

УДК 631.46

РОЛЬ БАКТЕРИЙ РОДА *Pseudomonas* И ИХ МЕТАБОЛИТОВ В БИОКОНТРОЛЕ ФИТОПАТОГЕННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ¹

© 2023 г. Т. М. Сидорова^{1,*}, В. В. Аллахвердян¹, А. М. Асатурова¹¹Федеральный научный центр биологической защиты растений
350039 Краснодар, а/я 39, Россия

*E-mail: 0166505@mail.ru

Поступила в редакцию 25.11.2022 г.

После доработки 27.12.2022 г.

Принята к публикации 16.02.2023 г.

Обобщены и проанализированы современные знания о перспективности применения бактерий рода *Pseudomonas* в качестве продуцентов эффективных микробиологических препаратов для биоконтроля фитопатогенных организмов. Ризосферные псевдомонады являются потенциальными объектами агробиотехнологии 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 *Pseudomonas*, изолированные из ризосферы, обладают более широкой катаболической активностью, чем изолированные из основной массы почвы, особенно в отношении определенных сахаров, полиолов и аминокислот, которые можно найти в корневых экссудатах. Широкое метаболическое разнообразие позволяет бактериям получить повсеместное распространение, образуя защитные биопленки и колонизируя различные экологические ниши. При этом улучшаются водоудерживающая способность, плодородие и пористость почвы, а также условия минерального питания растений за счет повышения доступности N, P, K и Fe. В работе подробно описаны основные биологически активные метаболиты, продуцируемые псевдомонадами и их роль в подавлении фитопатогенов и фитостимуляции. В исследованиях использована материально-техническая база УНУ «Технологическая линия для получения микробиологических средств защиты растений нового поколения» (<https://ckp-rf.ru/catalog/usu/671367/>).

Ключевые слова: экологическая ниша, ризосфера, ризобактерии, бактерии рода *Pseudomonas*, биологически активные соединения, биоконтроль.

DOI: 10.31857/S0002188123050071, **EDN:** URYTYX

ВВЕДЕНИЕ

Использование полезных микробов для роста урожайности растений и для защиты от вредных организмов представляет собой многообещающий инструмент, который может ответить на вызовы современного сельского хозяйства. Хорошо продуманное внесение естественных микроорганизмов и органических добавок может заменить, по крайней мере, частично химические удобрения, инсектициды и фунгициды. Микробы, способствующие росту растений (PGPR), являются важными детерминантами плодородия почвы и здоровья растений, они обладают потенциалом

для повышения урожайности сельскохозяйственных культур и их питательных качеств [1, 2].

PGPR защищают от фитопатогенов с помощью множества механизмов, включая способность получать конкурентное преимущество в отношении питательных веществ и микроэлементов и производить один или несколько антибиотиков, эффективных против патогенов [3–5]. Ризосферные бактерии рода *Pseudomonas* являются потенциальными объектами агробиотехнологии, поскольку обладают целым рядом физиолого-биохимических особенностей, необходимых для биоконтроля фитопатогенов и фитостимуляции [6]. Отдельные штаммы псевдомонад способны активно колонизировать ризосферу растений различных систематических групп, продуцировать фитогормоны (ауксины и цитокинины), антибиотически активные соединения

¹ Исследование выполнено при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ в рамках государственного задания в сфере научной деятельности FGRN-2022-0005.

различной природы (феназины, флороглюцины, пиолотеорин, пирролнитрин, бактериоцины), индуцировать иммунный ответ растений и защищать растения от стрессовых факторов. Псевдомонады имеют короткое время генерации, высокую скорость роста по сравнению с другими ризосферными бактериями и легко культивируются в лабораторных условиях. Цель работы – обобщить современные знания о перспективах использования бактерий рода *Pseudomonas* в качестве продуцентов эффективных биопрепаратов для защиты растений от болезней и экологических стрессов.

