

Оригинальная статья / Original article
УДК 579.64
DOI: 10.18470/1992-1098-2023-4-104-113

Изучение влияния бактерий рода *Pseudomonas* на рост и токсинопродуцирование гриба *Fusarium graminearum* *in vitro*

Валерия В. Аллахвердян¹, Татьяна М. Сидорова¹, Азамат З. Темердашев², Анжела М. Асатурова¹, Наталья С. Томашевич¹

¹Федеральный научный центр биологической защиты растений, Краснодар, Россия

²Кубанский государственный университет, Краснодар, Россия

Контактное лицо

Валерия В. Аллахвердян, м.н.с. лаборатории микробиологической защиты растений, ФГБНУ ФНЦБЗР; 350039 Россия, г. Краснодар, п/о-39. Тел. +79648950107

Email lera_arm@mail.ru

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

Формат цитирования

Аллахвердян В.В., Сидорова Т.М., Темердашев А.З., Асатурова А.М., Томашевич Н.С. Изучение влияния бактерий рода *Pseudomonas* на рост и токсинопродуцирование гриба *Fusarium graminearum* *in vitro* // Юг России: экология, развитие. 2023. Т.18, N 4. С. 104-113. DOI: 10.18470/1992-1098-2023-4-104-113

Получена 26 июля 2023 г.

Прошла рецензирование 14 сентября 2023 г.

Принята 5 октября 2023 г.

Резюме

Цель. Изучить потенциал бактерий штаммов *P. chlororaphis* BZR 245-F и *Pseudomonas* sp. BZR 523-2 для ингибирования роста возбудителей фузариоза колоса на примере гриба *F. graminearum* и снижения накопления дезоксиниваленола (ДОН) и зеараленона (ЗЕН) *in vitro*.

Материалы и методы. Анализ антигрибных метаболитов бактерий рода *Pseudomonas* осуществляли методом тонкослойной хроматографии и биоавтографии. Опыт по влиянию жидкой культуры и супернатанта бактерий на рост и токсинопродуцирование гриба *F. graminearum* *in vitro* проводили на зерне пшеницы. Анализ зерна на микотоксины осуществлялся методом ВЭЖХ-МСВР.

Результаты. Обнаружена способность штаммов *P. chlororaphis* BZR 245-F и *Pseudomonas* sp. BZR 523-2 продуцировать антигрибные метаболиты, при этом происходит ингибирование роста гриба *F. graminearum* 60318 *in vitro*. Содержание ДОН снижается как под действием жидкой культуры и супернатанта бактерий *P. chlororaphis* BZR 245-F на 60 % и 70 %, соответственно, так и жидкой культуры и супернатанта бактерий *Pseudomonas* sp. BZR 523-2 на 75 % и 90 %, соответственно. Накопление ЗЕН также значительно подавляется под влиянием жидких культур и супернатантов бактериальных штаммов. Количество ЗЕН снижается под действием жидкой культуры и супернатанта бактерий *P. chlororaphis* BZR 245-F на 80 % и 95 %, соответственно. Жидкая культура и супернатант бактерий *Pseudomonas* sp. BZR 523-2 подавляют накопление ЗЕН на 60 % и 84 %, соответственно.

Заключение. Полученные результаты по исследованию влияния жидких культур и супернатантов бактерий штаммов *P. chlororaphis* BZR 245-F и *Pseudomonas* sp. BZR 523-2 на рост и токсинопродуцирование гриба *F. graminearum* 60318 *in vitro* позволяют рассматривать данные штаммы в качестве потенциальных продуцентов эффективных биофунгицидов против токсинопродуцирующих грибов. Необходимо провести дальнейшее изучение данных штаммов бактерий *in vitro* и *in vivo* на растениях.

Ключевые слова

Fusarium graminearum, *Pseudomonas*, биоконтроль, жидкая культура, супернатант, метаболиты, микотоксины, дезоксиниваленол, зеараленон.

Study of the effect of bacteria of the genus *Pseudomonas* on the growth and toxin production of the fungus *Fusarium graminearum* *in vitro*

Valeria V. Allahverdyan¹, Tatiana M. Sidorova¹, Azamat Z. Temerdashev², Anzhela M. Asaturova¹ and Natalia S. Tomashevich¹

¹Federal Scientific Centre for Biological Plant Protection, Krasnodar, Russia

²Kuban State University, Krasnodar, Russia

Principal contact

Valeria V. Allahverdyan, Junior Researcher, Laboratory of Microbiological Plant Protection, Federal Scientific Centre for Biological Plant Protection; p/o-39, Krasnodar, Russia 350039
Tel. +79648950107

Email lera_arm@mail.ru

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

How to cite this article

Allahverdyan V.V., Sidorova T.M., Temerdashev A.Z., Asaturova A.M., Tomashevich N.S. Study of the effect of bacteria of the genus *Pseudomonas* on the growth and toxin production of the fungus *Fusarium graminearum* *in vitro*. *South of Russia: ecology, development*. 2023, vol. 18, no. 4, pp. 104-113. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2023-4-104-113

Received 26 July 2023

Revised 14 September 2023

Accepted 5 October 2023

Abstract

Aim. To study the potential of bacteria strains *P. chlororaphis* BZR 245-F and *Pseudomonas* sp. BZR 523-2 to inhibit the growth of *Fusarium* ear blight pathogens through the example of the fungus *F. graminearum* and to reduce the accumulation of deoxynivalenol (DON) and zearalenone (ZEN) *in vitro*.

Materials and Methods. Antifungal metabolites of *Pseudomonas* bacteria were analysed by thin layer chromatography and bioautography. An experiment on the effect of liquid culture and supernatant of bacteria on the growth and toxin production of the fungus *F. graminearum* *in vitro* was carried out on wheat grain. Analysis of grain for mycotoxins was carried out by HPLC-HRMS.

Results. The ability of strains *P. chlororaphis* BZR 245-F and *Pseudomonas* sp. BZR 523-2 to produce antifungal metabolites was found, while inhibiting the growth of the fungus *F. graminearum* 60318 *in vitro*. The content of DON decreases both under the action of the liquid culture and supernatant of *P. chlororaphis* BZR 245-F bacteria by 60 % and 70 %, respectively, and the liquid culture and supernatant of *Pseudomonas* sp. BZR 523-2 bacteria by 75 % and 90 %, respectively. The accumulation of ZEN is also significantly suppressed under the influence of liquid cultures and supernatants of bacterial strains. The amount of ZEN decreases under the influence of liquid culture and supernatant of *P. chlororaphis* BZR 245-F bacteria by 80 % and 95 %, respectively. Liquid culture and supernatant of *Pseudomonas* sp. BZR 523-2 bacteria inhibited the accumulation of ZEN by 60 % and 84 %, respectively.

Conclusion. The results obtained through the study of the effect of liquid cultures and supernatants of *P. chlororaphis* BZR 245-F and *Pseudomonas* sp. BZR 523-2 strains on the growth and toxin production of the fungus *F. graminearum* 60318 *in vitro* allow us to consider these strains as potential producers of effective biofungicides against toxin-producing fungi. Further studies of these bacterial strains *in vitro* and *in vivo* on plants are needed.

Key Words

Fusarium graminearum, *Pseudomonas*, biocontrol, liquid culture, supernatant, metabolites, mycotoxins, deoxynivalenol, zearalenone.

