloidogyne incognita* // J Microbiol Biotechnol. 2016. V. 26. № 8. P. 1383–1391 https://doi.org/10.4014/jmb.1603.03040
11. *Mahmoud G.A-E., Zohri A.A.* Amedment stable kojic acid produced by non-toxigenic *Aspergillus oryzae* using five levels central composite design of response surface methodology: stable kojic acid production // J Microbiol Biotechnol Food Sci. 2021; V.10. № 6. P. 1–8. https://doi.org/10.15414/jmbfs.2683
12. *Manikandan A., Sathiyabama M.* Preparation of chitosan nanoparticles and its effect on detached rice leaves infected with *Pyricularia grisea* // Int J Biol Macromol. 2016. V. 84. P. 58–61. https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2015.11.083
13. *Miljakovi´c D., Marinkovi´c J., Baleševi´c-Tubi´c S.* The significance of *Bacillus* spp. in disease suppression and growth promotion of field and vegetable crops // Microorganisms. 2020. V. 8 (7). https://doi.org/10.3390/microorganisms8071037
14. *Nihorimbere V., Cawoy H., Seyer A. et al.* Impact of rhizosphere factors on cyclic lipopeptide signature from the plant beneficial strain *Bacillus amyloliquefaciens* // Microbiol. Ecol. 2012. V. 79. P. 176–191. https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2011.01208.x
15. *Novikova I.I., Popova E.V., Krasnobaeva I.L., Kovalenko N.M.* Biological background to using chitosan inducers to increase the efficiency of biofungicides // *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya* [*Agricultural Biology*]. 2021. Vol. 56. № 3. P. 511–522. https://doi.org/10.15389/agrobiology.2021.3.511eng
16. *Oh J.-W., Chun S.C., Chandrasekaran M.* Preparation and in vitro characterization of chitosan nanoparticles and their broad-spectrum antifungal action compared to antibacterial activities against phytopathogens of tomato // Agronomy. 2019. V. 9. № 2. P. 21–33. https://doi.org/10.3390/agronomy9010021
17. *Saeedi M., Eslamifar M., Khezri K.* Kojic acid applications in cosmetic and pharmaceutical preparations // Biomed. Pharmacother. 2019. V. 110. P. 582–593. https://doi.org/10.1016/j.biopha.2018.12.006
18. *Sanjotha G., Shivasharana C.T., Manawadi S.I.* An *in vitro* approach for evaluating antimicrobial activity and production of kojic acid by *aspergillus flavus* isolated from Karwar region // J. Appl Microbiol. 2019. V. 13. № 4. P. 2261–2273. https://doi.org/ 10.22207/JPAM.13.4.40
19. *Song X., Ni M.T., Zhang Y. et al.* Comparing the inhibitory abilities of epigallocatechin-3-gallate and gallocatechingallate against tyrosinase and their combined effects with kojic acid // Food Chem. 2021. V. 349. https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2021.129172
20. *Wang Y., Wang S., Beta T. et al.* Kojic acid induces resistance against *Colletotrichum brevisporum* and enhances antioxidant properties of postharvest papaya // Food Control. V. 144. № 17. https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2022.109405
21. *Wei S., Ji Z.* Isolation, synthesis, and antifungal activity of kojic acid and its derivatives // Chem. Nat. Compd. 2016. V. 52. №1. P. 123–124. https://doi.org/10.1007/s10600-016-1565-z
22. *Zhu G-Y., Shi X-C., Wang S-Y., Wang B., Laborda P.* Antifungal mechanism and efficacy of kojic acid for the control of *Sclerotinia sclerotiorum* in soybean // Front. Plant Sci. 2022. V. 13. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.845698

