



Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2023. Т. 23, вып. 3. С. 337–344
Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology, 2023, vol. 23, iss. 3, pp. 337–344
<https://ichbe.sgu.ru> <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2023-23-3-337-344>, EDN: BCAPTE

Научная статья
УДК 579.64

Антагонистическая активность некоторых представителей рода *Herbaspirillum* в отношении фитопатогенных микромицетов



Н. С. Величко¹✉, Н. К. Кондюрина^{1,2}, Ю. П. Федоненко^{1,2}

¹Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов, ФИЦ «Саратовский научный центр Российской академии наук» (ИБФРМ РАН), Россия, 410049, г. Саратов, пр. Энтузиастов, д. 13

²Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского, Россия, 410012, г. Саратов, ул. Астраханская, д. 83

Величко Наталья Сергеевна, кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории биохимии velichko_n@ibppm.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9734-3947>

Кондюрина Наталья Кирилловна, ¹лаборант лаборатории биохимии, ²студент кафедры биохимии и биофизики, natasha.kondyurina@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-2975-6066>

Федоненко Юлия Петровна, кандидат биологических наук, ¹заведующий лабораторией биохимии, доцент, ²доцент кафедры биохимии и биофизики, fedonenko_yu@ibppm.ru, <https://orcid.org/0000-0003-0255-8190>

Аннотация. Распространенной проблемой агропромышленного комплекса является ущерб от инфекционных заболеваний растений, вызываемых наиболее распространенными фитопатогенами родов *Alternaria*, *Helminthosporium*, *Cladosporium* и *Fusarium*, приводящих не только к снижению урожая, но и к ухудшению его качества в результате накопления в зерне опасных для здоровья человека и животных продуктов жизнедеятельности грибов – микотоксинов. В качестве альтернативы фунгицидам в последнее время используются биологические средства защиты урожая, основанные на применении антагонистов фитопатогенных грибов – непатогенных микроорганизмов. Целью исследования явилась оценка антагонистического потенциала почвенных микроорганизмов рода *Herbaspirillum* в отношении грибов рода *Fusarium*. Скрининг симбиотических бактерий, проявляющих фунгицидную активность, сохраняет свою актуальность, поскольку позволяет выявлять потенциальные инструменты биоконтроля. Представлены результаты оценки биологической активности коллекционных штаммов бактерий рода *Herbaspirillum* по отношению к полевым штаммам мицелиальных грибов рода *Fusarium*. Антигрибную активность исследуемых бактериальных штаммов определяли по размеру зоны ингибирования роста грибного мицелия вокруг лунок. Учитывали наличие и интенсивность роста фитопатогенных грибов, бактерий-антагонистов, а также характер их взаимодействия. На основании проведенного первичного скрининга охарактеризована биофунгицидная активность гербаспирилл. Результаты данной работы могут быть использованы в дальнейшей разработке экологически безопасных, высокопродуктивных и конкурентоспособных в адаптивном земледелии биопрепаратов, способных контролировать фузариоз важнейших сельскохозяйственных культур и активизировать защитные системы растений.

Ключевые слова: антагонизм, *Fusarium*, *Herbaspirillum*, фитопатогены, биоконтроль

Благодарности. Исследование выполнено в рамках проекта Российского научного фонда № 22-24-00421 (<https://rscf.ru/project/22-24-00421/>).

Для цитирования: Величко Н. С., Кондюрина Н. К., Федоненко Ю. П. Антагонистическая активность некоторых представителей рода *Herbaspirillum* в отношении фитопатогенных микромицетов // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2023. Т. 23, вып. 3. С. 337–344. <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2023-23-3-337-344>, EDN: BCAPTE

Статья опубликована на условиях лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International (CC-BY 4.0)

Article

Antagonistic activity of some *Herbaspirillum* species against phytopathogenic micromycetes

N. S. Velichko¹✉, N. K. Kondyurina^{1,2}, Yu. P. Fedonenko^{1,2}

¹Institute of Biochemistry and Physiology of Plants and Microorganisms – Subdivision of the Federal State Budgetary Research Institution Saratov Federal Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences (IBPPM RAS), 13 Entuziastov prospekt, Saratov 410049, Russia

²Saratov State University, 83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia

Natalya S. Velichko, velichko_n@ibppm.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9734-3947>

Natalya K. Kondyurina, natasha.kondyurina@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-2975-6066>

Yulia P. Fedonenko, fedonenko_yu@ibppm.ru, <https://orcid.org/0000-0003-0255-8190>