ВВЕДЕНИЕ

Грибные патогены ежегодно уничтожают значительное количество всех продовольственных культур. Болезни растений, вызванные грибами, привели к значительному снижению урожайности зерновых культур. Фузариоз колоса представляет собой серьезную угрозу для урожая и качества пшеницы во всем мире [1]. Это связано с тем, что зерно зараженных растений значительно снижено по весу, деформировано и загрязнено микотоксинами. Микотоксины являются вторичными метаболитами микроскопических грибов, которые обычно загрязняют зерновые культуры. Грибы рода *Fusarium* относятся к числу опасных патогенов зерновых с высоким потенциалом токсичности. Вторичные метаболиты этих грибов, такие как дезоксиниваленон, зеараленон и фумонизин В1, входят в пятерку наиболее важных микотоксинов в европейском и мировом масштабе [2]. Вид *F. graminearum* является наиболее распространенным, так как повреждает сельскохозяйственные культуры во всем мире. В Европе, Азии, Южной Америке *F. graminearum* является доминирующим видом на пшенице (распространенность 90 %). Наиболее восприимчивой к заражению *F. graminearum* стадией растений пшеницы является стадия цветения GS65. Возбудитель легко проникает в колосья пшеницы через открытые соцветия и пыльники [3].

Чтобы максимально снизить риск потенциального заражения сельскохозяйственных культур грибами рода *Fusarium*, проводят мероприятия, основанные на агротехнических, селекционных, биологических, химических методах. Химические фунгициды применяются в качестве стратегии борьбы с фузариозом и накоплением ДОН в течение последних четырех десятилетий. Фермеры, выращивающие пшеницу, применяли бензимидазольные фунгициды, в основном карбендазим, в поле. Тем не менее, эти химические обработки запрещены за две–три недели до сбора урожая несмотря на то, что в этот период может пройти заражение *F. graminearum* и контаминация ДОН. Важно отметить, что использование карбендазима запрещено в ЕС и США [4]. Кроме того, устойчивые сорта и севооборот являются одними из используемых стратегий борьбы. Эффективность этих стратегии борьбы снижается из-за развития резистентности, способствуя развитию грибов рода *Fusarium* или продукции ДОН в благоприятных условиях окружающей среды.

В связи с этим более безопасным и эффективным методом защиты растений от болезней является применение биопестицидов, которые способны не только эффективно подавлять рост возбудителей, но и не вызывать их резистентность. Различные ризосферные бактерии способны защищать растения от болезней и повышать урожайность, что способствует их применению в качестве продуцентов биофунгицидов. Знание молекулярных механизмов, управляющих этими полезными взаимодействиями между растениями и микробами, позволяет оптимизировать, улучшать и идентифицировать потенциальные синергетические эффекты в защите растений. Производство антигрибных метаболитов, индукция системной резистентности и способность эффективно конкурировать с другими резидентными ризобактериями считаются важными предпосылками для оптимальной работы агентов биоконтроля [3; 5].

Потенциал бактерий рода *Pseudomonas* для снижения вредоносности грибных болезней базируется

на их способности продуцировать антимикробные соединения: пиолутеорин, феназины, пирролнитрин, флороглюцины, цианистый водород и циклические липопептиды, которые могут ингибировать рост или метаболизм других микроорганизмов и использоваться в качестве альтернативы химическим пестицидам [5; 6]. Обнаружены интересные аспекты молекулярных механизмов этих процессов. Многие исследователи большое внимание уделяют биоконтрольным свойствам штаммов рода *Pseudomonas*, продуцирующих феназин, а также механизмам действия, биосинтезу и регуляции продукции микробных феназинов. Феназины и флороглюцины являются основными детерминантами биологической борьбы с почвенными патогенами растений с помощью различных штаммов флуоресцентных псевдомонад. Феназины включают большое семейство гетероциклических азотсодержащих ярко окрашенных пигментов с широким спектром антибиотической активности. Механизмы действия феназинов при антифунгальных взаимодействиях основаны на диффузии через мембрану и образовании токсичных внутриклеточных радикалов супероксида и перекиси водорода, вредных для организма. Индуцированная системная резистентность также может быть активирована биотическими агентами [7; 8]. Рамнолипиды продуцируются бактериями, принадлежащими к *Pseudomonas* sp. Они также способны индуцировать механизмы устойчивости растений и подавлять рост различных фитопатогенных грибов, таких как *Botrytis cinerea* и *F. solani* [9]. Циклические липопептиды представляют собой вторичные метаболиты с широким спектром биологических функций. Они продуцируются нерибосомными синтазами псевдомонад. С химической точки зрения циклические липопептиды, выделенные из *Pseudomonas* spp., демонстрируют гораздо большее структурное разнообразие, чем из *Bacillus* spp. [10]. Пирролнитрин представляет собой фенилпиррол с сильным антифунгальным действием, ингибирующим дыхательную цепь грибов [11].

В последнее время широко изучались методы биологической борьбы с целью предотвращения роста *F. graminearum* и секреции ДОН [12; 13]. *Pseudomonas* spp., *Lysobacter enzymogenes*, *Bacillus* spp. и *Streptomyces* spp. проявляют антагонистическую активность в отношении грибов рода *Fusarium*. *Pseudomonas piscium* может ингибировать развитие и вирулентность грибов, секретируя феназин-1-карбоксамид [14; 15]. *F. oxysporum* f. sp. *cumini*, возбудитель увядания тмина, может подавляться *P. fluorescens*, при этом наблюдается как ингибирование гриба, так и стимулирование роста растений [16]. Пирролнитрин биосинтезируется *P. chlororaphis* G05 и играет важную роль в подавлении *F. graminearum* [17]. Продуцирующий феназин-1-карбоксамид изолят *P. chlororaphis* subsp. *aurantiaca* Pcho 10 ингибирует прорастание конидий и рост мицелия *F. graminearum*, а также синтез ДОН [18]. В лабораторных опытах бактерии *Paenobacillus macerans*, *P. putida*, *Sporobolomyces roseus*, *B. subtilis* подавляли рост *F. graminearum* на 95–100 %. Применение культуральных фильтратов этих штаммов в поле и теплицах приводило к снижению фузариоза колоса на 21–26 % [19; 20].

Многие исследования посвящены микробиологической деградации фузариозных микотоксинов, которая позволяет снизить их токсичность. К примеру, ДОН может быть расщеплен до лактонов ДОН и

продукты озонолиза или трансформированные в дезоксидезоксиниваленол, ДОН-3-глюкозид, 3-ацетил-ДОН, 7-ацетил-ДОН, 15-ацетил-ДОН, 3-кето-ДОН или 3-эпи-ДОН [21–23]. Необходимо учитывать, что грибы и бактерии часто образуют физически и метаболически взаимосвязанные консорциумы, обладающие свойствами, отличными от свойств их отдельных компонентов. Обнаружено, что бактерии могут оказывать влияние на жизненные циклы грибов и их патогенность. Показано, что фузариевая кислота подавляет биосинтез феназина у *P.chlororaphis* PCL 1391 [24]. Наше исследование возможности применения бактерий рода *Pseudomonas* для защиты урожая от фузариозных грибов и контаминации микотоксинами могут быть полезны для выбора оптимального и безопасного метода получения незагрязненной микотоксинами и химическими пестицидами продукции сельского хозяйства.

