

Оригинальная статья / Original article

УДК 579.64: 579.222: 631.95: 632.4

DOI: 10.18470/1992-1098-2022-2-91-101

Перспективные штаммы бактерий рода *Bacillus* в защите растений от возбудителей фузариоза и контаминации микотоксинами

Валерия В. Аллахвердян, Татьяна М. Сидорова, Анжела М. Асатурова

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный научный центр биологической защиты растений», Краснодар, Россия

Контактное лицо

Валерия В. Аллахвердян, аспирант, младший научный сотрудник ФНЦ биологической защиты растений; 350039 Россия, Краснодарский край, г. Краснодар, п/о 39.

Тел. +79648950107

Email lera_arm@mail.riuORCID <https://orcid.org/0000-0002-8679-6139>**Формат цитирования**Аллахвердян В.В., Сидорова Т.М., Асатурова А.М. Перспективные штаммы бактерий рода *Bacillus* в защите растений от возбудителей фузариоза и контаминации микотоксинами // Юг России: экология, развитие. 2022. Т.17, N 2. С. 91-101. DOI: 10.18470/1992-1098-2022-2-91-101

Получена 17 марта 2022 г.

Прошла рецензирование 11 апреля 2022 г.

Принята 16 апреля 2022 г.

Резюме**Цель** – изучить биоконтрольные свойства штаммов *B. velezensis* BZR 336g и *B. velezensis* BZR 517 в отношении возбудителей фузариоза на примере гриба *Fusarium graminearum* и снижения накопления дезоксиниваленола (ДОН) и зеараленона (ЗЕН) *in vitro*.**Материалы и методы.** Изучение токсиногенности штаммов грибов *F. graminearum* проводили на зерне риса и пшеницы, влияние бактерий штаммов *B. velezensis* BZR 336g и *B. velezensis* BZR 517 на рост гриба изучали на зерне пшеницы и методом двойных культур. Опыт по изучению влияния жидкой культуры и супернатанта бактерий проводили на зерне пшеницы, содержание ДОН и ЗЕН в зерне пшеницы анализировали методами ВЭЖХ и иммуноферментного анализа.**Результаты.** Обнаружена способность двух штаммов гриба *F. graminearum* продуцировать высокий уровень микотоксинов, при этом штамм *F. graminearum* 60318 имел большую скорость роста. Штаммы *B. velezensis* BZR 336g и *B. velezensis* BZR 517 продуцировали экзометаболические липопептиды природы и ингибировали рост гриба штамма *F. graminearum* 60318. Жидкая культура и супернатант штаммов *B. velezensis* BZR 336g и *B. velezensis* BZR 517 в значительной степени подавляли содержание ДОН в зерне пшеницы *in vitro*, при этом содержание ЗЕН оставалось на уровне контроля.**Заключение.** Способность двух штаммов бактерий *B. velezensis* BZR 336g и *B. velezensis* BZR 517 подавлять рост гриба *F. graminearum* 60318, а также сдерживать накопление микотоксинов в зерне пшеницы *in vitro* позволяет утверждать, что увеличение содержания бактерий-антагонистов *B. velezensis* BZR 336g и *B. velezensis* BZR 517 в микробиоте пшеницы может способствовать подавлению роста и вредоносности гриба *F. graminearum* 60318.**Ключевые слова***Fusarium graminearum*, *Bacillus velezensis*, биоконтроль, жидкая культура, супернатант, липопептиды, микотоксины, дезоксиниваленол, зеараленон.

© 2022 Авторы. Юг России: экология, развитие. Это статья открытого доступа в соответствии с условиями Creative Commons Attribution License, которая разрешает использование, распространение и воспроизведение на любом носителе при условии правильного цитирования оригинальной работы.

Promising bacteria strains of the genus *Bacillus* in plant protection against fusariosis and mycotoxin contamination

Valeriya V. Allakhverdyan, Tatyana M. Sidorova and Anzhela M. Asaturova

Federal Scientific Centre for Biological Plant Protection, Krasnodar, Russia

Principal contact

Valeriya V. Allakhverdyan, post-graduate student, Junior Researcher, Federal Scientific Centre for Biological Plant Protection; p/o 39 Krasnodar, Krasnodar Territory, Russia 350039.

Tel. +79648950107

Email lera_arm@mail.rii

ORCID <https://orcid.org/0000-0002-8679-6139>

How to cite this article

Allakhverdyan V.V., Sidorova T.M., Asaturova A.M. Promising bacteria strains of the genus *Bacillus* in plant protection against fusariosis and mycotoxin contamination. *South of Russia: ecology, development*. 2022, vol. 17, no. 2, pp. 91-101. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2022-2-91-101

Received 17 March 2022

Revised 11 April 2022

Accepted 16 April 2022

Abstract

Aim – to study the biocontrol properties of *B. velezensis* BZR 336g and *B. velezensis* BZR 517 strains against *Fusarium* pathogens using the fungus *Fusarium graminearum* as an example and to reduce the accumulation of deoxynivalenol (DON) and zearalenone (ZEN) *in vitro*.

Materials and Methods. A study of the toxinogenicity of *F. graminearum* fungal strains was undertaken on rice and wheat grains and the effect of *B. velezensis* BZR 336g and *B. velezensis* BZR 517 strains on the growth of the fungus was studied on wheat grains and by the double cultures method. An experiment to study the effect of a liquid culture and supernatant of bacteria was carried out on wheat grains and the content of DON and ZEN in wheat grains was analyzed by HPLC and enzyme immunoassay.

Results. It was found that two strains of the fungus *F. graminearum* were able to produce a high level of mycotoxins, while the strain *F. graminearum* 60318 had a higher growth rate. The *B. velezensis* BZR 336g and *B. velezensis* BZR 517 strains produced lipopeptide exometabolites and inhibited the growth of the *F. graminearum* 60318 strain. *in vitro*, while the content of ZEN remained at the control level.

Conclusion. The ability of two strains of bacteria *B. velezensis* BZR 336g and *B. velezensis* BZR 517 to suppress the growth of the fungus *F. graminearum* 60318, as well as to inhibit the accumulation of mycotoxins in wheat grain *in vitro*, suggests that an increase in the content of antagonist bacteria *B. velezensis* BZR 336g and *B. velezensis* BZR 517 in the wheat microbiota can contribute to the suppression of the growth and harm of the fungus *F. graminearum* 60318.

Key Words

Fusarium graminearum, *Bacillus velezensis*, biocontrol, liquid culture, supernatant, lipopeptides, mycotoxins, deoxynivalenol, zearalenone.

ВВЕДЕНИЕ

Фитопатогенные грибы, принадлежащие к роду *Fusarium*, являются возбудителями одних из наиболее вредоносных болезней сельскохозяйственных культур во всем мире. Продуцируемые грибом микотоксины играют важную роль в вирулентности, развитии и общем образе жизни грибного патогена. Виды *F. graminearum* и *F. culmorum* являются особенно губительными патогенами для мелкозерновых злаков, таких как твердая пшеница, овес, рожь, ячмень и тритикале, влияют на снижение количества и качества урожая, а также являются основной причиной загрязнения микотоксинами, наиболее распространенными из которых являются ДОН, ЗЕН и фумонизины [1; 2].

Микотоксины могут накапливаться в тканях злаков и овощей и становиться опасными для жизни или серьезно нарушать биологические системы человека и животных. Многие токсины, такие как фумонизины и трихотецены, термостабильны и не могут быть дезактивированы при приготовлении пищи. Единственный способ исправить эту ситуацию – предотвратить или ингибировать производство микотоксинов в поле. Из-за рисков для здоровья и экономических потерь, связанных с микотоксинами, продуцируемыми различными видами грибов рода *Fusarium*, существует острая необходимость в улучшении понимания природы этих фитопатогенов с разных точек зрения и дисциплинарных подходов [3]. Понять, как грибной партнер изменяет свой образ жизни, чтобы ассимилироваться с растением-хозяином, остается сложной задачей. Роль микотоксинов в этом процессе еще полностью не изучена. В качестве мер контроля можно либо предотвратить загрязнение, либо удалить загрязнители. Профилактика может заключаться в химической борьбе или использовании сортов сельскохозяйственных культур, устойчивых к грибным инфекциям и действию микотоксинов. Прилагаются усилия по выведению культур, устойчивых к грибу *F. graminearum*, но пока безуспешно. Борьба с *Fusarium* spp., основанная на использовании фунгицидов, стала основной причиной роста феномена резистентности [4]. Удаление микотоксинов затруднено, поскольку большинство таких агентов химически стабильны. Скрининг биотрансформации микотоксинов позволил описать химические изменения, которые влияют на биологическую активность и имеют значение для мониторинга и анализа пищевых продуктов [3]. Биологические методы борьбы предпочтительнее, поскольку она может быть специфической, эффективной, необратимой и экологически безопасной стратегией детоксикации [5].