Abstract. A common problem of agriculture is damage from infectious plant diseases caused mainly by plant-pathogenic *Alternaria*, *Helminthosporium*, *Cladosporium*, and *Fusarium*. Fusariosis is a harmful, widespread worldwide disease caused by *Fusarium* species, which leads not only to a decrease in yield but also to a deterioration in its quality as a result of the accumulation of mycotoxin waste products of fungi that are hazardous to human and animal health. Biocontrol is an environmentally friendly approach to using microorganisms to control plant diseases. The use of antagonists is one of the ways to reduce the harmfulness of phytopathogens. Interest in such organisms has increased in recent decades due to the accumulation of negative consequences from the long-term use of chemical protection agents with a lack of organic fertilizers. The paper presents the results of assessing the biological activity of collection strains of bacteria of the genus *Herbaspirillum* with field strains of filamentous fungi of the genus *Fusarium*. Based on the primary screening of representatives of different species of *Herbaspirillum* for antagonism against natural isolates of *Fusarium* by the method characterizing their bio-fungicidal activity. The results of this work can be used in environmentally friendly, highly productive, and competitive biopreparations in adaptive farming, capable of controlling the *Fusarium* of the most important crops and activating plant defence systems.

Keywords: antagonism, *Fusarium*, *Herbaspirillum*, phytopathogens, biocontrol

Acknowledgments. This work was supported by the Russian Science Foundation, project No. 22-24-00421 (<https://rscf.ru/en/project/22-24-00421/>).

For citation: Velichko N. S., Kondyurina N. K., Fedonenko Yu. P. Antagonistic activity of some *Herbaspirillum* species against phytopathogenic microfungi. *Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology*, 2023, vol. 23, iss. 3, pp. 337–344 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2023-23-3-337-344>, EDN: BCAPTE

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC-BY 4.0)

Введение

Мировое сельское хозяйство несёт огромный ущерб от инфекционных заболеваний растений, вызываемых в основном фитопатогенными грибами и бактериями [1]. Видовой и количественный состав микромицетов-возбудителей болезней сельскохозяйственных культур не являются постоянными величинами и могут меняться. К наиболее распространенным фитопатогенам этой группы относят представителей родов *Alternaria*, *Helminthosporium*, *Cladosporium* и *Fusarium*. Грибы рода *Fusarium*, являясь преимущественно факультативными паразитами, вызывают массовые поражения растений при определенных условиях, а также известны как «плесени хранения» [2]. Инфицирование важнейших сельскохозяйственных культур приводит не только к снижению урожая, но и к ухудшению его качества в результате накопления в зерне опасных для здоровья человека и животных фузариотоксинов. Согласно данным Организации по продовольствию и сельскому хозяйству при ООН, более 25% всего производимого зерна поражено микотоксинами. Кроме того, повсеместное распространение технологии минимальной обработки почв влечет за собой сохранение, а при благоприятных условиях накопление инфекционной нагрузки для последующих культур [3].

Залогом обеспечения продовольственной безопасности населения является защита урожая от вредоносных организмов. Практика мирового земледелия свидетельствует о том, что до 25–30% урожая обеспечивают химические средства защиты растений. В то же время широкое многолетнее применение химических

фунгицидов сопровождается накоплением неблагоприятных экологических последствий, а также может приводить к появлению не только более устойчивых, но и более токсиногенных и агрессивных форм фитопатогена [4].

В качестве альтернативы фунгицидам в последнее время используются биологические средства защиты урожая, основанные на применении антагонистов фитопатогенных грибов – непатогенных микроорганизмов, обитающих в ризосфере, филлосфере или эндофитно в растениях, конкурирующих с ними за экологические ниши и пищевые субстраты, а также обладающих ценными функциональными свойствами для растений-хозяев (*plant growth-promoting bacteria* – бактерии, стимулирующие рост растений, PGPR) [5]. При успешной конкуренции бактерии группы PGPR подавляют рост и развитие почвенных фитопатогенов, вытесняют их из зоны влияния на растения. Как следствие, ограничиваются инфицирование и заболеваемость растений, что способствует их нормальному росту и развитию. Особый интерес для исследователей представляют бактерии родов *Gluconacetobacter*, *Azoarcus*, *Azospirillum*, *Klebsiella*, *Serratia*, *Rhizobium* и *Herbaspirillum*, составляющие перспективный биотехнологический ресурс для создания адекватной и экологически безопасной альтернативы агрохимикатам [6].

Представители рода *Herbaspirillum* при взаимодействии с растениями увеличивают их резистентность и продуктивность, в том числе за счет индукции защитных механизмов в отношении различных стрессовых факторов [7]. *Herbaspirillum* spp. обладают высокой колонизи-



рующей активностью, способны образовывать биопленки на поверхности корневой системы [8], что составляет конкурентное преимущество при реализации биоконтроля [9]. Широкое распространение гербаспирилл (в почве, воде, на поверхности и во внутренних тканях растений), высокая адаптивная способность к изменяющимся условиям окружающей среды, разнообразие биосинтетических и катаболических реакций позволяют рассматривать их как в качестве перспективного объекта для применения в биотехнологии [10, 11], так и в качестве адекватной модели для изучения различных аспектов растительно-микробных взаимодействий.

Скрининг симбиотических бактерий, проявляющих фунгицидную активность, сохраняет свою актуальность, поскольку позволяет выявлять потенциальные инструменты биоконтроля. В связи с этим целью исследования явилась оценка антагонистического потенциала почвенных микроорганизмов рода *Herbaspirillum* в отношении грибов рода *Fusarium*.