Цель наших исследований – изучить потенциал бактерий штаммов *P. chlororaphis* BZR 245-F и *Pseudomonas* sp.BZR 523-2 для ингибирования роста возбудителей фузариоза колоса на примере гриба *F. graminearum* и снижения накопления ДОН и ЗЕН *in vitro*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объекты исследований – штаммы бактерий *P. chlororaphis* BZR 245-F и *Pseudomonas* sp. BZR 523-2 из биоресурсной коллекции (БРК) Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный научный центр 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 ФГБНУ ФНЦБЗР «Государственная коллекция энтомоакарифагов и микроорганизмов». Исследования проводились в лаборатории микробиологической защиты растений ФГБНУ ФНЦБЗР с использованием материально-технической базы УНУ «Технологическая линия для получения микробиологических средств защиты растений нового поколения» (<https://ckprf.ru/usu/671367/>). Анализ зерна пшеницы на содержание ДОН и ЗЕН проводился в центре коллективного пользования «Эколого-аналитический центр системных исследований, математического моделирования и экологической безопасности Юга России» (ЦКП «Эколого-аналитический центр») ФГБОУ ВПО «Кубанский государственный университет».

Культивирование бактерий осуществлялось на питательной среде Кинга Б. Жидкая культура на основе штаммов бактерий получена в термостатированных системах культивации клеток New Brunswick Scientific Excella E25 (США) в условиях периодического культивирования. Культивирование проводилось в колбах объемом 1000 мл (объем питательной среды 300 мл) при 180 об/мин, +25,0°C и рН 7,0 в течение 48 часов.

Бактериальные экзосметаболиты 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 (США) в течение 1 ч. После

разделения органической и водной части этилацетат упаривали досуха на ротационном вакуумном испарителе IKA RV10 (Германия) 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 (Германия), подвижная фаза: гексан – этанол 1:1, высота подъема растворителя 12 см. ТСХ-пластины затем были проанализованы под ультрафиолетовым светом при длинах волн 254 нм и 366 нм. Выявление метаболитов с антигрибной активностью проводилось методом биоавтографии [25]. 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 стандарта антигрибных метаболитов использовался коммерческий реактив феназин (Sigma-Aldrich, США).

Влияние жидких культур бактерий и супернатантов на рост гриба и продукцию микотоксинов *F. graminearum* 60318 наблюдали путем культивирования гриба совместно с жидкой культурой либо супернатантом исследуемого штамма бактерий. Для этого 100 г зерна пшеницы смешивали с 10 мл дистиллированной воды, дробно автоклавились 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 KH₂PO₄, 0,25 г MgSO₄·7H₂O и 0,5 г дрожжевого экстракта в 1000 мл дистиллированной воды в течение 7 дней, температура 25°C при встряхивании со скоростью 150 об/мин [26]. В контрольный вариант добавляли дистиллированную воду. После инкубации при 25°C в течение 18 дней и последующего высушивания зерно измельчали с помощью лабораторной мельницы ДМ-6 и анализировали на содержание ДОН и ЗЕН методом ВЭЖХ [27]. Для чего навеску массой 1 г экстрагировали 5 мл смеси вода: ацетонитрил (2:3, v:v) с использованием орбитального шейкера в течение 5 мин, после чего центрифугировали с использованием охлаждаемой центрифуги Hettich micro 220R 15 мин при 3000 об./мин, с последующим переносом 1 мл супернатанта в стеклянную виалу. Анализ проводили с использованием квадруполь-времяпролетного масс-спектрометра Bruker Maxis Impact, оснащенного источником электрораспылительной ионизации в режиме положительных ионов. Разделение на колонке Phenomenex Kinetex C18 (2,1x75 мм, 2,6 мкм размер частиц сорбента), скорость потока подвижной фазы – 0,4 мл/мин, температура термостата – 40°C. Состав подвижной фазы – вода, подкисленная муравьиной кислотой, и ацетонитрил. Градиентное элюирование, состав исходной подвижной фазы – 95 % воды, 5% ацетонитрила, плато 1 мин с последующим увеличением ацетонитрила до 90% за 3 мин, плато при этом составе элюента 3 мин, возврат к первой ступени элюента за 0,2 мин с регенерацией в течение 1 мин. Анализ полученных хроматограмм проводили с использованием программного обеспе-

чения Bruker Compass Data Analysis 4.1. Повторность во всех опытах трёхкратная, статистическую обработку данных осуществляли с использованием стандартных компьютерных программ и программы Statistica 13.3.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Выделение и анализ антигрибной активности метаболитов бактерий штаммов *P. chlororaphis* BZR 245-F и *Pseudomonas* sp. BZR 523-2

Представители рода *Pseudomonas* известны своей способностью продуцировать широкий спектр метаболитов, что позволяет им колонизировать широкий спектр экологических ниш, включая ризосферу. Псевдомонады также синтезируют ферменты, которые могут модулировать уровни растительных гормонов, ограничивать доступное железо за счет производства сидерофоров, а также ингибировать рост патогенов путем производства антибиотиков, таких как феназин, 2,4-диацетилфлороглucin, феназинкарбоксимид, пиолтеорин и пирролнитрин [28]. В связи с этим была исследована способность штаммов псевдомонад продуцировать антигрибные метаболиты. Методом планарной ТСХ удалось выделить метаболиты штаммов *P. chlororaphis* BZR 245-F и *Pseudomonas* sp. BZR 523-2. Однако их хроматографическая подвижность, а также характер свечения в ультрафиолете при длине волны 366 нм не соответствовали стандартному феназину ($R_f = 0,44$) (рис. 1). Так, штамм *P. chlororaphis* BZR 245-F продуцирует ряд метаболитов, имеющих коричневатожелтую пигментацию с $R_f = 0,10 - 0,25$. Бактерии штамма

Pseudomonas sp. BZR 523-2 синтезируют метаболиты, имеющие ярко-голубое и синее свечение при 366 нм ($R_f = 0-0,35$), что может соответствовать соединениям фенольной природы. Однако можно предположить, что эти метаболиты имеют также феназиновую структуру, так как, по мнению многих исследователей, бактерии рода *Pseudomonas* могут синтезировать множество феназинов. Они различаются как по цвету, так и по другим параметрам в зависимости от имеющихся в их структуре химических групп [29]. Так, *P. aeruginosa* является одним из наиболее коммерчески ценных организмов в связи со способностью вырабатывать растворимые пигменты, такие как пиоцианин (синий), пиоверидин (желто-зеленый), пиорубин (красный) и пиомеланин (коричневый) [30]. Изолированные природные феназины показали высокую антифунгальную активность. Наличие у штамма *P. chlororaphis* BZR 245-F темно-оранжевого пигмента, с большей вероятностью, может свидетельствовать об активном продуцировании нескольких пигментных соединений, среди которых возможно обнаружить соединения, выполняющие роль сидерофоров. Штамм *Pseudomonas* sp. BZR 523-2 продуцировал ряд соединений, которые имели слабое синее свечение при 366 нм, при этом ярко-голубое свечение на старте говорит о высокой концентрации присутствующих соединений. Таким образом, оба исследуемых штамма продуцируют несколько метаболитов, которые отличаются по поглощению при 254 нм и свечению при 366 нм, из чего, вероятно, следует и по химической структуре.