Сообщалось о способности бактерий осуществлять деградацию микотоксинов, среди которых аэробные бактерии родов *Nocardioidea*, *Devosia*, а также анаэробные родов *Eubacteria*, *Anaerofilum*, *Collinsella*, *Bacillus* [2]. Потенциалом для детоксикации ДОН обладают штаммы *B. subtilis* и *B. licheniformis*. Изучено взаимодействие между бактерией *Pseudomonas piscium* из микробиома колоса

пшеницы и патогенным для растений грибом *F. graminearum*. Секретируемые бактериями метаболиты непосредственно влияют на активность грибных ферментов, что вызывает подавление роста грибов, вирулентности и биосинтеза микотоксинов [6]. Cheng с соавторами получили два штамма *Bacillus*, детоксицирующих ДОН в пшенице и кукурузе, зараженных *Fusarium*. В патенте США документально подтверждено, что бактериальный изолят рода *Bacillus* может преобразовывать ДОН в плесневой кукурузе в менее токсичный продукт дезэпоксидомикотоксин [7]. Утверждается, что *B. subtilis* ANSB01G обладает биоразлагаемым эффектом в отношении ЗЕН [8]. Следует отметить отличия, характерные для грамположительных штаммов бактерий, заключающиеся в их способности деградировать ДОН путем использования его в качестве источника углерода. Штамм бактерий *B. subtilis* ASAG 216 проявлял способность к деградации ДОН, что может быть связано с внеклеточными белками и ферментами супернатанта [9]. Хорошо известно, что бактерии рода *Bacillus* производят различные антибиотики и служат биологическим агентом, нацеленным на многие фитопатогены. Из различных противомикробных соединений, продуцируемых *Bacillus*, циклические липопептиды, включая итурин, фенгицин и сурфактин, эффективно борются с болезнями растений и хорошо изучены. Такие соединения продуцируются различными видами *Bacillus* – *B. subtilis*, *B. velezensis*, *B. amyloliquefaciens* [10]. Метаболиты, продуцируемые *Bacillus* spp., также могут влиять на микробное сообщество ризосферы, создавая антагонистическую среду для патогенов, или активировать защитные реакции хозяина [11].

Несмотря на множество публикаций о биологической трансформации микотоксинов микроорганизмами, их практическое применение для детоксикации пищевых продуктов и кормов ограничено [12]. Ранее нами было обнаружено, что штаммы бактерий *B. velezensis* BZR 336g и *B. velezensis* BZR 517 при периодическом культивировании продуцируют циклические липопептиды семейств сурфактины, итурины и фенгицины, которые в значительной степени обуславливают антигрибную активность бактерий [13; 14]. Эти молекулы имеют амфифильную природу и действуют, нарушая биологические мембранные структуры. Эффективное совместное производство всех трех семейств является явно выгодным, и неудивительно, что это свойство встречается у наиболее активных изолятов бактерий рода *Bacillus*, представленных на рынке в качестве агентов биологической борьбы [15].

Нестабильная эффективность биоконтроля в полевых условиях обусловлена недостатком знаний о механизмах биоконтроля, особенно по поводу биодеградации микотоксинов. Борьба с заболеванием и накоплением ДОН и ЗЕН с помощью биоконтроля является залогом для получения растениеводческой продукции, неотягощенной химическими соеди-

нениями и микотоксинами, наносящими значительный вред человеку и животным.

Цель наших исследований – изучить биоконтрольные свойства штаммов *B. velezensis* BZR 336g и *B. velezensis* BZR 517 в отношении возбудителей фузариоза на примере гриба *Fusarium graminearum* и снижения накопления дезокси-ниваленола (ДОН) и зеараленона (ЗЕН) *in vitro*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объекты исследований – штаммы бактерий *B. velezensis* BZR 336g и *B. velezensis* BZR 517 из биоресурсной коллекции (БРК) Федерального научного центра биологической защиты растений (ФГБНУ ФНЦБЗР) «Государственная коллекция энтомоакарифагов и микроорганизмов». Тест-объекты – грибные штаммы *F. graminearum* 60318 из «Государственной коллекции микроорганизмов, патогенных для растений и их вредителей» ФГБНУ ВИЗР, и *F. oxysporum* var. *orthoceras* BZR – F6 из биоресурсной коллекции (БРК) Федерального научного центра биологической защиты растений (ФГБНУ ФНЦБЗР) «Государственная коллекция энтомоакарифагов и микроорганизмов». Исследования проводились в лаборатории микробиологической защиты растений ФГБНУ ФНЦБЗР с использованием материально-технической базы Уникальной научной установки «Технологическая линия для получения микробиологических средств защиты растений нового поколения» (<https://ckp-rf.ru/usu/671367/>).

Культивирование бактерий осуществлялось на оптимизированной питательной среде. Жидкая культура на основе штамма бактерий получена в ротационных шейкерах-инкубаторах New Brunswick Scientific Excella E25 в условиях периодического культивирования. Культивирование проводилось в колбах объемом 1000 мл (объем питательной среды 300 мл) при 180 об/мин, +25,0°C и pH 7,0 в течение 48 часов.

Для изучения токсинопродукции гриба *Fusarium* 100 г зерна риса или пшеницы смешивали с 100 мл дистиллированной воды. После дробного автоклавирования в каждую колбу добавляли блоки *F. graminearum* 59151 и *F. graminearum* 60318, затем проводили стационарное культивирование в темноте в течение 18 дней при +25°C. По окончании выращивания образцы мицелиально-зерновой биомассы анализировали на содержание микотоксинов методом ВЭЖХ [16].

Бактериальные экзопродукты выделяли путем экстракции этилацетатом (х.ч.) (2:1 v/v) супернатанта, полученного после центрифугирования жидкой культуры бактерий на центрифуге 5810R при 10 тыс.об./мин в течение 30 мин, на ротационном шейкере New Brunswick Scientific Excella E25 в течение 1 ч. После разделения органической и водной части этилацетат упаривали досуха на ротационном вакуумном испарителе IKA RV10 при температуре 40°C. Сухой остаток растворяли в минимальном количестве этилацетата. Полученный раствор был проанализирован методом восходящей тонкослойной хроматографии (ТСХ) с использованием кизельгелевых ТСХ-пластин (толщина слоя 2 мм) Merck, подвижная фаза: этилацетат-этанол-вода 40:15:15, высота подъема растворителя 12 см. ТСХ-пластины затем были проанализированы под ультрафиолетовым светом при

длине волны 366 нм. Выявление метаболитов с антигрибной активностью проводилось методом биоавтографии [17]. Пластины пропитывались жидкой картофельно-глюкозной средой и суспензией пропагул тест-культуры фитопатогенного гриба *F. oxysporum* var. *orthoceras* BZR – F6, а затем помещались во влажную камеру при температуре 28°C на 48 ч. Наличие зон ингибирования роста тест-гриба свидетельствовало о присутствии антигрибных метаболитов, а их хроматографическая подвижность, вид и размер позволили дать визуальную оценку их активности. В качестве стандартов антигрибных липопептидов использовались коммерческие реактивы фирмы Sigma-Aldrich сурфактин, итурин А и фенгидин.

Для оценки фунгицидной активности жидкую культуру бактерий вносили в чашку Петри по 1,0 мл, добавляли по 9,0 мл охлажденной до +37,0 – +40,0°C агаризованной оптимизированной питательной среды и после застывания инокулировали поверхность среды тест-культурой гриба *F. graminearum* 60318. Фунгицидную активность бактериальных штаммов определяли по степени развития тест-культуры в сравнении с контролем при температуре 26,0°C. Контроль – тест-культура гриба *F. graminearum* 60318, посеянная на агаризованную среду. Учеты проводили на 5, 10, 15 и 20 суток.