Материалы и методы

Объекты исследования. В работе использовали культуры бактерий *Herbaspirillum lusitanum* P6-12^T (IBPPM 515), *H. frisingense* GSF30^T (IBPPM 626), *H. chlorophenolicum*^T (IBPPM 627), *H. seropedicae* Z67^T (IBPPM 630), предоставленные коллекцией ризосферных микроорганизмов ИБФРМ РАН (<http://collection.ibppm.ru>), которые выращивали в жидкой синтетической питательной среде с витаминами [12] при 30°C в течение 24 ч, что соответствовало окончанию экспоненциальной фазы роста.

В качестве тест-объектов использовали полевые штаммы мицелиальных грибов рода *Fusarium* (табл. 1), любезно предоставленные коллекцией лаборатории микологии и фитопатологии Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений, вызывающие корневые гнили пшеницы (<http://vizrspb.ru/struktura-instituta/research/mikologii-i-fitopatologii/>). Для хранения культур грибов и поддержания их в рабочем состоянии использовали агаризованную среду Чапека и картофельно-глюкозный агар.

Таблица 1 / Table 1

Фитопатогенные грибы рода *Fusarium*, использованные в работе
Origin, source and year of isolation of *F. culmorum*, *F. sporotrichioides*, *F. oxysporum*,
F. graminearum, *F. solani* strains used in the present work

Вид гриба <i>Fusarium</i> species	Штамм Strain	Место, источник и год выделения Origin, source and year of isolation
<i>F. culmorum</i>	58800	Ленинградская обл. ячмень, зерно, 2015 г. Leningradskaya obl., barley, grain, 2015
<i>F. sporotrichioides</i>	262900	Красноярский край, пшеница, зерно, 2018 г. Krasnoyarskiy kray, wheat, grain, 2018
<i>F. oxysporum</i>	60521	Челябинская обл., ячмень, корень, 2019 г. Chelyabinskaya obl., barley, root, 2019
<i>F. graminearum</i>	58889	Краснодарский край, пшеница, колос, 2016 г. Krasnodarskiy kray, wheat, ear, 2016
<i>F. solani</i>	60519	Челябинская обл. ячмень, корень, 2019 г. Chelyabinskaya obl., barley, root, 2019

Фунгицидную активность гербаспирилл оценивали методом лунок на среде Чапека [13]. В центр чашки Петри с питательной средой вносили мицелий гриба (10×10 мм). Стерильным сверлом вырезали из агаровой пластинки четыре симметрично расположенных лунки диаметром 5 мм, в которые вносили по 50 мкл суспензии клеток исследуемых штаммов бактерий (10⁹ КОЕ/мл). Контролем служил посев гриба без бактерий. Чашки Петри выдерживали в термостате при 30°C в течение 5 суток. Учитывали наличие и интенсивность роста фитопатогенных

грибов, бактерий-антагонистов, а также характер их взаимодействия. Антигрибную активность исследуемых бактериальных штаммов определяли по размеру зоны ингибирования роста грибного мицелия вокруг лунок. Взаимоотношения патогена и антагониста характеризовали по классификации Т. В. Пестинской [14].

Результаты и их обсуждение

Использование методов определения антагонистической активности *in vitro* позволяет быстро и эффективно провести скрининговые



исследования большого массива бактериальных штаммов и грибных тест-культур. К этой группе традиционно относят диффузионные методы, в том числе используемый в данной работе метод лунок, позволяющие визуально наблюдать продукцию бактериями антигрибных метаболитов, диффундирующих в толщу агаризованной среды и подавляющих рост тест-культур.

Опыты по определению фунгицидной активности бактериальных штаммов проводят в отношении каждого вида гриба. Однако большое количество видов рода *Fusarium* приводит к некоторому ограничению выборки тест-культур. Как правило, при подобных исследованиях выбирают либо доминирующие в определенном регионе виды грибов, либо наиболее агрессивные виды или штаммы. В связи с этим в качестве тест-культур нами были выбраны полевые

штаммы разных видов *Fusarium*, изолированные из корней, колоса и зерна пшеницы и ячменя в различных регионах.

Как следует из представленных в табл. 2 результатов первичного скрининга, все используемые в ходе данной работы штаммы *Herbaspirillum* spp. характеризовались фунгицидной активностью в отношении фузариозных грибов. При этом установлена избирательность и специфичность антагонистического действия бактерий на грибные тест-культуры, очевидно, обусловленные несколькими механизмами супрессии фитопатогенов, к которым у бактерий относят активный синтез вторичных метаболитов различной химической природы, таких как гетероциклические конденсированные соединения, циклические липопептиды, пептиды, полипептиды, гидролитические ферменты, полисахариды и др.