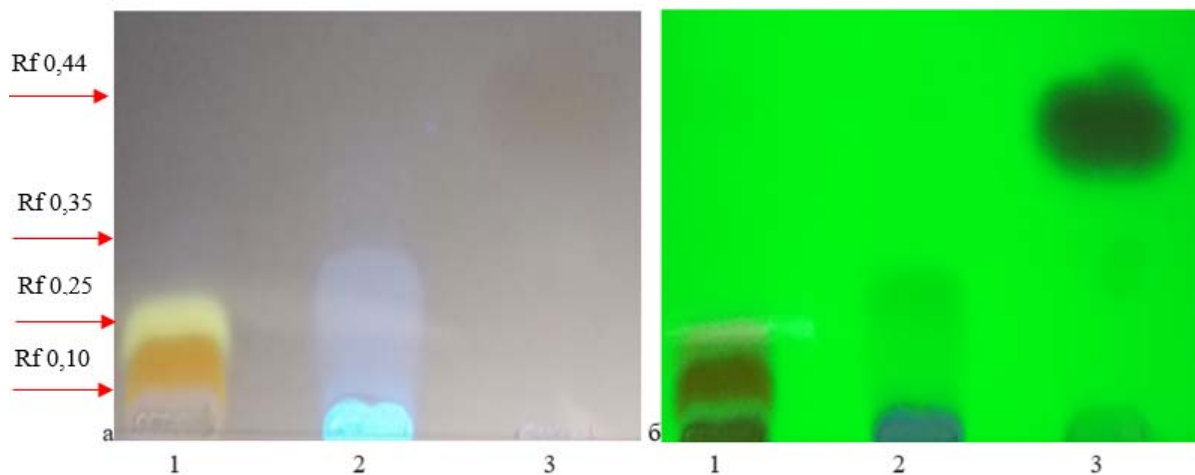


Рисунок 1. Тонкослойные хроматограммы метаболитов бактерий рода *Pseudomonas* под ультрафиолетом

Примечание: а – 254 нм, б – 366 нм: 1 – *P. chlororaphis* BZR 245-F; 2 – *Pseudomonas* sp. BZR 523-2; 3 – стандарт феназина ($R_f = 0,44$)

Figure 1. Thin-layer chromatograms of metabolites of bacteria of the genus *Pseudomonas* under ultraviolet light

Note: a – 254 nm, б – 366 nm: 1 – *P. chlororaphis* BZR 245-F; 2 – *Pseudomonas* sp. BZR 523-2; 3 – phenazine standard ($R_f = 0,44$)

В результате анализа антигрибной активности выделенных метаболитов методом биоавтографии обнаружено, что оба штамма псевдомонад продуцируют метаболиты с фунгицидной активностью, а также с фунгистатитичной активностью (рис. 2). Стандартный раствор феназина проявляет фунгицидные свойства. Однако сделать утвердительное предположение относительно присутствия в жидких культурах исследуемых бактерий феназина не представляется возможным, так как на уровне стандартного феназина в этилацетатных экстрактах супернатантов бактериальных штаммов отсутствовали зоны ингибирования роста гриба. Хотя феназин может продуцироваться бактериями в виде его структурных производных. Данное предпо-

ложение можно проверить в дальнейшем путем анализа бактериальных метаболитов с применением приборов (ВЭЖХ, ГХ). Следует отметить высокую антигрибную активность метаболитов штамма *P. chlororaphis* BZR 245-F, особенно в зоне с $R_f = 0,10$. Изучению метаболитов этого штамма нужно уделить большое внимание в дальнейшем, поскольку они могут отличаться большим разнообразием, что может способствовать исследованию механизма их антигрибного действия. Можно также предположить, что среди выделенных метаболитов присутствуют соединения липопептидной природы, которые являются ингибиторами роста гриба. Штамм *Pseudomonas* sp. BZR 523-2 демонстрирует наличие антигрибных метабо-

литов, но менее активных, чем у штамма *P. chlororaphis* BZR 245-F. Механизм действия каждого штамма бактерий, вероятно, будет различаться, так как

продуцируемые ими метаболиты, судя по их тонкослойной хроматограмме и биоавтограмме, имеют различную химическую структуру.

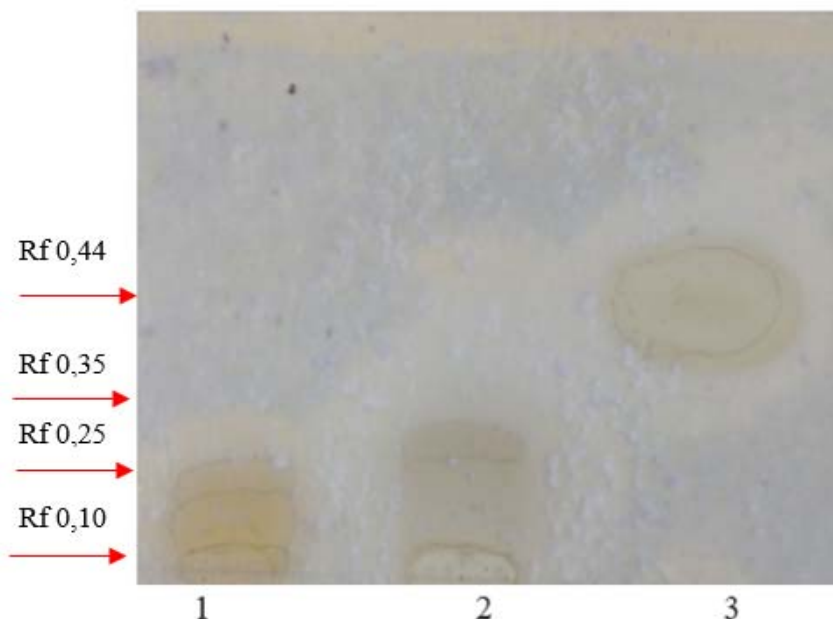


Рисунок 2. Биоавтограммы метаболитов бактерий рода *Pseudomonas* и стандартов метаболитов с тест-культурой гриба *F. oxysporum* var. *orthoceras* BZR F6

Примечание: 1 – *P. chlororaphis* BZR 245-F; 2 – *Pseudomonas* sp. BZR 523-2; 3 – стандарт феназина

Figure 2. Bioautograms of metabolites of bacteria of the genus *Pseudomonas* and standards of metabolites with a test culture of the fungus *F. oxysporum* var. *orthoceras* BZR F6

Note: 1 – *P. chlororaphis* BZR 245-F; 2 – *Pseudomonas* sp. BZR 523-2; 3 – phenazine standard

Таким образом, исследуемые штаммы бактерий *P. chlororaphis* BZR 245-F и *Pseudomonas* sp. BZR 523-2 продуцируют антигрибные метаболиты, что является важным признаком для применения их в качестве потенциальных агентов эффективных биофунгицидов.