Расчет ингибирования гриба проводили по формуле [18]:

$$N = (1 - (A / B)) \times 100\%$$

N – ингибирование роста колонии патогена, %;

A – диаметр роста гриба в варианте с жидкой культурой бактерий, см;

B – диаметр роста гриба в контроле, см.

Влияние жидких культур бактерий и культуральных супернатантов на продукцию микотоксинов *F. graminearum* 60318 наблюдали путем культивирования гриба совместно с исследуемым штаммом либо супернатантом бактерий. Для этого 100 г здорового зерна пшеницы смешивали с 10 мл дистиллированной воды, дробно автоклавировали и смешивали с 2 мл жидкой культуры либо супернатанта бактерий и 1 мл суспензии конидий гриба *F. graminearum* 60318. Для получения суспензии конидий *F. graminearum* 60318 мицелий инкубировали в среде, содержащей 7,5 г карбоксиметилцеллюлозы, 0,5 г NH₄NO₃, 0,5 г KН₂PO₄, 0,25 г MgSO₄7H₂O и 0,5 г дрожжевого экстракта в 1000 мл дистиллированной воды в течение 7 дней при 25°C при встряхивании со скоростью 150 об/мин [19]. В контрольной колбе жидкую культуру или супернатант бактерий заменяли дистиллированной водой. После инкубации при 25°C в течение 18 дней и высушивания содержимое колб анализировали на содержание ДОН и ЗЕН иммуноферментным методом [20]. Повторность во всех опытах трёхкратная, статистическую обработку данных осуществляли с использованием стандартных компьютерных программ и программы Statistica 13.3.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение токсиногенеза и скорости роста штаммов гриба F. graminearum

При оценке способности штаммов гриба *F. graminearum* продуцировать микотоксины мы использовали в качестве субстрата зерно пшеницы и зерно риса по рекомендациям Кононенко Г.П. с соавторами [21] (рис. 1).



1 2 3

1 – *F. graminearum* 60318, 2 – *F. graminearum* 59151, 3 – контроль (чистое зерно) / control (clean grains)

Рисунок 1. Изучение токсинообразующего потенциала штаммов грибов рода *Fusarium* на зерне риса
Figure 1. Study of the toxin-forming potential of strains of fungi of the genus *Fusarium* on rice grains

Обнаружено, что оба исследуемых штамма гриба обладают достаточно высоким потенциалом токсинопродуцирования как в отношении ДОН, так и ЗЕН. Анализ токсинопродуцирования гриба на зерне пшеницы показал на порядок меньшее достоверное содержание ДОН, по сравнению с зерном риса. Количество ЗЕН на зерне пшеницы было примерно на том же уровне, как и на рисе (табл. 1). Таким образом, оба анализируемых штамма гриба *F. graminearum* продуцировали ДОН и ЗЕН на уровне, достаточном для их использования в опыте по исследованию влияния

жидких культур бактерий на рост и токсинопродуцирование гриба.

Между вариантами, отмеченными одинаковыми буквами, при сравнении внутри столбцов нет статистически значимых различий по критерию Дункана при уровне вероятности 95%.

Результаты исследования по определению скорости роста гриба показали, что штамм *F. graminearum* 60318 превосходит по данному показателю штамм *F. graminearum* 59151, поэтому он был нами выбран для проведения опытов (рис. 2).

Таблица 1. Токсинообразующая активность штаммов *F. graminearum*

Table 1. Toxin-forming activity of *F. graminearum* strains

Штамм/Субстрат Strain/Substrate	Содержание микотоксинов, мг/кг Content of mycotoxins, mg/kg			
	Рис / Rice		Пшеница / Wheat	
	ДОН / DON	ЗЕН / ZEN	ДОН / DON	ЗЕН / ZEN
<i>F. graminearum</i> 60318	280,2 ^c	32,6 ^a	14,0 ^b	39,0 ^a
<i>F. graminearum</i> 59151	360,9 ^d	32,4 ^a	48,6 ^d	38,0 ^a
Контроль / Control	0,2 ^a	0,020 ^b	0,9 ^a	0,020 ^b

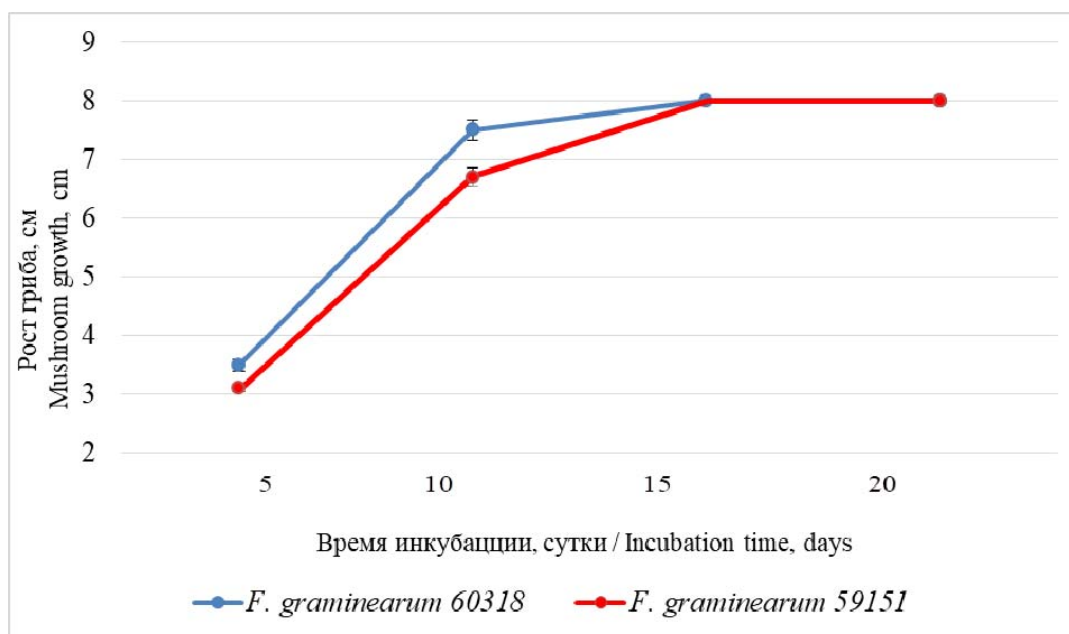


Рисунок 2. Динамика роста гриба штаммов *F. graminearum* 60318 и *F. graminearum* 59151

Figure 2. The growth dynamics of the fungus strains *F. graminearum* 60318 and *F. graminearum* 59151

Изучение влияния бактерий штаммов B. velezensis BZR 336g и B. velezensis BZR 517 на рост гриба штамма F. graminearum 60318

Бактерии рода *Bacillus* обладают большим сельскохозяйственным потенциалом, производя липопептиды, которые обладают высокой активностью против фитопатогенов. Антифунгальная активность проявляется в основном в трех семействах циклических липопептидов: сурфактин, итурин и фенгицин. Многие исследователи подчеркивают способность этих соединений стимулировать защитные механизмы растений и образование биопленок, что является

ключевым фактором успешной колонизации организмов, осуществляющих биоконтроль фитопатогенов [14].

Способность бактерий штаммов *B. velezensis* BZR 336g и *B. velezensis* BZR 517 продуцировать антигрибные липопептиды обнаруживалась нами и ранее [17]. Исследование жидких культур бактерий *B. velezensis* BZR 336g и *B. velezensis* BZR 517, применяемых в данном опыте, показало наличие в супернатанте липопептидов, относящихся по своей структуре к сурфактину, итуруину и фенгицину или их гомологам (рис. 3).