Таблица 2 / Table 2

Антагонистическая активность штаммов *Herbaspirillum* spp. в отношении фитопатогенных грибов р. *Fusarium*
The spectrum of antagonistic action of the *Herbaspirillum* species against phytopathogenic *Fusarium*

Фитопатоген Phytopathogen	Бактерия-антагонист / Bacteria			
	P6-12 ^T	GSF30 ^T	Z67 ^T	CPW301 ^T
<i>F. culmorum</i> 58800	+++	+++	+++	+++
<i>F. sporotrichioides</i> 262900	+++	+++	++	+
<i>F. oxysporum</i> 60521	+	+	+/-	+/-
<i>F. graminearum</i> 58889	++	+++	+	++
<i>F. solani</i> 60519	–	+/-	–	+/-

Примечание. Величина зоны подавления фитопатогена: «–» – отсутствует, «+» – до 5 мм, «++» – 5–15 мм, «+++» – более 15 мм [14].

Note. The size of the phytopathogen suppression zone: “–” absent, “+” up to 5 mm, “++” 5–15 mm, “+++” more than 15 mm [14].

Наибольшее восприятие ко всем штаммам гербаспирилл было отмечено для *F. culmorum* 58800, а наименьшее – для *F. solani* 60519. Следует отметить, что стерильные зоны вокруг лунок с культурами *Herbaspirillum* spp. при анализе *F. solani* отсутствовали. Бактериальные культуры *H. frisingense* GSF30^T и *H. chlorophenolicum* CPW301^T существенно не влияли на линейную скорость роста гриба, но оказывали небольшое ингибирующее действие на интенсивность его роста, что проявлялось в изменениях его морфолого-культуральных признаков по сравнению с контрольным вариантом грибной культуры без бактерий (табл. 3).

В отношении *F. sporotrichioides* 262900 была показана высокая антифунгальная активность для штаммов *H. lusitanum* P6-12^T и *H. frisingense* GSF30^T и чуть менее выраженная – для *H. seropedicae* Z67^T, в отличие от *H. chlorophenolicum* CPW301^T, который в наименьшей степени ингибировал линейный рост данной тест-культуры. Наибольшая антагонистическая активность в отношении *F. graminearum* 58889 была отмечена для *H. frisingense* GSF30^T, которая убывала в ряду *H. chlorophenolicum* CPW301^T, *H. lusitanum* P6-12^T, *H. seropedicae* Z67^T. *F. oxysporum* 60521 продемонстрировал достаточно высокую устойчивость ко всем тестируемым гербаспириллам при незначительном изменении скорости линейного роста,

Влияние *in vitro* некоторых представителей рода *Herbaspirillum* на морфологические и культуральные характеристики *F. culmorum* 58800, *F. sporotrichioides* 262900, *F. oxysporum* 60521, *F. graminearum* 58889, *F. solani* 60519

***In vitro* effect of some *Herbaspirillum* species on the morphological and cultural characteristics of *F. culmorum* 58800, *F. sporotrichioides* 262900, *F. oxysporum* 60521, *F. graminearum* 58889, *F. solani* 60519**

№	Цвет мицелия / Color of mycelium		Структура мицелия / Mycelium	Наличие мицелия в зоне задержки роста / The presence of mycelium in zone of inhibition
	Воздушный / Aerial mycelium	Субстратный / Substrate mycelium		
Контроль / Control				
1	белый / white	коричнево-оливковый / olive-brown	пушистый / floccose aerial	+
2	бело-желтый / white to yellow	желтый / yellow	пушистый / floccose aerial	+
3	белый / white	бежевый / cream	пушистый / floccose aerial	+
4	белый / white	темно-коричневый / dark brown	гладкий / felty	+
5	белый / white	коричневый / brown	пушистый / floccose aerial	+
<i>H. lusitanum</i> P6-12 ^T				
1	бело-желтый / white to yellow	желто-коричневый / yellow brown	пушистый / floccose aerial	–
2	бежевый / cream	бежевый / cream	пушистый / floccose aerial	–
3	белый / white	бежевый / cream	пушистый / floccose aerial	–
4	белый / white	темно-коричневый / dark brown	пушистый / floccose aerial//	–
5	белый / white	коричневый / brown	пушистый / floccose aerial	+
<i>H. frisingense</i> GSF30 ^T				
1	белый / white	коричневый / brown	пушистый / floccose aerial	–
2	белый / white	коричневый / brown	пушистый / floccose aerial	–
3	белый / white	коричневый / brown	пушистый / floccose aerial	–
4	белый / white	коричневый / brown	пушистый / floccose aerial	–
5	белый / white	бежевый / cream	пушистый / floccose aerial	+
<i>H. seropedicae</i> Z67 ^T				
1	белый / white	коричневый / brown	пушистый / floccose aerial	–
2	бело-бежевый / white to cream	бежевый / cream	гладкий / felty	–
3	бело-бежевый / white to cream	бежевый / cream	гладкий / felty	–
4	бело-бежевый / white to cream	коричневый / brown	пушистый / floccose aerial	–
5	белый / white	коричневый / brown	пушистый / floccose aerial	+
<i>H. chlorophenicum</i> CPW301 ^T				
1	бело-бежевый / white to cream	коричнево-оливковый	гладкий / felty	–
2	бежевый / cream	желто-коричневый / yellow brown	пушистый / floccose aerial	–
3	белый / white	бежевый / cream	пушистый / floccose aerial	+
4	белый / white	бежевый / cream	гладкий / felty	+
5	бело-желтый / white to yellow	коричневый / brown	гладкий / felty	+