Изучение влияния бактерий штаммов *P. chlororaphis* BZR 245-F и *Pseudomonas* sp. BZR 523-2 на рост и

токсипродуцирование гриба штамма *F. graminearum* 60318 *in vitro*

Опыт по влиянию бактериальных штаммов *P. chlororaphis* BZR 245-F и *Pseudomonas* sp. BZR 523-2 *in vitro* позволил обнаружить визуально ингибирующее действие на рост фитопатогенного гриба *F. graminearum* 60318, причем как жидкой культуры, так и бесклеточного супернатанта бактерий (рис. 3).

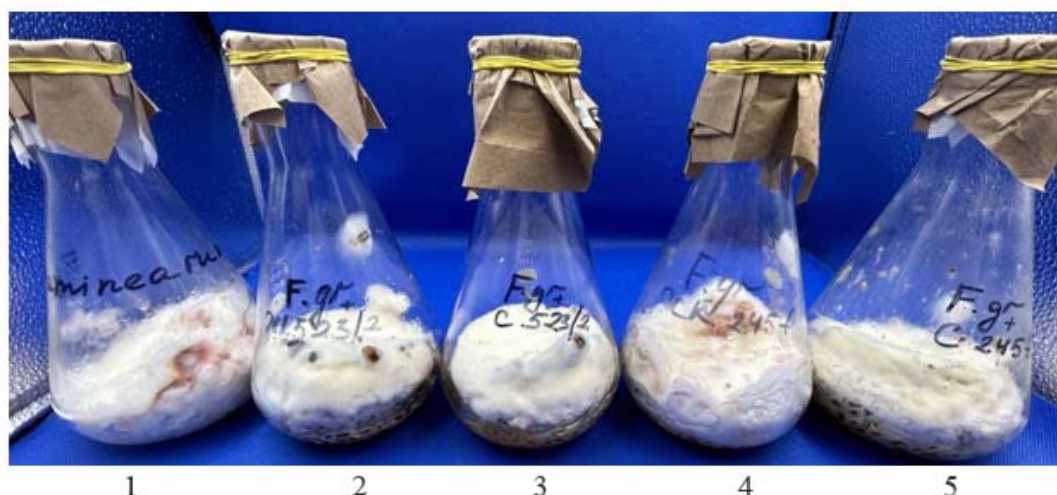


Рисунок 3. Рост гриба *F. graminearum* 60318 совместно с бактериальными жидкими культурами и супернатантами

Примечание: 1 – контроль *F. graminearum* 60318, 2 – *F. graminearum* 60318 совместно с жидкой культурой *P. fulva* BZR 523/2;

3 – *F. graminearum* 60318 совместно с супернатантом *P. fulva* BZR 523-2; 4 – *F. graminearum* 60318 совместно с жидкой

культурой *P. chlororaphis* BZR 245-F; 5 – *F. graminearum* 60318 совместно с супернатантом *P. chlororaphis* BZR 245-F

Figure 3. Growth of *F. graminearum* 60318 with bacterial liquid cultures and supernatants

Note: 1 – control *F. graminearum* 60318, 2 – *F. graminearum* 60318 together with liquid culture of *P. fulva* BZR 523/2;

3 – *F. graminearum* 60318 together with the supernatant of *P. fulva* BZR 523-2; 4 – *F. graminearum* 60318 together

with a liquid culture of *P. chlororaphis* BZR 245-F; 5 – *F. graminearum* 60318 together with the supernatant of *P. chlororaphis* BZR 245-F

Широкое распространение микотоксинов привлекло внимание всего мира. Для удаления микотоксинов было разработано множество стратегий. При этом биологическая деградация считается самой безопасной стратегией. Сообщается, что пробиотики обладают множеством свойств для детоксикации. Применение микробного консорциума способствует повышению

детоксицирующей эффективности за счет совместного разложения нескольких микотоксинов [25]. При изучении влияния жидкой культуры и супернатанта изучаемых штаммов псевдомонад на накопление микотоксинов гриба *F. graminearum* 60318 *in vitro* обнаружено, что оба штамма подавляют накопление ДОН и ЗЕН (табл. 1).

Таблица 1. Влияние бактерий рода *Pseudomonas* на накопление микотоксинов гриба *F. graminearum* 60318 *in vitro*
Table 1. Influence of *Pseudomonas* bacteria on the accumulation of *F. graminearum* 60318 mycotoxins *in vitro*

Варианты Options	Содержание ДОН, мкг/г Content DON, mcg/g	Содержание ЗЕН, мкг/г Content ZEN, mcg/g
<i>F. graminearum</i> 60318	54 ^b	173 ^c
<i>F. graminearum</i> 60318 + ЖК <i>P. chlororaphis</i> BZR 245-F	32 ^a	36 ^{ab}
<i>F. graminearum</i> 60318 + LC <i>P. chlororaphis</i> BZR 245-F		
<i>F. graminearum</i> 60318 + супернатант <i>P. chlororaphis</i> BZR 245-F	17 ^a	8,3 ^a
<i>F. graminearum</i> 60318 + supernatant <i>P. chlororaphis</i> BZR 245-F		
<i>F. graminearum</i> 60318 + ЖК <i>Pseudomonas</i> sp. BZR 523-2	13,1 ^a	70 ^b
<i>F. graminearum</i> 60318 + LC <i>Pseudomonas</i> sp. BZR 523-2		
<i>F. graminearum</i> 60318 + супернатант <i>Pseudomonas</i> sp. BZR 523-2	6,1 ^a	28 ^{ab}
<i>F. graminearum</i> 60318 + supernatant <i>P. chlororaphis</i> BZR 523-2		

Установлено, что накопление ДОН подавляется *in vitro* как под действием жидкой культуры и супернатанта бактерий *P. chlororaphis* BZR 245-F на 60 % и 70 %, соответственно, так и жидкой культуры и супернатанта бактерий *Pseudomonas* sp. BZR 523-2 на 75 % и 90 %, соответственно. Содержание ЗЕН также значительно ингибируется под влиянием жидких культур и супернатантов бактериальных штаммов *in vitro*. Жидкая культура и супернатант бактерий *P. chlororaphis* BZR 245-F снижает ЗЕН на 80 % и 95 %, соответственно. Содержание ЗЕН уменьшается *in vitro* под действием жидкой культуры и супернатанта бактерий *Pseudomonas* sp. BZR 523-2 на 60 % и 84 %, соответственно. Изучаемые штаммы по воздействию на продуцирование токсинов, а также на структуру и степень токсичности микотоксинов различаются между собой, что может быть следствием различий химических структур продуцируемых ими метаболитов. Штамм *P. chlororaphis* BZR 245-F в большей степени подавляет *in vitro* контаминацию ЗЕН, в отличие от штамма *Pseudomonas* sp. BZR 523-2, который больше подавляет микотоксин ДОН. При сравнении влияния жидкой культуры и супернатанта бактерий на содержание микотоксинов следует отметить большую активность супернатанта. Можно предположить, что это связано с большей концентрацией активных метаболитов в супернатанте. Хотя механизм этого явления следует исследовать более подробно. Таким образом, изучаемые штаммы могут в значительной степени влиять на контаминацию растений микотоксинами, однако механизм этого влияния, вероятно, различный.