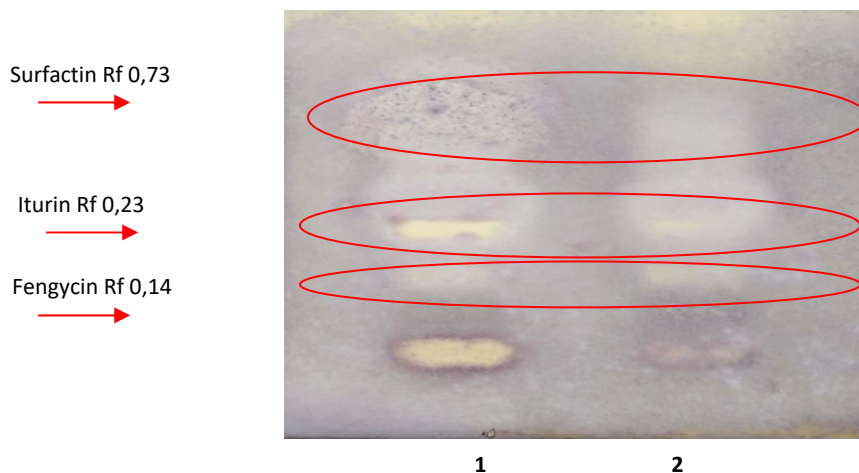


Рисунок 3. Биоавтограмма метаболитов штаммов *B. velezensis* BZR 336g (1) и *B. velezensis* BZR 517 (2) с тест-культурой гриба *F. oxysporum* var. *orthoceras* BZR-F6

Figure 3. Bioautogram of metabolites of strains *B. velezensis* BZR 336g (1) and *B. velezensis* BZR 517 (2) with a test culture of the fungus *F. oxysporum* var. *orthoceras* BZR-F6

Сурфактин может вносить вклад в признаки, необходимые для эффективной колонизации ризосферы, такие как образование биопленки и подвижность клеток. Итурин и фенгицин, продуцируемые бактериями, играет основную роль *in vitro* в защите от грибного патогена. Мы предполагаем, что биоконтролирующая активность бактерий штаммов *B. velezensis* BZR 336g и *B. velezensis* BZR 517 может

являться результатом согласованных действий всех трех липопептидов. Это, вероятно, свидетельствует о высоком уровне антигрибной активности анализируемых бактерий.

Показано, что оба штамма бактерий подавляют рост гриба *F. graminearum* 60318 как на зерне пшеницы (рис. 4), так и при инкубации на картофельно-глюкозном агаре в двойных культурах (рис. 5).

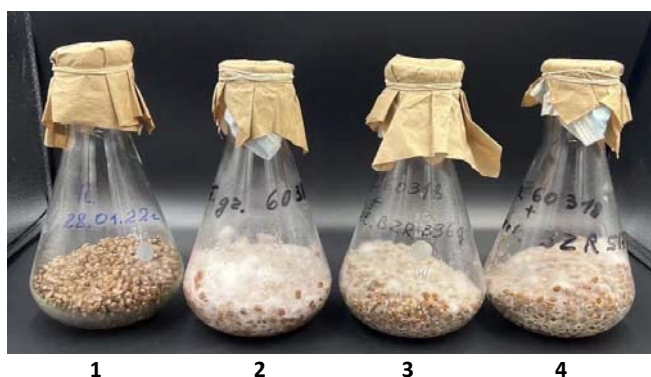
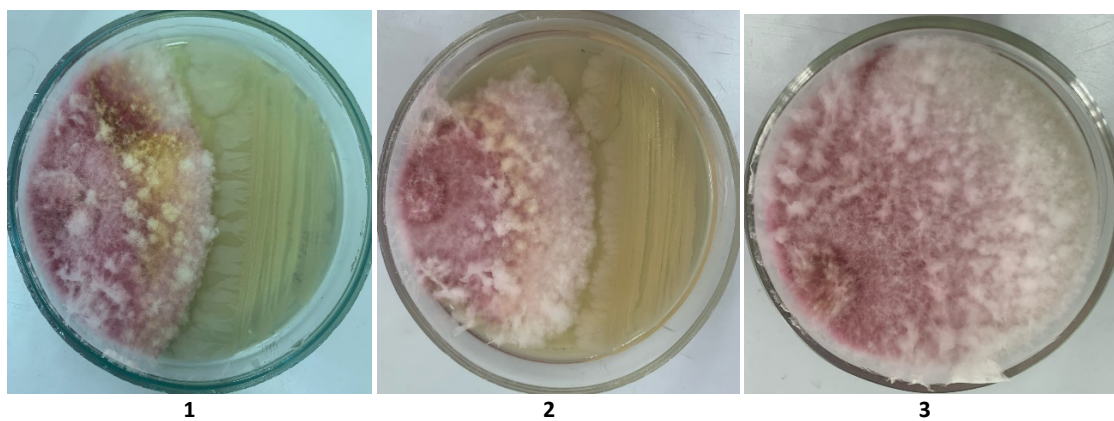


Рисунок 4. Влияние жидкой культуры штаммов *B. velezensis* BZR 336g и *B. velezensis* BZR 517 на рост грибов *F. graminearum* 60318 на зерне пшеницы

1 – контроль (чистое зерно); 2 – гриб *F. graminearum* 60318 без добавления бактерий;
3 – *F. graminearum* 60318 + *B. velezensis* BZR 336g; 4 – *F. graminearum* 60318 + *B. velezensis* BZR 517

Figure 4. Effect of liquid culture of *B. velezensis* BZR 336g and *B. velezensis* BZR 517 strains on the growth of *F. graminearum* 60318 fungi on wheat grains

1 – control (clean grains); 2 – fungus *F. graminearum* 60318 without added bacteria;
3 – *F. graminearum* 60318 + *B. velezensis* BZR 336g; 4 – *F. graminearum* 60318 + *B. velezensis* BZR 517



1 – *B. velezensis* BZR 336g; 2 – *B. velezensis* BZR 517; 3 – *F. graminearum* 60318

Рисунок 5. Антигрибная активность бактерий рода *Bacillus* против штамма *F. graminearum* 60318
Figure 5. Antifungal activity of bacteria of the genus *Bacillus* against the strain *F. graminearum* 60318

При этом обнаружены следующие закономерности в росте *F. graminearum* 60318: степень ингибирования штаммом *B. velezensis* BZR 336g к 15-м суткам была максимальной 48,7%, затем этот показатель плавно снижался и к 20-м суткам составлял 46,2% (рис. 6). В

отношении *B. velezensis* BZR 517 отмечался скачок степени ингибирования на 10-е сутки, этот показатель вырос с -5,7 до 45,0%, затем снизился и к 20-м суткам достиг 42,5%.

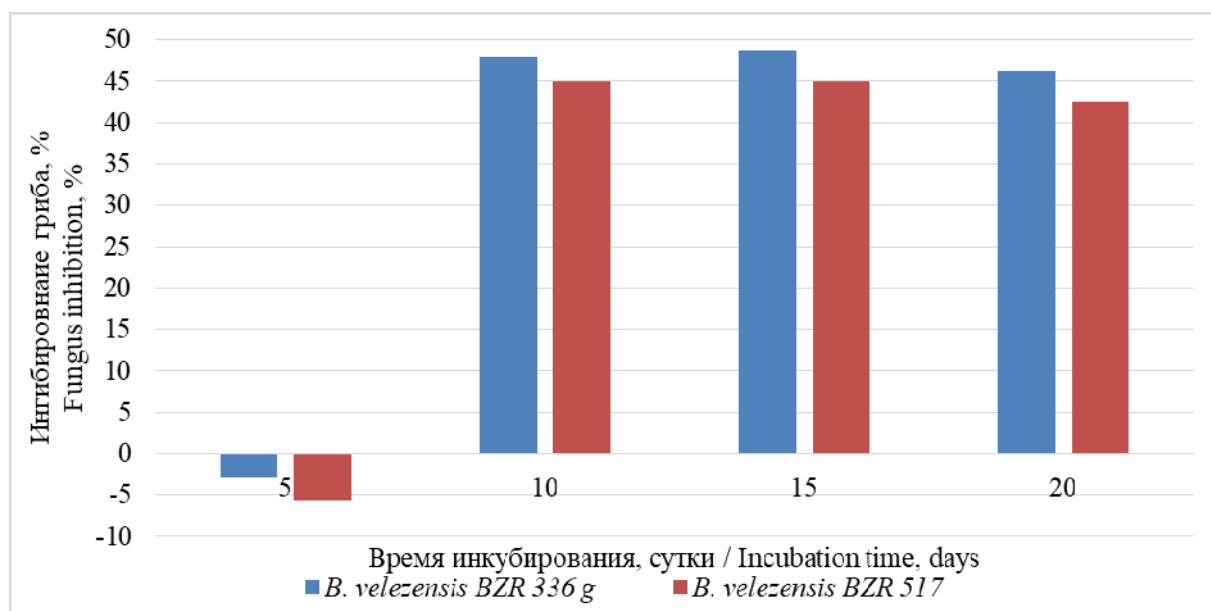


Рисунок 6. Влияние бактерий штаммов *B. velezensis* BZR 336g и *B. velezensis* BZR 517 на рост гриба *F. graminearum* 60318

Figure 6. Effect of *B. velezensis* BZR 336g and *B. velezensis* BZR 517 strains on the growth of the fungus *F. graminearum* 60318

Таким образом, полученные данные позволяют сделать вывод о высоком антигрибном потенциале бактерий штаммов *B. velezensis* BZR 336g и *B. velezensis* BZR 517.