Примечание. 1 – *F. culmorum* 58800; 2 – *F. sporotrichioides* 262900; 3 – *F. oxysporum* 60521; 4 – *F. graminearum* 58889; 5 – *F. solani* 60519. «+» – присутствует мицелий в зоне задержки роста, «–» – отсутствует мицелий в зоне задержки роста.

Note. 1 – *F. culmorum* 58800; 2 – *F. sporotrichioides* 262900; 3 – *F. oxysporum* 60521; 4 – *F. graminearum* 58889; 5 – *F. solani* 60519. «+» – mycelium is present in the growth inhibition zone, «–» – mycelium is absent in the growth inhibition zone.

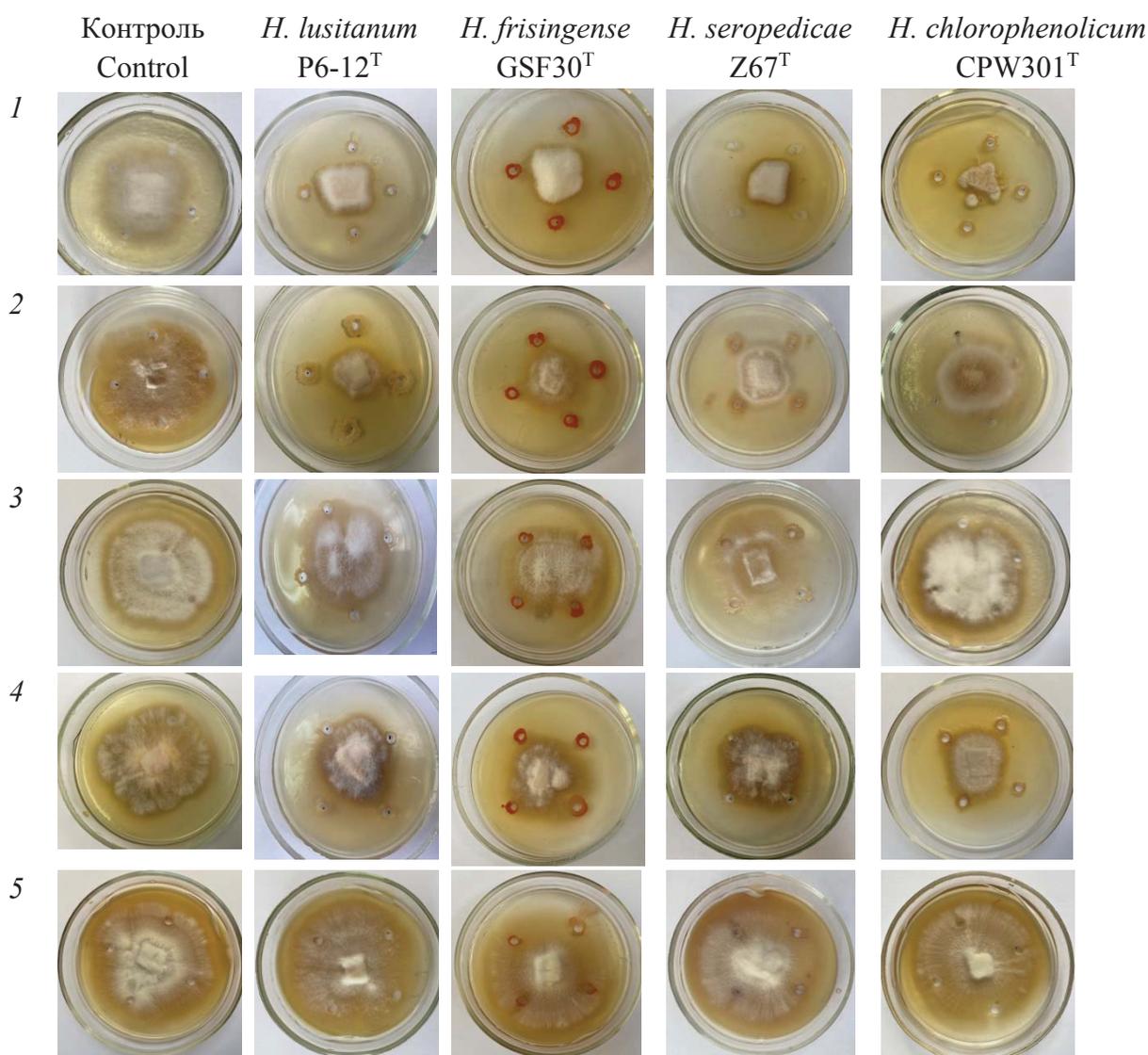


вместе с тем, наблюдалось изменение цвета субстратного мицелия в присутствии *H. frisingense* GSF30^T, а также структура и цвет воздушного мицелия при воздействии метаболитов *H. seropedicae* Z67^T (см. табл. 3).