Полученные результаты позволяют сделать вывод о перспективности использования штаммов *P. chlororaphis* BZR 245-F и *Pseudomonas* sp. BZR 523-2 в качестве потенциальных агентов эффективных биофунгицидов для снижения вредоносности токсинопродуцирующих грибов рода *Fusarium*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ризосферные псевдомонады являются потенциальными объектами агроботехнологии в связи с наличием у них необходимых для биоконтроля и фитостимуляции физиолого-биохимических особенностей. К этим особенностям относятся толерантность к активным формам кислорода, хемотаксис в отношении корневых экссудатов, биосинтез сидерофоров и антибиотических

метаболитов различной природы. Представители рода *Pseudomonas* известны своим большим метаболическим разнообразием, что позволяет им колонизировать широкий спектр экологических ниш, включая ризосферу. Виды псевдомонад, изолированные из ризосферы, обладают более широкой кatabолической активностью, чем из основной массы почвы, особенно в отношении определенных сахаров, полиолов и аминокислот, которые можно найти в корневых экссудатах [5].

Широкое метаболическое разнообразие позволяет бактериям получить повсеместное распространение, образуя защитные биопленки и колонизируя различные экологические ниши. Полученные результаты по исследованию влияния жидких культур и супернатантов штаммов *P. chlororaphis* BZR 245-F и *Pseudomonas* sp. BZR 523-2 на рост и токсинопродуцирование гриба *F. graminearum* 60318 *in vitro* позволяют рассматривать данные штаммы в качестве потенциальных продуцентов эффективных биофунгицидов против токсинопродуцирующих грибов. Однако следует отметить необходимость дальнейшего изучения этих штаммов бактерий, поскольку проведенные исследования являются лишь началом большой работы, которая требует подтверждения как в опытах *in vitro*, так и *in vivo*.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Исследования выполнены согласно Государственному заданию Министерства науки и высшего образования РФ в рамках НИР по теме № FGRN-2022-0006.

Авторы выражают благодарность Центру коллективного пользования «Эколого-аналитический центр системных исследований, математического моделирования и экологической безопасности Юга России» (ЦКП «Эколого-аналитический центр») ФГБОУ ВО «Кубанский государственный университет».

ACKNOWLEDGMENT

The research was carried out in accordance with the State Assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation within the framework of research on the topic No FGRN-2022-0006.

The authors express their gratitude to the Center for Collective Use «Ecological Analytical Center for System Research, Mathematical Modeling and Environmental Safety of the South of Russia» (CCU «Ecological Analytical Center») FSBEI HE «Kuban State University».

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Khan M.K., Pandey A., Athar T., Choudhary S., Deval R., Gezgin S., Hamurcu M., Topal A., Atmaca E., Santos P.A., Makbule Rumeysa Omay M.R., Suslu H., Gulcan K., Inanc M., Akkaya M.S., Kahraman A., Thomas G. *Fusarium* head blight in wheat: contemporary status and molecular approaches // *Biotech.* 2020. V.10. P. 160–172. <https://doi.org/10.1007/s13205-020-2158-x>
2. Mielniczuk E., Skwaryto-Bednarz B. *Fusarium* head blight, mycotoxins and strategies for their reduction // *Agronomy.* 2020. V. 10(4). P. 497–509. <https://doi.org/10.3390/agronomy10040509>
3. Miedaner T., Gwiazdowska D., Waśkiewicz A. Editorial: Management of *Fusarium* species and their mycotoxins in cereal food and feed // *Frontiers in Microbiology.* 2017. V. 8. P. 1543. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01543>
4. Захаренко В.А. Использование пестицидов в аграрном секторе России в контексте развития глобальных рынков средств защиты растений // *Агрохимия.* 2020. N 3. С. 43–48. <https://doi.org/10.31857/S000218812003014X>
5. Naz R., Khushhal S., Asif T., Mubeen S., Saranraj P., Sayyed R.Z. Inhibition of bacterial and fungal phytopathogens through volatile organic compounds produced by *Pseudomonas* sp. In: Sayyed R.Z., Uarrota V.G., eds. *Secondary metabolites and volatiles of PGPR in plant-growth promotion* // Springer. 2022. V. 7. P. 56–69. https://doi.org/10.1007/978-3-031-07559-9_6
6. Сидорова Т.М., Аллахвердян В.В., Асатунова А.М. Роль бактерий рода *Pseudomonas* и их метаболитов в биоконтроле фитопатогенных микроорганизмов // *Агрохимия.* 2023. Т. 5. С. 94–104. <https://doi.org/10.31857/S0002188123950071>
7. Zboralski A., Saadia H., Novinscak A., Filion M. Interplay between arabisidopsis thaliana genotype, plant growth and rhizosphere colonization by phyto-beneficial phenazine-producing *Pseudomonas chlororaphis* // *Microorganisms.* 2022. V. 10. P. 66–81. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10030660>
8. Thacharodi A., Priyadharshini R., Karthikeyan G., Jeganathan C., Reghu A.P., Pugazhendhi A. Extraction, purification and characterization of phenazine from *Pseudomonas aeruginosa* isolate of wastewater sources: a panacea towards clinical pathogens // *Applied Nanoscience.* 2021. V. 16. <https://doi.org/10.1007/s13204-021-01944-y>
9. Zhao F., Wang B., Yuan M., Ren S. Comparative study on antimicrobial activity of mono-rhamnolipid and di-rhamnolipid and exploration of cost-effective antimicrobial agents for agricultural applications // *Microb Cell Fact.* 2022. V. 21. P. 221–237. <https://doi.org/10.1186/s12934-022-01950-x>
10. Geudens N., Martins J.C. Cyclic lipopeptides from *Pseudomonas* spp.-biological swiss army knives // *Frontiers in Microbiology.* 2018. V. 9. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01867>
11. Daura-Pich O., Hernández I., Pinyol-Escala L., Lara J.M., Martínez-Servat S., Fernández C., López-García B. No antibiotic and toxic metabolites produced by the biocontrol agent *Pseudomonas putida* strain B2017 // *Microbiology Letters.* 2020. V. 3. P. 367–386. <https://doi.org/10.1093/femsle/fnaa075>
12. Palazzini J.M., Alberione E., Torres A., Donat C., Köhl J., Chulze S. Biological control of *Fusarium graminearum sensu stricto*, causal agent of *Fusarium* Head Blight of wheat, using formulated antagonists under field conditions in Argentina // *Biological Control.* 2016. V. 94. P. 56–61. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.12.009>
13. Liang N., Charron J.B., Jabaji S. Comparative transcriptome analysis reveals the biocontrol mechanism of *Bacillus velezensis* E68 against *Fusarium graminearum* DAOMC 180378, the causal agent of *Fusarium* head blight // *PLoS ONE.* 2023. V. 18(1). Article ID: e0277983. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0277983>
14. Chen A-H., Tofazzal I., Zhong-H. M.A. An integrated pest management program for managing fusarium head blight disease in cereals // *Journal of integrative Agriculture.* 2022. V. 21(12). P. 3434–3444. <https://doi.org/j.jia.2022.08.053>
15. Kumari S., Khanna V., Sharma N. Characterization and biological evaluation of phenazine produced by antagonistic pseudomonads against *Fusarium oxysporum* f. sp. *ciceris* // *International Journal of Pest Management.* 2022. V. 3. P. 1–14. <https://doi.org/10.1080/09670874.2022.2084176>
16. Rathore R., Vakharia D.N., Rathore D.S. In vitro screening of different *Pseudomonas fluorescens* isolates to study lytic enzyme production and growth inhibition during antagonism of *Fusarium oxysporum* f. sp. *cummi*, wilt causing pathogen of cummin // *Egyptian Journal of Biological Pest Control.* 2020. V. 30. P. 57–83. <https://doi.org/10.1186/s41938-020-00259-4>
17. Huang R., Feng Z., Chi X., Sun X., Lu Y., Zhang B., Lu R., Luo W., Wang Y., Miao J., Ge Y. Pyrrolnitrin is more essential than phenazines for *Pseudomonas chlororaphis* G05 in its suppression of *Fusarium graminearum* // *Microbiological Research.* 2018. V. 215. P. 55–64. <https://doi.org/10.1014/j.micres.2018.06.008>
18. Соколов Г.Д., Глинушкин А.П. Антагонисты фитопатогенного гриба *Fusarium graminearum* // *Микология и фитопатология.* 2017. Т. 51. С. 191–201.
19. Гагкаева Т.Ю., Гарилова О.П., Николаев И.Н., Лаптев Т.Ю. Возможности биодegradации микотоксинов, образуемых грибами рода *Fusarium* // *Микология сегодня.* 2016. Т. 3. С. 202–238.
20. Singh P., Singh R.K., Zhou Y., Wang J., Jiang Y., Shen N., Wang Y., Lifang Yang L., Jiang M. Unlocking the strength of plant growth promoting *Pseudomonas* in improving crop productivity in normal and challenging environments: a review // *Journal of Plant Interactions.* 2022. V. 17. P. 220–238. <https://doi.org/10.1080/17429145.2022.2029963>
21. Feizollahi E., Roopesh M.S. Mechanisms of deoxynivalenol (DON) degradation during different treatments: a review // *Critical Reviews in Food Science and Nutrition.* 2021. V. 62. P. 5903–5924. <https://doi.org/10.1080/10408398.2021.1895056>
22. Pinto A.C.S.M., De Pierri C.R., Evangelista A.G., Gomes A.S.d.L.P.B., Luciano F.B. Deoxynivalenol: Toxicology, Degradation by Bacteria, and Phylogenetic Analysis // *Toxins.* 2022. V. 14. P. 90–114. <https://doi.org/10.3390/toxins14020090>
23. Tian Y., Zhang D., Cai P., Lin H., Ying H., Hu Q.-N., Wu A. Elimination of *Fusarium* mycotoxin deoxynivalenol (DON) via microbial and enzymatic strategies: current status and future perspectives // *Trends in foodscience & technology.* 2022. V. 124. P. 96–107. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2022.04.002>
24. 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. P. 3429. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-05683-7>
25. 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. <https://doi.org/10.3390/ijerph110101094>
26. 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. V. 54. P. 178–185. <https://doi.org/10.15389/agrobiol.2019.1.178rus>
27. Тринеева О.В. Методы и перспективы определения микотоксинов в лекарственном растительном сырье // *Разработка и регистрация лекарственных средств.* 2020. V. 9. P. 67–109. <https://doi.org/10.33380/2305-2066-2020-9-3-67-109>
28. Muthukumar A., Suthin Ray T., Prabhukarthikeyan S.R., Naveen Kumar R., Keerthana U. New and future developments