Изучение влияния бактерий штаммов *B. velezensis* BZR 336g и *B. velezensis* BZR 517 на токсинопродуцирование гриба штамма *F. graminearum* 60318

Бактерии и грибы представляют собой две основные группы растительного микробиома, их взаимодействия имеют решающее значение для формирования микробных сообществ окружающей среды и оказывают важное влияние на приспособленность, колонизацию или патогенез взаимодействующих партнеров. Взаимодействия и коммуникации между бактериями и грибами могут быть достигнуты посредством антибиоза, сигнальных молекул, модулирования

физико-химической среды, хемотаксиса, совместного метаболизма, секреции белка или даже переноса генов, что приводит к многочисленным биологическим эффектам, которые варьируются от антагонизма до сотрудничества [6]. Связанный с растениями, микробиом служит защитным барьером против вторжения патогенов как прямо, так и косвенно. Однако мало что известно о динамике межмикробного взаимодействия в микробном сообществе. На сегодняшний день известно, что некоторые микроорганизмы из различных источников, таких как почва и растения, обладают способностью подавлять рост и продуцирование микотоксинов грибов рода *Fusarium*. Сообщается о роли бактерий в биодegradации ДОН, фактора вирулентности гриба *F. graminearum*, а также ЗЕН, нестероидного эстрогена, вырабатываемого

многими видами *Fusarium* в злаках и других растениях. Существуют штаммы бактерий, способные трансформировать ДОН в 3-кето-ДОН и 15-ацетил-ДОН, а также ЗЕН в α - и β -зеараленол. Механизмами, участвующими в контроле фузариоза и продукции ДОН микроорганизмами, являются продукция антибиотиков или конкуренция за питательные вещества [22].

В агроэкосистемах наиболее обширные исследования взаимодействия бактериальных агентов биоконтроля грибов сосредоточены на антибиотиках. Способность бактерий к деградации ДОН может быть связана с внеклеточными метаболитами в супернатанте [23], причем многие исследователи отмечали в своих публикациях решающую роль метаболитов липопептидной природы, особенно сурфактина, итурина и фенгицина, в уровне антигрибной активности бактерий *Bacillus* [24; 25]. Эти соединения могут влиять также на деконтаминацию продукции растениеводства микотоксинами [14]. Например, бактерии выделяют липопептидные антибиотики, производные феназина и другие антигрибные метаболиты для прямого ингибирования *F. graminearum* и токсина накопления. Фенгицин, извлеченный из *B. amyloliquefaciens* FZB42, играет жизненно важную роль в ингибировании роста гриба *F. graminearum*, повреждая плазматические мембраны и клеточные стенки и вызывая гибель клеток. Фенгицин влияет на патогенность *F. graminearum* в растениях, вызывает значительное

снижение вирулентности гриба [26]. Микосубтилин, член семейства итуринов, продуцируемый *B. subtilis* ATCC6633, контролирует заболевание и накопление микотоксинов, вызванных *F. graminearum* и *F. verticilloides*. Итурин А, фенгицин и сурфактин из *B. amyloliquefaciens* JCK-12 действуют вместе, снижая выход трихотеценов *F. graminearum* [27]. Биоконтролирующая активность бактерий штамма *Bacillus velezensis* RC 218, связанная с его способностью продуцировать несколько липопептидов из семейств сурфактина, фенгицина и итурина, снижала проявление болезни и накопление ДОН [22]. Деградация факторов вирулентности патогена бактериями штамма *B. licheniformis* CK1, которая заключается в расщеплении ЗЕН, является важной стратегией контроля размножения патогена и последующей контаминации микотоксином продуктов растениеводства [28].

Мы провели совместное культивирование полезных бактерий из микробиома корней пшеницы и токсигенного гриба, чтобы понять роль бактерий в подавлении грибных заболеваний. Тесты антагонистической активности жидких культур и супернатантов бактерий штаммов *B. velezensis* BZR 336g и *B. velezensis* BZR 517 подтвердили, что результатом антагонистического влияния на гриб стало то, что бактериальные штаммы ингибируют не только рост гриба *F. graminearum* 60318, но и продукцию микотоксинов (табл. 2).

Таблица 2. Влияние жидкой культуры и супернатанта бактерий рода *Bacillus* на накопление микотоксинов, продуцируемых грибом *F. graminearum* 60318

Table 2. Effect of liquid culture and supernatant of bacteria of the genus *Bacillus* on the accumulation of mycotoxins produced by the fungus *F. graminearum* 60318

Вариант Option	<i>F.graminearum</i> 60318	Жидкая культура Liquid culture		Супернатант Supernatant		Контроль (чистое зерно) Control (pure grains)
		BZR 336g	BZR 517	BZR 336g	BZR 517	
Ср. значение ДОН, мг/кг Average value of DON, mg/kg	8,0 ^b	3,7 ^{ab}	6,5 ^{ab}	5,9 ^{ab}	5,5 ^{ab}	0 ^a
% подавления ДОН % DON suppression	0	53,7	18,7	26,2	31,2	-
Ср. значение ЗЕН, мг/кг Average value of ZEN, mg/kg	32,4 ^a	32,3 ^a	32,9 ^a	30,8 ^a	32,1 ^a	0,10 ^b
% подавления ЗЕН % ZEN suppression	0	0,3	-1,5	4,9	0,9	-

Обнаружено, что при одновременном культивировании гриба *F. graminearum* 60318 и бактериальных штаммов *B. velezensis* BZR 336g и *B. velezensis* BZR 517 на зерне пшеницы визуальная оценка позволяет выявить ингибирование роста гриба, вероятно, за счет антагонистического влияния бактерий (рис. 4). Показано также подавление способности гриба продуцировать ДОН, особенно бактериями штамма *B. velezensis* BZR 336g. При этом не отмечается влияния бактерий на накопление ЗЕН. Супернатант жидкой культуры штаммов *B. velezensis* BZR 336g и *B. velezensis* BZR 517 также оказывал влияние на накопление ДОН, что, вероятно, является результатом действия бактериальных метаболитов. При этом супернатант бактерий штамма *B. velezensis* BZR 517 в большей степени снижал содержание ДОН, чем штамма *B. velezensis* BZR 336g. На содержание ЗЕН сильнее влиял супернатант штамма *B. velezensis* BZR 336g.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Бактерии рода *Bacillus* могут быть эффективными в ингибировании патогенов растений, так как они продуцируют множество противомикробных соединений, таких как гидролазы и вторичные метаболиты, что привело к выделению и идентификации большого количества штаммов, потенциально способных биоконтролировать болезни растений. С точки зрения видов *Bacillus*, продуцирующих противомикробные метаболиты, наиболее плодовитым является *B. subtilis*, за ним следуют *B. amyloliquefaciens* и *B. velezensis* [34]. Способность бактерий *B. velezensis* BZR 336g и *B. velezensis* BZR 517 продуцировать антигрибные липопептиды, относящиеся по своей структуре к сурфактину, итурину и фенгицину и их гомологам, может свидетельствовать о высоком уровне антигрибной активности анализируемых бактерий. Обнаружена способность штаммов бактерий

B. velezensis BZR 336g и *B. velezensis* BZR 517 ингибировать рост гриба *F. graminearum* 60318, а также снижать содержание микотоксинов, что характеризует высокий потенциал их применения в качестве агентов биоконтроля токсиногенных грибов. Многие авторы отмечают, что бактерии рода *Bacillus* (например, *B. amyloliquefaciens*, *B. subtilis*, *B. velezensis* и *B. vallismortis*) обладают эффективной антагонистической активностью и могут применяться для биоконтроля фузариозных грибов [1]. По результатам опыта изучения влияния жидкой культуры бактерий штаммов *B. velezensis* BZR 336g и *B. velezensis* BZR 517 на накопление микотоксинов грибом штамма *F. graminearum* 60318 при культивировании на зерне пшеницы *in vitro* можно сделать вывод, что наблюдается существенное снижение содержания ДОН при культивировании гриба совместно с бактерией. Это следует отметить особенно для штамма *B. velezensis* BZR 336g, когда содержание ДОН уменьшается более чем на 50%. Содержание ЗЕН оставалось на уровне контроля (культивирование гриба без бактерий).