Анализ представленных данных позволяет предполагать, что наблюдаемые эффекты опосредованы антифунгальной активностью исследуемых штаммов *Herbaspirillum* spp., которая в наименьшей степени связана с конкуренцией за питательные ресурсы.

Необходимо отметить, что бактерии рода *Herbaspirillum* практически полностью подавляли рост одного из наиболее вредоносных

видов грибов рода *Fusarium* – *F. culmorum* (рисунок). *H. lusitanum* P6-12^T, *H. frisingense* GSF30^T, *H. seropedicae* Z67^T, *H. chlorophenolicum* CPW301^T по механизму действия на *F. culmorum* следует отнести к штаммам, проявляющим фунгистатический антибиотический антагонизм (I тип), при котором ингибирование роста гриба происходит на расстоянии под воздействием антибиотических веществ с образованием между культурами пустой, «стерильной» зоны (см. рисунок). К этому же типу взаимодействия следует отнести *H. lusitanum* P6-12^T и *F. sporotrichioides* 262900. По механизму действия на *F. sporotrichioides* 262900 штаммы *H. frisingense* GSF30^T, *H. sero-*



Антагонистическая активность штаммов бактерий рода *Herbaspirillum* в отношении грибов рода *Fusarium*: 1 – *F. culmorum* 58800; 2 – *F. sporotrichioides* 262900; 3 – *F. oxysporum* 60521; 4 – *F. graminearum* 58889; 5 – *F. solani* 60519
Figure. Mycolytic activity of some *Herbaspirillum* species against: 1 – *F. culmorum* 58800, 2 – *F. sporotrichioides* 262900, 3 – *F. oxysporum* 60521, 4 – *F. graminearum* 58889, 5 – *F. solani* 60519



pedicae Z67^T, *H. chlorophenicum* CPW301^T были отнесены к штаммам с фунгистатическим алиментарным антагонизмом (III тип), выражающимся в остановке роста гриба при контакте с колонией антагониста, а также в нарастании последнего на патоген (см. рисунок). В отношении *F. graminearum* 58889 все используемые в исследовании штаммы бактерий проявляли себя как штаммы III типа. Аналогичное взаимодействие наблюдалось при совместном культивировании *F. oxysporum* с *H. lusitanum* P6-12^T, *H. frisingense* GSF30^T, *H. seropedicae* Z67^T, которое сопровождалось лизисом сформировавшегося мицелия (см. рисунок).

Herbaspirillum spp. являются потенциальными объектами агробиотехнологии для разработки на их основе биологических средств, стимулирующих рост и повышающих продуктивность растений [8, 9]. Ранее отмечено стимулирующее влияние предобработки бактериями рода *Herbaspirillum* на развитие важнейших сельскохозяйственных культур [15, 16], которое выражалось в увеличении длины и массы корней и побегов растений [17].

На основании проведенного первичного скрининга представителей разных видов р. *Herbaspirillum* на предмет антагонизма в отношении природных изолятов микроскопических грибов р. *Fusarium* методом лунок охарактеризована их биофунгицидная активность. Полученные результаты могут быть использованы в дальнейшей разработке экологически безопасных, высокопродуктивных и конкурентоспособных в адаптивном земледелии биопрепаратов, способных контролировать фузариоз важнейших сельскохозяйственных культур и активизировать защитные системы растений.