RERERENCES

1. Krasnobaeva I.L., Kovalenko N.M., Popova E.V. Effect of chitin on the biological activity of *Bacillus subtilis* strains. *Plant Protect. Bull*, 2020, vol. 103, no. 4, pp. 233–240. (In Russ.) https://doi.org/10.31993/2308-6459-2020-103-4-13272
2. Maksimov I.V., Veselova S.V., Nuzhnaya T.V., Sarvarova E.R., Khairulin R.M. Plant growth-promoting bacteria in the regulation of plant resistance to stress factors. *Plant Physiol*, 2015, vol. 62, no. 6, pp. 763–775. (In Russ.) https://doi.org/10.7868/s0015330315060111
3. Pavlyushin V.A., Novikova I.I., Boykova I.V. Microbiological plant protection in technologies of phytosanitary optimization of agroecosystems: theory and practice (review). *Agricul. Biol*, 2020, vol. 55, no. 3, pp. 421–438. (In Russ.) https://doi.org/10.15389/agrobiology.2020.3.421rus
4. Yarullina L.G., Kalatskaya Zh.N., Cherepanova E.A. et al. Prospects for increasing the biological activity of biopreparations based on *Bacillus* bacteria and chitosan nanocomposites (review). *Appl. Biochem. Microbiol.*, 2023, vol. 59, no. 5, pp. 427–439. (In Russ.) https://doi.org/10.31857/S0555109923050185
5. Abdel-Kader M.M., El-Mougy N.S., Aly M.D., Lashin S.M. Integration of biological and fungicidal alternatives for controlling foliar diseases of vegetables under greenhouse conditions. *Int J Agric Forestry,* 2012, vol. 2, no. 2, pp. 8–48. https://doi.org/10.5923/j.ijaf.20120202.07

6. Chowdhury S.P., Hartmann A., Gao X.W., Borriss R. Biocontrol mechanisms by root-associated *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 – a review. *Front. Microbiol*, 2015, vol. 6, pp. 780–791. https://doi.org/0.3389/fmicb.2015.00780
7. Chowdhury S. P., Uhl J., Grosch R. et al. Cyclic lipopeptides of Bacillus amyloliquefaciens FZB42 subsp.plantarum colonizing the lettuce rhizosphere enhance plant defence responses towards the bottom rot pathogen *Rhizoctonia solani*. *Mol. Plant Microbe Interact*, 2015, vol. 28, no. 9, pp. 984–995. https://doi.org/10.1094/MPMI-03-15-0066-R
8. Etesami H., Jeong B.R., Glick B.R. Potential use of Bacillus spp. as an effective biostimulant against abiotic stresses in crops. A review. *Cur. Res. in Biotechnol.*, 2023, vol. 5, https://doi.org/10.1016/j.crbiot.2023.100128
9. Kamal-Eldin N.A., Zohri A.A., Mahmoud G.A. Kojic acid production by rhizospheric fungi recovered from Egyptian plants. *Int Multidiscip Res J.,* 2022, vol. 51, no. 1, pp. 89–102.
10. Kim T.Y., Jang J.Y., Jeon S.J. et al. Nematicidal activity of kojic acid produced by *Aspergillus oryzae* against *Meloidogyne incognita*. *J Microbiol Biotechnol*, 2016, vol. 26, no. 8, pp. 1383–1391. https://doi.org/10.4014/jmb.1603.03040
11. Mahmoud G.A-E., Zohri A.A. Amedment stable kojic acid produced by non-toxigenic *Aspergillus oryzae* using five levels central composite design of response surface methodology: stable kojic acid production. *J Microbiol Biotechnol Food Sci.,* 2021; vol. 10, № 6. pp. 1–8. https://doi.org/10.15414/jmbfs.2683
12. Manikandan A., Sathiyabama M. Preparation of chitosan nanoparticles and its effect on detached rice leaves infected with *Pyricularia grisea***.** *Int J Biol Macromol*, 2016, vol. 84, pp. 58–61. https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2015.11.083
13. Miljakovi´c D., Marinkovi´c J., Baleševi´c-Tubi´c S. The significance of Bacillus spp. in disease suppression and growth promotion of field and vegetable crops. *Microorganisms*, 2020, vol. 8, no. 7. pp. 1–19. https://doi.org/10.3390/microorganisms8071037
14. Nihorimbere V., Cawoy H., Seyer A. et al. Impact of rhizosphere factors on cyclic lipopeptide signature from the plant beneficial strain *Bacillus amyloliquefaciens*. *Microbiol. Ecol*, 2012, vol. 79, pp. 176–191. https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2011.01208.x
15. Novikova I.I., Popova E.V., Krasnobaeva I.L., Kovalenko N.M. Biological background to using chitosan inducers to increase the efficiency of biofungicides. Agricult. Biol, 2021, vol. 56, no. 3, pp. 511–522. https://doi.org/10.15389/agrobiology.2021.3.511eng
16. Oh J.-W., Chun S.C., Chandrasekaran M. Preparation and in vitro characterization of chitosan nanoparticles and their broad-spectrum antifungal action compared to antibacterial activities against phytopathogens of tomato. *Agronomy*, 2019, vol. 9, no. 2, pp. 21–33. https://doi.org/10.3390/agronomy9010021
17. Saeedi M., Eslamifar M., Khezri K. Kojic acid applications in cosmetic and pharmaceutical preparations. *Biomed. Pharmacother*, 2019, vol. 110, pp. 582–593. https://doi.org/10.1016/j.biopha.2018.12.006
18. Sanjotha G., Shivasharana C.T., Manawadi S.I. An *in vitro* approach for evaluating antimicrobial activity and production of kojic acid by *aspergillus flavus* isolated from Karwar region. *J Appl Microbiol*, 2019, vol. 13, no. 4. pp. 2261–2273. https://doi.org/10.22207/JPAM.13.4.40
19. Song X., Ni M.T., Zhang Y. et al. Comparing the inhibitory abilities of epigallocatechin-3-gallate and gallocatechingallate against tyrosinase and their combined effects with kojic acid. *Food Chem*, 2021, vol. 349. https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2021.129172
20. Wang Y., Wang S., Beta T. et al. Kojic acid induces resistance against *Colletotrichum brevisporum* and enhances antioxidant properties of postharvest papaya. *Food Control*, vol. 144, no. 17. https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2022.109405
21. Wei S., Ji Z. Isolation, synthesis, and antifungal activity of kojic acid and its derivatives. *Chem. Nat. Compd*, 2016, vol. 52, no. 1, pp. 123–124. https://doi.org/10.1007/s10600-016-1565-z
22. Zhu G-Y., Shi X-C., Wang S-Y., Wang B., Laborda P. Antifungal mechanism and efficacy of kojic acid for the control of *Sclerotinia sclerotiorum* in soybean. *Front. Plant Sci*., 2022, vol. 13. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.845698