Штаммы бактерий *Brevibacillus* sp., *Bacillus pumilus*, *B. amyloliquefaciens*, *B. subtilis*, *Sphingomonas* и *Streptomyces* sp. используются для борьбы с микотоксигенными видами *Fusarium*. Однако большинство этих штаммов нацелены на *F. graminearum*, который вызывает фузариоз злаков и продуцирует только ДОН [29]. ДОН представляет собой трихотецен, содержащий 12,13-эпоксидную группу, которая отвечает за его токсичность – ингибирование синтеза белка, и обеспечивает вирулентность гриба [30]. Исследуемые штаммы бактерий *B. velezensis* BZR 336g и *B. velezensis* BZR 517, подавляющие содержание ДОН и практически не влияющие на ЗЕН, можно рассматривать в качестве продуцентов эффективных биофунгицидов против *F. graminearum*.

Таким образом, выявленная способность штаммов бактерий *B. velezensis* BZR 336g и *B. velezensis* BZR 517 ингибировать рост гриба *F. graminearum* 60318, а также снижать содержание ДОН характеризует высокий потенциал их применения в качестве агентов биоконтроля токсиногенных грибов. Полученные результаты свидетельствуют о том, что необходимо провести дополнительные исследования взаимодействий, участвующих в адсорбции и биодegradации микотоксинов. Всестороннее понимание механизмов, лежащих в основе межмикробных взаимодействий в растительном микробиоме, предоставит новые возможности применения бактерий и препаратов на их основе для борьбы с болезнями и обеспечения безопасности пищевых продуктов.

БЛАГОДАРНОСТЬ

1. Исследования выполнены согласно Государственному заданию Министерства науки и высшего образования РФ в рамках НИР по теме № FGRN-2022-0005.
2. Авторы выражают благодарность за предоставленные штаммы *F. graminearum* 60318 и *F. graminearum* 59151 Ганнибал Ф. Б., к.б.н., зав. лаб. микологии и фитопатологии, директор ВИЗР и Гагкаевой Т. Ю., к.б.н., в.н.с. лаб. микологии и фитопатологии ВИЗР.

ACKNOWLEDGMENT

1. The research was carried out in accordance with the State task of the Ministry of Science and Higher Education

of the Russian Federation within the framework of research on topic No. FGRN-2022-0005.

2. The authors are grateful for the strains provided of *F. graminearum* 60318 and *F. graminearum* 59151 by Dr F.B. Hannibal, Head, Laboratory of Mycology and Phytopathology, Director, All-Russian Institute of Plant Protection and Dr T. Yu. Gagkaeva, Leading Researcher, Laboratory of Mycology and Phytopathology VIZR.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Janik E., Niemcewicz M., Ceremuga M., Stela M., Saluk-Bijak J., Siadkowski A., Bijak M. Molecular aspects of micotoxins – a serious problem for human health // International Journal of Molecular Sciences. 2020. V. 21(2). Article number: 8187 <https://doi.org/10.3390/ijms21218187>
2. Sato I., Ito M., Ishizaka M., Ikonaga Y., Sato Y., Yoshida S., Koitabashi M., Tsushima S. Thirteen novel deoxynivalenol-degrading bacteria are classified within two genera with distinct degradation mechanisms // FEMS Microbiology Letters. 2012. V. 327(2). P. 110-117. DOI: 10.1111/j.1574-6968.2011.02461.x
3. Bakker M.G., Brown D.W., Kelly A.C., Kim H.S., Kurtzman C.P., McCormick S.P., O'Donnell K.L., Proctor R.H., Vaughan M.M., Ward T.J. *Fusarium* mycotoxins: A trans-disciplinary overview // Can. J. Plant Path. 2018. V. 40(2). P. 161-171. DOI: 10.1080/07060661.2018.1433720
4. Chtioui W., Balmas V., Delogu G., Migheli Q., Oufensou S. Bioprospecting phenols as inhibitors of trichothecene-producing *Fusarium*: sustainable approaches to the management of wheat pathogens // Toxins. 2022. V. 14. Iss. 2. Article number: 72 DOI: 10.3390/toxins14020072
5. Zhu Y., Hassan Y.I., Lepp D., Shao S., Zhou T. Strategies and methodologies for developing microbial detoxification systems to mitigate mycotoxins // Toxins (Basel). 2017. V. 9(4). Article number: 130. DOI: 10.3390/toxins9040130
6. Chen Y., Wang J., Yang N., Wen Z., Sun X., Chai Y., Ma Z. Wheat microbiome bacteria can reduce virulence of a plant pathogenic fungus by altering histone acetylation // Nature communications. 2018. V. 9(1). Article number: 3429. DOI: 10.1038/s41467-018-05683-7
7. Zhou T., Gong J., Yu H., Li X.Z. Bacterial isolate and methods of detoxification of trichothecene mycotoxins. US Patent N 20100239537, 2010.
8. Shen W., Liu Y., Zhan X., Zhan X., Rong X., Zhao L., Ji C., Lei Y., Li F., Chen J., Ma Q. Comparison of ameliorative effects between probiotic and biodegradable *Bacillus subtilis* on zearalenone toxicosis in gilts // Toxins. 2021. V. 13(12). Article number: 882 DOI: 10.3390/toxins13120882
9. Jia R., Cao L., Liu W., Shen Z. Detoxification of deoxynivalenol by *Bacillus subtilis* ASAG 216 and characterization of the degradation process // Eur Food Res Technol. 2021. V. 247. P. 67-76. DOI: 10.1007/s00217-020-03607-8
10. Lee T., Park D., Kim K., Lim S.M., Yu N.H., Kim S., Kim H.Y., Jang J.Y., Park J.C., Ham H., Lee S., Hong S.K., Kim J.C. Characterization of *Bacillus amyloliquefaciens* DA12 showing potent antifungal activity against mycotoxigenic *Fusarium* species // Plant pathology. 2017. V. 33(5). P. 499-507. DOI: 10.5423/ppj.ft.06.2017.0126
11. Zalila-Kolsi I., Ben A., Hacina M., Sameh A., Sellami S., Nasfi Z., Tounsi S., Jamoussi K. Antagonist effects of *Bacillus* spp. strains against *Fusarium graminearum* for protection of durum wheat (*Triticum turgidum* L. subsp. durum) // Microbiological research. 2016. V. 19. P. 148-158. DOI: 10.1016/j.micres.2016.06.012
12. Ji C., Fan Y., Zhao L. Review on biological degradation of mycotoxins // Animal nutrition. 2016. V. 2(3). P. 127-133. DOI: 10.1016/j.aninu.2016.07.003
13. Sidorova T.M., Asaturova A.M., Homyak A.I., Shternshis M.V., Tomashevich N.S. Optimization of laboratory cultivation conditions for the synthesis of antifungal metabolites by *Bacillus subtilis* strains // Saudi journal of biological sciences. 2020. V. 27. Iss. 7. P. 1879-1885. DOI: 10.1016/j.sjbs.2020.05.002
14. Сидорова Т.М., Асатулова А.М., Аллахвердян В.В. Особенности антагонизма бактерий рода *Bacillus* по отношению к токсиногенным грибам *Fusarium* при защите