Список литературы

1. Левитин М. М., Джавахия В. Г. Токсигенные грибы и проблемы продовольственной безопасности (обзор) // Достижения науки и техники АПК. 2020. Т. 34, № 12. С. 5–11.
2. Иванов А. В., Трёмасов М. Я., Папуниди К. Х., Чулков А. К. Микотоксикозы животных (этиология, диагностика, лечение, профилактика). М. : Колос, 2008. 112 с.
3. Häggblom P., Nordkvist E. Deoxynivalenol, zearalenone, and *Fusarium graminearum* contamination of cereal straw; field distribution; and sampling of big bales // Mycotoxin. Res. 2015. Vol. 31, № 2. P. 101–107. <https://doi.org/10.1007/s12550-015-0220-z>
4. Spolti P., Del Ponte E. M., Dong Y., Cummings J. A., Bergstrom G. C. Triazole sensitivity in a contemporary population of *Fusarium graminearum* from New York wheat and competitiveness of a tebuconazole-resistant isolate // Plant Dis. 2014. Vol. 98, № 5. P. 607–613. <https://doi.org/10.1094/PDIS-10-13-1051-RE>
5. Avis T. J., Gravel V., Antoun H., Tweddell R. J. Multifaceted beneficial effects of rhizosphere microorganisms on plant health and productivity // Soil Biol. Biochem. 2008. Vol. 40. P. 1733–1740. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.02.013>
6. Gómez-Godínez L. J., Aguirre-Noyola J. L., Martínez-Romero E., Arteaga-Garibay R. I., Ireta-Moreno J., Ruvalcaba-Gómez J. M. A Look at plant-growth-promoting bacteria // Plants. 2023. Vol. 12, № 8. Article 1668. <https://doi.org/10.3390/plants12081668>
7. Ramos A. C., Melo J., de Souza S.B., Bertolazi A. A., Renderson A. S., Rodrigues W. P., Campostrini E., Olivares F. L., Eutrópio F. J., Cruz C., Dias T. Inoculation with the endophytic bacterium *Herbaspirillum seropedicae* promotes growth, nutrient uptake and photosynthetic efficiency in rice // Planta. 2020. Vol. 252. Article 87. <https://doi.org/10.1007/s00425-020-03496-x>
8. Velichko N. S., Grinev V. S., Fedonenko Y. P. Characterization of biopolymers produced by planktonic and biofilm cells of *Herbaspirillum lusitanum* P6-12 // J. Appl. Microbiol. 2020. Vol. 129, № 5. P. 1349–1363. <https://doi.org/10.1111/jam.14647>
9. Pellán L., Durand N., Martínez V., Fontana A., Schorr-Galino S., Strub C. Commercial biocontrol agents reveal contrasting compartments against two mycotoxigenic fungi in cereals: *Fusarium graminearum* and *Fusarium verticillioides* // Toxins. 2020. Vol. 12, № 3. Article 152. <https://doi.org/10.3390/toxins12030152>
10. Batista B. D., Lacava P. T., Ferrari A., Teixeira-Silva N. S., Bonatelli M. L., Tsui S., Mondin M., Kitajima E. W., Pereira J. O., Azevedo J. L., Quecine M. C. Screening of tropically derived, multi-trait plant growth-promoting rhizobacteria and evaluation of corn and soybean colonization ability // Microbiol. Res. 2018. Vol. 206. P. 33–42. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2017.09.007>
11. Velichko N. S., Guliy O. I., Kanevsky M. V., Kupryashina M. A., Fedonenko Yu. P. Whole-cell electric sensor for determination of sodium dodecyl sulfate // World J. Microbiol. Biotechnol. 2022. Vol. 38. Article 118. <https://doi.org/10.1007/s11274-022-03309-1>
12. Смолькина О. Н., Шишонкова Н. С., Юрасов Н. А., Игнатов В. В. Капсульные и экстраклеточные полисахариды diaзотрофных ризобактерий *Herbaspirillum seropedicae* Z78 // Микробиология. 2012. Т. 81, № 3. С. 345–352.
13. Практикум по микробиологии / под ред. А. И. Нетрусова. М. : Академия, 2005. 608 с.
14. Пестинская Т. В. О взаимоотношениях грибов, обитающих в почве // Бот. журн. 1958. Т. 43, № 9. С. 1270–1277.
15. Canellas L. P., Balmori D. M., Médici L. O., Aguiar, N. O., Campostrini E., Rosa R. C. C., Façanha A. R., Olivares F. L. A combination of humic substances and *Herbaspirillum seropedicae* inoculation enhances the growth of maize (*Zea mays* L.) // Plant and Soil. 2013. Vol. 366. P. 119–132.



16. Canellas L. P., da Silva S. F., Olk D. C., Olivares F. L. Foliar application of plant growth-promoting bacteria and humic acid increase maize yields // *Journal of Food, Agriculture & Environment*. 2015. Vol. 13. P. 131–138.
17. Velichko N. S., Bagavova A. R., Burygin G. L., Baymiev A. Kh., Pylaev T. E., Fedonenko Y. P. *In situ* localization and penetration route of an endophytic bacteria into roots of wheat and the common bean // *Rhizosphere*. 2022. Vol. 23. P. 100567. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2022.100567>