in microbial biotechnology and bioengineering. Chapter 6 – *Pseudomonas* and *Bacillus*: a biological tool for crop protection // Sustainable agriculture: advances in microbe – based biostimulants. 2022. P. 145–158. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-85577-8.00006-8>

29. Serafim B., Bernardino A.R., Freitas F., Torres C.A.V. Recent Developments in the Biological Activities, Bioproduction, and Applications of *Pseudomonas* spp. phenazines // *Molecules*. 2023. V. 28(3). P. 1368. <https://doi.org/10.3390/molecules28031368>

30. DeBritto S., Gajbar T.D., Satapute P., et al. Isolation and characterization of nutrient dependent pyocyanin from *Pseudomonas aeruginosa* and its dye and agrochemical properties // *Scientific Reports*. 2020. P. 15–32. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-58335-6>

REFERENCES

1. Khan M.K., Pandey A., Athar T., Choudhary S., Deval R., Gezgin S., Hamurcu M., Topal A., Atmaca E., Santos P.A., Makbule Rumeysa Omay M.R., Suslu H., Gulcan K., Inanc M., Akkaya M.S., Kahraman A., Thomas G. *Fusarium* head blight in wheat: contemporary status and molecular approaches. *Biotech*, 2020, vol. 10, pp. 160–172. <https://doi.org/10.1007/s13205-020-2158-x>

2.. *Fusarium* head blight, mycotoxins and strategies for their reduction. *Agronomy*, 2020, vol. 10(4), pp. 497–509. <https://doi.org/10.3390/agronomy10040509>

3. Miedaner T., Gwiazdowska D., Waśkiewicz A. Editorial: Management of *Fusarium* species and their mycotoxins in cereal food and feed. *Frontiers in Microbiology*, 2017, vol. 8, pp. 1543. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01543>

4. Zakharenko V.A. The use of pesticides in the agricultural sector of Russia in the context of the development of global markets for plant protection products. *Agrochemistry*, 2020, no. 3, pp. 43–48. (In Russian) <https://doi.org/10.31857/S000218812003014X>

5. Naz R., Khushhal S., Asif T., Mubeen S., Saranraj P., Sayyed R.Z., Uarrota V.G., eds. Inhibition of bacterial and fungal phytopathogens through volatile organic compounds produced by *Pseudomonas* sp. Secondary metabolites and volatiles of PGPR in plant-growth promotion. *Springer*, 2022, vol. 7, pp. 56–69. https://doi.org/10.1007/978-3-031-07559-9_6

6. Sidorova T.M., Allakhverdyan V.V., Asaturova A.M. Rol' bakterii roda *Pseudomonas* i ikh metabolitov v biokontrolle fitopatogennykh ugroz. *Agrokimiya* [Agrochemistry]. 2023, vol. 5, pp. 94–104. (In Russian) <https://doi.org/10.31857/S0002188123950071>

7. Zboralski A., Saadia H., Novinscak A., Filion M. Interplay between arabidopsis thaliana genotype, plant growth and rhizosphere colonization by phyto-beneficial phenazine-producing *Pseudomonas chlororaphis*. *Microorganisms*, 2022, vol. 10, pp. 66–81. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10030660>

8. Thacharodi A., Priyadharshini R., Karthikeyan G., Jeganathan C., Reghu A.P., Pugazhendhi A. Extraction, purification and characterization of phenazine from *Pseudomonas aeruginosa* isolate of wastewater sources: a panacea towards clinical pathogens. *Applied Nanoscience*, 2021, vol. 16. <https://doi.org/10.1007/s13204-021-01944-y>

9. Zhao F., Wang B., Yuan M., Ren S. Comparative study on antimicrobial activity of mono-rhamnolipid and di-rhamnolipid and exploration of cost-effective antimicrobial agents for agricultural applications. *Microb Cell Fact*, 2022, vol. 21, pp. 221–237. <https://doi.org/10.1186/s12934-022-01950-x>

10. Geudens N., Martins J.C. Cyclic lipopeptides from *Pseudomonas* spp.-biological swiss army knives. *Frontiers in Microbiology*, 2018, vol. 9. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01867>