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

Краснобаева Ирина Леонтьевна — кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаб. микробиологической защиты растений ФГБНУ ВИЗР, Санкт-Петербург, Российская Федерация
E-mail: krasnobaeva08@mail.ru
https://orcid.org/0000-0001-9166-4475

Новикова Ирина Игоревна — доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаб. микробиологической защиты растений ФГБНУ ВИЗР, Санкт-Петербург, Российская Федерация
E-mail: irina_novikova@inbox.ru
https://orcid.org/0000-0003-2816-2151

Попова Эльза Викторовна — кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаб. микробиологической защиты растений ФГБНУ Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Санкт-Петербург, Российская Федерация
E-mail: elzavpopova@mail.ru
https://orcid.org/0000-0003-3165-6777

Коваленко Надежда Михайловна — кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, лаб. иммунитета растений к болезням ФГБНУ ВИЗР, Санкт-Петербург, Российская Федерация
E-mail: nadyakov@mail.ru
https://orcid.org/0000-0001-9577-8816

Поступила в редакцию 20.06.2025
После доработки 23.07.2025
Принята к публикации 14.12.2025

ABOUT THE AUTHORS

Krasnobaeva, Irina L. — Cand. Sc. (Biology), Senior Research Officer, Lab. of Microbiological Plant Protection All-Russian Research Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Russian Federation
E-mail: krasnobaeva08@mail.ru
https://orcid.org/0000-0001-9166-4475

Novikova, Irina I. — Ph.D. (Biology), Head Scientist Researcher, Lab. of Microbiological Plant Protection All-Russian Research Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Russian Federation
E-mail: irina_novikova@inbox.ru
https://orcid.org/0000-0003-2816-2151

Popova, Elza V. — Cand. Sc. (Biology), Senior Research Officer, Lab. of Microbiological Plant Protection, All-Russian Research Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Russian Federation
E-mail: elzavpopova@mail.ru
https://orcid.org/0000-0003-3165-6777

Kovalenko, Nadezhda M. — Cand. Sc. (Biology), Senior Research Officer, Lab. of immunity of plants to diseases All-Russian Research Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Russian Federation
E-mail: nadyakov@mail.ru
https://orcid.org/0000-0001-9577-8816

Received June 20, 2025
Revised July 23, 2025
Accepted December 14, 2025