- растений от болезни и контаминации микотоксинами (обзор) // Юг России: экология, развитие. 2021. Т. 16. N 4. С. 86-103. DOI: 10.18470/1992-1098-2021-4-86-103
15. 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/amyoliquefaciens* // Microbial biotechnology. 2015. V. 8(2). P. 281-295. DOI: 10.1111/1751-7915.12238
16. Zhu Y., Hassan Y.I., Lepp D., Shao S., Zhou T. Strategies and methodologies for developing microbial detoxification systems to mitigate mycotoxins // Toxins (Basel). 2017. V. 9(4). Article number: 130. DOI: 10.3390/toxins9040130
17. Сидорова Т.М., Асатурова А.М., Хомяк А.И., Томашевич Н.С. Выделение и характеристика антигрибных метаболитов штаммов *Bacillus subtilis* BZR 336g и *Bacillus subtilis* BZR 517 модифицированным методом биоавтографии // Сельскохозяйственная биология. 2019. N 54. С. 178-185. DOI: 10.15389/agrobiol.2019.1.178rus
18. Нетрусов Ф.И. Практикум по микробиологии. М.: Издательский центр «Академия», 2005. 608 с.
19. Shi K., Yang P., Li J., Wu H., Li K., Guan S. Biocontrol of *Fusarium graminearum* growth and deoxynivalenol production in wheat grains using bacterial antagonists // International journal of environmental research and public health. 2014. V. 11(1). P. 1094-1105. DOI: 10.3390/ijerph110101094
20. Кононенко Г.П., Буркин А.А. Фузариотоксины в зерновых кормах // Ветеринарная патология. 2002. N 2. С. 129-132.
21. Кононенко Г.П., Пирязева Е.А., Буркин А.А. Влияние субстрата на биосинтез микотоксинов *Fusarium graminearum* Schw // Успехи медицинской микологии. 2017. N 17(6). С. 433-437.
22. Palazzini J., Roncallo P., Cantoro R., Chiotta M., Yerkovich N., Palacios S., Echenique V., Torres A., Ramirez M., Kariovsky P., Chulze S. Biocontrol of *Fusarium graminearum* sensu stricto, reduction of deoxynivalenol accumulation and phytohormone induction by two selected antagonists // Toxins. 2018. V. 10(2). Article number: 88. DOI: 10.3390/toxins10020088
23. Taheur F.B., Kouidhi B., Qurashi Y.M., Salah-Abbès J.B., Chaieb K. Review: Biotechnology of mycotoxins detoxification using microorganisms and enzymes // Toxicon. 2019. V. 160. P. 12-22. DOI: 10.1016/j.toxicon.2019.02.001
24. Сидорова Т.М., Асатурова А.М., Хомяк А.И. Биологически активные метаболиты *Bacillus subtilis* и их роль в контроле фитопатогенных микроорганизмов (обзор) // Сельскохозяйственная биология. 2018. N 53(1). С. 29-37. DOI: 10.15389/agrobiol.2018.1.29rus
25. Cao Y., Pi H., Chandrangsu P., Li Y., Wang Y., Zhou H., Xiong H., Helmann J. D., Cai, Y. Antagonism of two plant-growth promoting *Bacillus velezensis* isolates against *Ralstonia solanacearum* and *Fusarium oxysporum* // Scientific reports. 2018. V. 8(1). Article number: 4360. DOI: 10.1038/s41598-018-22782-z
26. Hanif A., Zhang F., Li P., Li C., Xu Y., Zubair M., Zhang M., Jia D., Zhao X., Liang J., Majid T., Yan J., Farzand A., Wu H., Gu Q., Gao X. Fengycin produced by *Bacillus amyoliquefaciens* FZB42 inhibits *Fusarium graminearum* growth and mycotoxins biosynthesis // Toxins. 2019. V. 11(5). Article number: 295. DOI: 10.3390/toxins11050295
27. Yu C., Liu X., Zhang X., Zhang M., Gu Y., Ali Q., Mohamed M.S.R., Xu J., Shi J., Gao X., Wu H., Gu Q. Mycosubtilin produced by *Bacillus subtilis* ATCC6633 inhibits growth and mycotoxin biosynthesis of *Fusarium graminearum* and *Fusarium verticillioides* // Toxins. 2021. V. 13(11). Article number: 791. DOI: 10.3390/toxins13110791
28. Khan N., Maymon M., Hirsch A.M. Combating *Fusarium* infection using *Bacillus*-based antimicrobials // Microorganisms. 2017. V. 5(4). Article number: 75. DOI: 10.3390/microorganisms5040075
29. Lee T., Dami Park D., Kim K., Lim S.M., Yu N.H., Kim S., Kim H.-Y., Kyu Seok Jung, Jang J.Y., Park J.-C., Ham H., Lee S., Hong S.K., J.-C. Characterization of *Bacillus amyoliquefaciens* DA12 showing potent antifungal activity against mycotoxigenic *Fusarium* species // Plant pathology. 2017. V. 33(5). P. 499-507. DOI: 10.5423/PPJ.FT.06.2017.0126
30. Vanhoutte I., De Mets L., De Boevre M., Uka V., Di Mavungu J.D., De Saeger S., De Gelder L., Audenaert K. Microbial detoxification of deoxynivalenol (DON), assessed via a Lemna minor L. bioassay, through biotransformation to 3-epi-DON and 3-epi-DOM-1 // Toxins. 2017. V. 9(2). Article number: 63. DOI: 10.3390/toxins9020063

REFERENCES

1. Janik E., Niemcewicz M., Ceremuga M., Stela M., Saluk-Bijak J., Siadkowski A., Bijak M. Molecular aspects of micotoxins – a serious problem for human health. *Int. j. mol. sci.*, 2020, vol. 21, iss. 2, article number: 8187. DOI: 10.3390/ijms21218187
2. Sato I., Ito M., Ishizaka M., Ikonaga Y., Sato Y., Yoshida S., Koitabashi M., Tsushima S. Thirteen novel deoxynivalenol-degrading bacteria are classified within two genera with distinct degradation mechanisms. *FEMS Microbiology Letters*, 2012, vol. 327(2), pp. 110-117. DOI: 10.1111/j.1574-6968.2011.02461.x
3. Bakker M.G., Brown D.W., Kelly A.C., Kim H.S., Kurtzman C.P., McCormick S.P., O'Donnell K.L., Proctor R.H., Vaughan M.M., Ward T.J. *Fusarium* mycotoxins: A trans-disciplinary overview. *Can. J. Plant Path.*, 2018, vol. 40(2), pp. 161-171. DOI: 10.1080/07060661.2018.1433720
4. Chtioui W., Balmas V., Delogu G., Migheli Q., Oufensou S. Bioprospecting phenols as inhibitors of trichothecene-producing *Fusarium*: sustainable approaches to the management of wheat pathogens. *Toxins*, 2022, vol. 14(2), article number: 72. DOI: 10.3390/toxins14020072
5. Zhu Y., Hassan Y.I., Lepp D., Shao S., Zhou T. Strategies and methodologies for developing microbial detoxification systems to mitigate mycotoxins. *Toxins (Basel)*, 2017, vol. 9(4), article number: 130. <https://doi.org/10.3390/toxins9040130>
6. Chen Y., Wang J., Yang N., Wen Z., Sun X., Chai Y., Ma Z. Wheat microbiome bacteria can reduce virulence of a plant pathogenic fungus by altering histone acetylation. *Nature communications*, 2018, vol. 9(1), article number: 3429. DOI: 10.1038/s41467-018-05683-7
7. Zhou T., Gong J., Yu H., Li X.Z. Bacterial isolate and methods of detoxification of trichothecene mycotoxins. US Patent no. 20100239537, 2010.
8. Shen W., Liu Y., Zhan X., Zhan X., Rong X., Zhao L., Ji C., Lei Y., Li F., Chen J., Ma Q. Comparison of ameliorative effects between probiotic and biodegradable *Bacillus subtilis* on zearalenone toxicosis in gilts. *Toxins*, 2021, vol. 13(12), article number: 882. DOI: 10.3390/toxins13120882
9. Jia R., Cao L., Liu W., Shen Z. Detoxification of deoxynivalenol by *Bacillus subtilis* ASAG 216 and characterization the degradation process. *Eur Food Res Technol*, 2021, vol. 247, pp. 67-76. DOI: 10.1007/s00217-020-03607-8
10. Lee T., Park D., Kim K., Lim S.M., Yu N.H., Kim S., Kim H.Y., Jang J.Y., Park J.C., Ham H., Lee S., Hong S.K., Kim J.C. Characterization of *Bacillus amyoliquefaciens* DA12 showing potent antifungal activity against mycotoxigenic *Fusarium* species. *Plant pathology*, 2017, vol. 33(5), pp. 499-507. DOI: 10.5423/ppj.ft.06.2017.0126
11. Zaila-Kolsi I., Ben A., Hacina M., Sameh A., Sellami S., Nasfi Z., Tounsi S., Jamoussi K. Antagonist effects of *Bacillus* spp. strains against *Fusarium graminearum* for protection of durum wheat (*Triticum turgidum* L. subsp. durum). *Microbiological research*, 2016, vol. 192, pp. 148-158. DOI: 10.1016/j.micres.2016.06.012
12. Ji C., Fan Y., Zhao L. Review on biological degradation of mycotoxins. *Animal nutrition*, 2016, vol. 2(3), pp. 127-133. DOI: 10.1016/j.aninu.2016.07.003
13. Sidorova T.M., Asaturova A.M., Homyak A.I., Shternshis M.V., Tomashevich N.S. Optimization of laboratory cultivation conditions for the synthesis of antifungal metabolites by *Bacillus subtilis* strains. *Saudi journal of biological sciences*, 2020, vol. 27, iss. 7, pp. 1879-1885. DOI: 10.1016/j.sjbs.2020.05.002
14. Sidorova T.M., Asaturova A.M., Allahverdyan V.V. Peculiarities of antagonism of bacteria of the genus *Bacillus* against toxinogenic fungi *Fusarium* in protecting plants from disease and contamination with mycotoxins (review). *South of Russia: ecology, development*, 2021, vol. 16, no. 4, pp. 86-103. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2021-4-86-103