11. Daura-Pich O., Hernández I., Pinyol-Escala L., Lara J.M., Martínez-Servat S., Fernández C., López-García B. No antibiotic

and toxic metabolites produced by the biocontrol agent *Pseudomonas putida* strain B2017. *Microbiology Letters*, 2020, vol. 3, pp. 367–386. <https://doi.org/10.1093/femsle/fnaa075>

12. Palazzini J.M., Alberione E., Torres A., Donat C., Köhl J., Chulze S. Biological control of *Fusarium graminearum sensu stricto*, causal agent of *Fusarium* Head Blight of wheat, using formulated antagonists under field conditions in Argentina. *Biological Control*, 2016, vol. 94, pp. 56–61. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.12.009>

13. Liang N., Charron J.B., Jabaji S. Comparative transcriptome analysis reveals the biocontrol mechanism of *Bacillus velezensis* E68 against *Fusarium gramin* DAOMC 180378, the causal agent of *Fusarium* head blight. *PLoS ONE*, 2023, vol. 18(1), article id: e0277983. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0277983>

14. Chen A-H., Tofazzal I., Zhong-H. M.A. An integrated pest management program for managing fusarium head blight disease in cereals. *Journal of integrative Agriculture*, 2022, vol. 21(12), pp. 3434–3444. <https://doi.org/j.jia.2022.08.053>

15. Kumari S., Khanna V., Sharma N. Characterization and biological evaluation of phenazine produced by antagonistic pseudomonads against *Fusarium oxysporum* f. sp. *ciceris*. *International Journal of Pest Management*, 2022, vol. 3, pp. 1–14. <https://doi.org/10.1080/09670874.2022.2084176>

16. Rathore R., Vakharia D.N., Rathore D.S. In vitro screening of different *Pseudomonas fluorescens* isolates to study lytic enzyme production and growth inhibition during antagonism of *Fusarium oxysporum* f. sp. *cummi*, wilt causing pathogen of cumin. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 2020, vol. 30, pp. 57–83. <https://doi.org/10.1186/s41938-020-00259-4>

17. Huang R., Feng Z., Chi X., Sun X., Lu Y., Zhang B., Lu R., Luo W., Wang Y., Miao J., Ge Y. Pyrrolnitrin is more essential than phenazines for *Pseudomonas chlororaphis* G05 in its suppression of *Fusarium graminearum*. *Microbiological Research*, 2018, vol. 215, pp. 55–64. <https://doi.org/10.1014/j.micres.2018.06.008>

18. Sokolov G.D., Glinushkin A.P. Antagonist fitopatogenogo griba *Fusarium graminearum*. *Mikologiya i fitopatologiya* [Mycology and phytopathology]. 2017, pp. 191–201. (In Russian)

19. Gagkayeva T.Y., Garilova O.P., Nikolayev I.N., Laptev T.Yu. Possibilities of biodegradation of mycotoxins produced by fungi of the genus *Fusarium*. *Mikologiya segodnya* [Mycology today]. 2016, 238 p. (In Russian)

20. Singh P., Singh R.K., Zhou Y., Wang J., Jiang Y., Shen N., Wang Y., Lifang Yang L., Jiang M. Unlocking the strength of plant growth promoting *Pseudomonas* improving crop productivity in normal and challenging environments: a review. *Journal of Plant Interactions*, 2022, vol. 17, pp. 220–238. <https://doi.org/10.1080/17429145.2022.2029963>

21. Feizollahi E., Roopesh M.S. Mechanisms of deoxynivalenol (DON) degradation during different treatments: a review. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 2021, vol. 62, pp. 5903–5924. <https://doi.org/10.1080/10408398.2021.1895056>

22. Pinto A.C.S.M., De Pierri C.R., Evangelista A.G., Gomes A.S.d.L.P.B., Luciano F.B. Deoxynivalenol: Toxicology, Degradation by Bacteria, and Phylogenetic Analysis. *Toxins*, 2022, vol. 14, pp. 90–114. <https://doi.org/10.3390/toxins14020090>

23. Tian Y., Zhang D., Cai P., Lin H., Ying H., Hu Q.-N., Wu A. Elimination of *Fusarium* mycotoxin deoxynivalenol (DON) via microbial and enzymatic strategies: current status and future perspectives. *Trends in foodscience & technology*, 2022, vol. 124, pp. 96–107. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2022.04.002>

24. 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, p. 3429. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-05683-7>

25. 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. <https://doi.org/10.3390/ijerph110101094>

26. 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, pp. 178–185. <https://doi.org/10.15389/agrobiol.2019.1.178rus>

27. Trineeva O.V. Methods and prospects for converting mycotoxins into medicinal plant sources. *Razrabotka i registratsiya lekarstvennykh sredstv* [Development and registration of medicines]. 2020, vol. 9, pp. 67–109. (In Russian) <https://doi.org/10.33380/2305-2066-2020-9-3-67-109>

28. Muthukumar A., Suthin Ray T., Prabhukarthikeyan S.R., Naveen Kumar R., Keerthana U. New and future developments

in microbial biotechnology and bioengineering. Chapter 6 – *Pseudomonas* and *Bacillus*: a biological tool for crop protection. *Sustainable agriculture: advances in microbe – based biostimulants*, 2022, pp. 145–158. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-85577-8.00006-8>

29. Serafim B., Bernardino A.R., Freitas F., Torres C.A.V. Recent Developments in the Biological Activities, Bioproduction, and Applications of *Pseudomonas* spp. phenazines. *Molecules*, 2023, vol. 28(3), p. 1368. <https://doi.org/10.3390/molecules28031368>

30. DeBritto S., Gajbar T.D., Satapute P. et al. Isolation and characterization of nutrient dependent pyocyanin from *Pseudomonas aeruginosa* and its dye and agrochemical properties. *Scientific Reports*, 2020, pp. 15–32. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-58335-6>

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Валерия В. Аллахвердян разработал научный дизайн, собрал, проанализировал и интерпретировал материал. Татьяна М. Сидорова разработала концепцию и написала статью. Азамат З. Темердашев проанализировал и интерпретировал материал. Анжела М. Асатурова разработала научный дизайн, корректировала рукопись до подачи в редакцию. Наталья С. Томашевич корректировала рукопись. Все авторы в равной степени несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Valeria V. Allahverdyan undertook scientific design, material collection, analysis and interpretation of material. Tatiana M. Sidorova undertook development and description of the material. Azamat Z. Temerdashev undertook analysis and interpretation of the material. Anzhela M. Asaturova undertook scientific design, corrected the manuscript for submission to the Editor. Natalia S. Tomashevich proofread the manuscript. All authors are equally responsible for plagiarism and self-plagiarism or other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Валерия В. Аллахвердян / Valeria V. Allahverdyan <http://orcid.org/0000-0002-8679-6139>
 Татьяна М. Сидорова / Tatiana M. Sidorova <http://orcid.org/0000-0003-4281-5278>
 Азамат З. Темердашев / Azamat Z. Temerdashev <http://orcid.org/0000-0002-8048-4740>
 Анжела М. Асатурова / Anzhela M. Asaturova <http://orcid.org/0000-0002-0060-1995>
 Наталья С. Томашевич / Natalia S. Tomashevich <https://orcid.org/0000-0002-7297-5929>