References

1. Levitin M. M., Dzhavakhiya V. G. Toxigenic fungi and food security issues (review). *Achievements of Science and Technology of APK*, 2020, vol. 34, no. 12, pp. 5–11 (in Russian).
2. Ivanov A. V., Tremasov M. Ya., Papunidi K. Kh., Chulkov A. K. *Mikotoksikozy zhivotnykh (etiologiya, diagnostika, lecheniye, profilaktika)* [Animal Mycotoxicosis (Etiology, Diagnosis, Treatment, Prevention)]. Moscow, Kolos, 2008. 112 p. (in Russian).
3. Häggblom P., Nordkvist E. Deoxynivalenol, zearalenone, and *Fusarium graminearum* contamination of cereal straw; field distribution; and sampling of big bales. *Mycotoxin Res.*, 2015, vol. 31, no. 2, pp. 101–107. <https://doi.org/10.1007/s12550-015-0220-z>
4. Spolti P., Del Ponte E. M., Dong Y., Cummings J. A., Bergstrom G. C. Triazole sensitivity in a contemporary population of *Fusarium graminearum* from New York wheat and competitiveness of a tebuconazole-resistant isolate. *Plant Dis.*, 2014, vol. 98, no. 5, pp. 607–613. <https://doi.org/10.1094/PDIS-10-13-1051-RE>
5. Avis T. J., Gravel V., Antoun H., Tweddell R. J. Multifaceted beneficial effects of rhizosphere microorganisms on plant health and productivity. *Soil Biol. Biochem.*, 2008, vol. 40, pp. 1733–1740. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.02.013>
6. Gómez-Godínez L. J., Aguirre-Noyola J. L., Martínez-Romero E., Arteaga-Garibay R. I., Ireta-Moreno J., Ruvalcaba-Gómez J. M. A look at plant-growth-promoting bacteria. *Plants*, 2023, vol. 12, no. 8, article no. 1668. <https://doi.org/10.3390/plants12081668>
7. Ramos A. C., Melo J., de Souza S. B., Bertolazi A. A., Renderson A. S., Rodrigues W. P., Campostrini E., Olivares F. L., Eutrópico F. J., Cruz C., Dias T. Inoculation with the endophytic bacterium *Herbaspirillum seropedicae* promotes growth, nutrient uptake and photosynthetic efficiency in rice. *Planta*, 2020, vol. 252, article no. 87. <https://doi.org/10.1007/s00425-020-03496-x>
8. Velichko N. S., Grinev V. S., Fedonenko Y. P. Characterization of biopolymers produced by planktonic and biofilm cells of *Herbaspirillum lusitanum* P6-12. *J. Appl. Microbiol.*, 2020, vol. 129, no. 5, pp. 1349–1363. <https://doi.org/10.1111/jam.14647>
9. Pellán L., Durand N., Martínez V., Fontana A., Schorr-Galino S., Strub C. Commercial biocontrol agents reveal contrasting compartments against two mycotoxigenic fungi in cereals: *Fusarium graminearum* and *Fusarium verticillioides*. *Toxins*, 2020, vol. 12, no. 3, article no. 152. <https://doi.org/10.3390/toxins12030152>
10. Batista B. D., Lacava P. T., Ferrari A., Teixeira-Silva N. S., Bonatelli M. L., Tsui S., Mondin M., Kitajima E. W., Pereira J. O., Azevedo J. L., Quecine M. C. Screening of tropically derived, multi-trait plant growth-promoting rhizobacteria and evaluation of corn and soybean colonization ability. *Microbiol. Res.*, 2018, vol. 206, pp. 33–42. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2017.09.007>
11. Velichko N. S., Guliy O. I., Kanevsky M. V., Kupryashina M. A., Fedonenko Yu. P. Whole-cell electric sensor for determination of sodium dodecyl sulfate. *World J. Microbiol. Biotechnol.*, 2022, vol. 38, article no. 118. <https://doi.org/10.1007/s11274-022-03309-1>
12. Smol'kina O. N., Shishonkova N. S., Yurasov N. A., Ignatov V. V. Capsular and extracellular polysaccharides of the diazotrophic rhizobacterium *Herbaspirillum seropedicae* Z78. *Microbiology*, 2012, vol. 81, no. 3, pp. 317–323 (in Russian). <https://doi.org/10.1134/S0026261712030113>
13. *Praktikum po mikrobiologii. Pod red. A. I. Netrusova* [Netrusov A. I., ed. Workshop on Microbiology]. Moscow, Akademiya, 2005. 608 p. (in Russian).
14. Pestinskaya T. V. On the relationship of fungi living in the soil. *Botanicheskii Zhurnal*, 1958, vol. 43, no. 9, pp. 1270–1277 (in Russian).
15. Canellas L. P., Balmori D. M., Médici L. O., Aguiar N. O., Campostrini E., Rosa R. C. C., Façanha A. R., Olivares F. L. A combination of humic substances and *Herbaspirillum seropedicae* inoculation enhances the growth of maize (*Zea mays* L.). *Plant and Soil*, 2013, vol. 366, pp. 119–132.
16. Canellas L. P., da Silva S. F., Olk D. C., Olivares F. L. Foliar application of plant growth-promoting bacteria and humic acid increase maize yields. *Journal of Food, Agriculture & Environment*, 2015, vol. 13, pp. 131–138.
17. Velichko N. S., Bagavova A. R., Burygin G. L., Baymiev A. Kh., Pylaev T. E., Fedonenko Y. P. *In situ* localization and penetration route of an endophytic bacteria into roots of wheat and the common bean. *Rhizosphere*, 2022, vol. 23, pp. 100567. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2022.100567>

Поступила в редакцию 29.05.2023; одобрена после рецензирования 16.06.2023; принята к публикации 17.06.2023
The article was submitted 29.05.2023; approved after reviewing 16.06.2023; accepted for publication 17.06.2023