15. 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*. *Microbial biotechnology*, 2015, vol. 8(2), pp. 281-295. DOI: 10.1111/1751-7915.12238
16. Zhu Y., Hassan Y.I., Lepp D., Shao S., Zhou T. Strategies and methodologies for developing microbial detoxification systems to mitigate mycotoxins. *Toxins* (Basel), 2017, vol. 9(4), article number: 130. DOI: 10.3390/toxins9040130
17. Sidorova T.M., Asaturova A.M., Khomyak A.I., Tomashevich N.S. Isolation and characterization of antifungal metabolites of *Bacillus subtilis* BZR 336g and *Bacillus subtilis* BZR 517 strains by a modified bioautography method. *Agricultural Biology*, 2019, vol. 54, no. 1, pp. 178-185. (In Russian) DOI: 10.15389/agrobiology.2019.1.178rus
18. Netrusov F.I. *Praktikum po mikrobiologii* [Praktikum po mikrobiologii]. Moscow, Akademiya Publ., 2005, 608 p. (In Russian)
19. Shi K., Yang P., Li J., Wu H., Li K., Guan S. Biocontrol of *Fusarium graminearum* growth and deoxynivalenol production in wheat grains using bacterial antagonists. *International journal of environmental research and public health*, 2014, vol. 11(1), pp. 1094-1105. DOI: 10.3390/ijerph110101094
20. Kononenko G.P., Burkin A.A. Fusariotoxins in grain feed. *Veterinarnaya patologiya* [Veterinary pathology]. 2002, no. 2, pp. 129-132. (In Russian)
21. Kononenko G.P., Piryazeva Ye.A., Burkin A.A. Substrate effect on mycotoxin biosynthesis *Fusarium graminearum* Schw. *Uspekhi meditsinskoy mikologii* [Advances in medical mycology]. 2017, no. 17(6), pp. 433-437 (In Russian)
22. Palazzini J., Roncallo P., Cantoro R., Chiotta M., Yerkovich N., Palacios S., Echenique V., Torres A., Ramirez M., Kariovsky P., Chulze S. Biocontrol of *Fusarium graminearum* sensu stricto, reduction of deoxynivalenol accumulation and phytohormone induction by two selected antagonists. *Toxins*, 2018, vol. 10(2), article number: 88. DOI: 10.3390/toxins10020088
23. Taheur F.B., Kouidhi B., Qurashi Y.M., Salah-Abbès J.B., Chaieb K. Review: Biotechnology of mycotoxins detoxification using microorganisms and enzymes. *Toxicon*, 2019, vol. 160, pp. 12-22. DOI: 10.1016/j.toxicon.2019.02.001
24. Sidorova T.M., Asaturova A.M., Khomyak A.I. Biologically active metabolites of *Bacillus subtilis* and their role in the control of phytopathogenic microorganisms (review). *Agricultural Biology*, 2018, no. 53(1), pp. 29-37. DOI: 10.15389/agrobiology.2018.1.29rus
25. Cao Y., Pi H., Chandrangu P., Li Y., Wang Y., Zhou H., Xiong H., Helmann J.D., Cai Y. Antagonism of two plant-growth promoting *Bacillus velezensis* isolates against *Ralstonia solanacearum* and *Fusarium oxysporum*. *Scientific reports*, 2018, vol. 8(1), article number: 4360. DOI: 10.1038/s41598-018-22782-z
26. Hanif A., Zhang F., Li P., Li C., Xu Y., Zubair M., Zhang M., Jia D., Zhao X., Liang J., Majid T., Yan J., Farzand A., Wu H., Gu Q., Gao X. Fengycin produced by *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 inhibits *Fusarium graminearum* growth and mycotoxins biosynthesis. *Toxins*, 2019, vol. 11(5), article number: 295. DOI: 10.3390/toxins11050295
27. Yu C., Liu X., Zhang X., Zhang M., Gu Y., Ali Q., Mohamed M.S.R., Xu J., Shi J., Gao X., Wu H., Gu Q. Mycosubtilin produced by *Bacillus subtilis* ATCC6633 inhibits growth and mycotoxin biosynthesis of *Fusarium graminearum* and *Fusarium verticillioides*. *Toxins*, 2021, vol. 13(11), article number: 791. DOI: 10.3390/toxins13110791
28. Khan N., Maymon M., Hirsch A.M. Combating *Fusarium* infection using *Bacillus*-based antimicrobials. *Microorganisms*, 2017, vol. 5(4), article number: 75. DOI: 10.3390/microorganisms5040075
29. Lee T., Dami Park D., Kim K., Lim S.M., Yu N.H., Kim S., Kim H.-Y., Kyu Seok Jung, Jang J.Y., Park J.-C., Ham H., Lee S., Hong S.K., J.-C. Characterization of *Bacillus amyloliquefaciens* DA12 showing potent antifungal activity against mycotoxigenic *Fusarium* species. *Plant pathology*, 2017, vol. 33(5), pp. 499-507. DOI: 10.5423/PPJ.FT.06.2017.0126
30. Vanhoutte I., De Mets L., De Boevre M., Uka V., Di Mavungu J.D., De Saeger S., De Gelder L., Audenaert K. Microbial detoxification of deoxynivalenol (DON), assessed via a Lemna minor L. bioassay, through biotransformation to 3-epi-DON and 3-epi-DOM-1. *Toxins*, 2017, vol. 9(2), article number: 63. DOI: 10.3390/toxins9020063

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Татьяна М. Сидорова разработала концепцию статьи, собрала данные по биологической эффективности бактерий рода *Bacillus* против грибов рода *Fusarium*. Анжела М. Асатунова руководила процессом сбора и упорядочения материала, проверкой данных. Валерия В. Аллахвердян проводила опыты по влиянию бактерий рода *Bacillus* на токсигенные грибы рода *Fusarium*. Все авторы в равной степени участвовали в написании рукописи, и несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Tatyana M. Sidorova collected the data on the biological effectiveness of *Bacillus* bacteria against *Fusarium* fungi. Anzhela M. Asaturova developed the concept of the article, supervised the process of collecting and organizing the material and checked the data. Valeriya V. Allakhverdyan conducted experiments on the effect of bacteria of the genus *Bacillus* on toxinogenic fungi of the genus *Fusarium*. All authors are equally participated in the writing of the manuscript and are responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

NO CONFLICT-OF-INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Валерия В. Аллахвердян / Valeriya V. Allakhverdyan <https://orcid.org/0000-0002-8679-6139>

Татьяна М. Сидорова / Tatyana M. Sidorova <https://orcid.org/0000-0003-4281-5278>

Анжела М. Асатунова / Anzhela M. Asaturova <https://orcid.org/0000-0002-0060-1995>