БАКТЕРИИ *PSEUDOMONAS* КАК ПРОДУЦЕНТЫ ЭФФЕКТИВНЫХ БИОПРЕПАРАТОВ

На основе бактерий рода *Pseudomonas* разрабатывают биопрепараты, обладающие высокой биологической эффективностью (65–88%) против целого ряда заболеваний растений, включая мучнистую росу, фитофтороз, паршу, ризоктониоз, гельминтоспориоз, фузариозы, слизистый и сосудистый бактериоз и т.п. [6]. Применение биопрепаратов на основе природных бактерий-антагонистов не вызывает нарушений в экосистеме, а их действие на почвенные фитопатогены является специфичным и пролонгированным за счет способности штаммов PGPR колонизовать корни растений.

Многие штаммы *Pseudomonas* выделены из окружающей среды, связанной с растениями, и описаны как ризобактерии, способствующие росту растений и минимизирующие воздействие фитопатогенов. Чтобы проявить свои полезные свойства для растений, бактерии должны быть конкурентоспособными и способными колонизировать поверхность тканей растений. Формирование биопленки полезными, связанными с растениями *Pseudomonas* играет важную роль как для растений, так и для бактерий. Биопленки, производимые ризосферными бактериями, усиливают агрегацию почвы, что улучшает водоудерживающую способность, плодородие и пористость почвы.

По способности штаммов к подавлению роста растительных патогенов отобраны штаммы-антагонисты, которые относятся к видам *P. chlororaphis*, *P. fluorescens*, *P. putida*, *P. brassicacearum*, *P. protegens* и *P. lurida* [6, 7]. В культуральной жидкости отдельных изолятов обнаружены антигрибные антибиотики феназинового ряда в различных сочетаниях. Помимо продукции антибиотиков штаммы *P. chlororaphis* (P4-1, Or3-3, Kr31, IG1) и

P. putida O9-10 выделяют цианид водорода. Штамм *P. chlororaphis* PA23 способен подавлять гниль стеблей канолы, вызываемую грибным патогеном *Sclerotinia sclerotiorum*, как в тепличных, так и в полевых исследованиях. Биоконтроль ризобактерий *P. chlororaphis* PCL1606 обладает способностью защищать растения авокадо от белой корневой гнили, вызываемой фитопатогенным грибом *Rosellinia necatrix*. Ряд соединений, включая пирролнитрин, феназин, цианистый водород (HCN), протеазы, липазы и сидерофоры, вносят вклад в способность бактерии *P. fluorescens* BVc6R8 подавлять *Streptomyces ambofaciens* ATCC23877 [8–10]. Продуцирующие феназин псевдомонады, представляющие 4 основных вида (*P. aridus*, *P. cerealis*, *P. orientalis* и *P. synxantha*), подавляют возбудитель корневой гнили пшеницы *Rhizoctonia* при применении для обработки семян [11]. Бактерии *P. fluorescens*, *P. parafulva* и *B. velezensis* рассматриваются как потенциальные биоагенты для борьбы с заболеванием мягкой гнилью, вызываемым *D. zeae* [12]. Фильтрат культуры штамма *P. fluorescens* WH6, выделенный из ризосферы пшеницы, задерживает прорастание ряда видов сорных трав, в том числе мятлика однолетнего (*Poa annua* L.), подавляет рост бактериального патогена растений *Erwinia amylovora*, возбудителя гниения садовых культур [13–15]. Штамм *P. brassicacearum* 3Re2-7 выбран как успешный для биоконтроля почвенных патогенов, таких как *R. solani*, на салате и сахарной свекле [16].

ПОЛОЖИТЕЛЬНОЕ ВЛИЯНИЕ НА РАСТЕНИЯ

Большинство растений в природе находится в ассоциативном взаимодействии с полезной ризо- и филлосферной микрофлорой. Почва ризосферы растений является нишей для сложных микробных сообществ, в которых микроорганизмы часто участвуют во внутривидовых, а также межвидовых и межцарских сигнальных сетях. Некоторые члены этих сетей могут улучшить здоровье растений благодаря важному разнообразию биоактивных вторичных метаболитов. По сравнению с филлосферой, изменения окружающей среды, происходящие в ризосфере, слабые и буферные. Тем не менее, ризосфера не считается однородной и стабильной средой, поскольку условия могут резко меняться [17]. Ризодепозиты, выделяемые растениями, особенно корневые экссудаты, предлагают микробиому ризосферы разнообразные субстраты для развития, такие как органические кислоты, углеводы, жирные кислоты, аминокислоты и белки [18]. Механизмы положитель-

ного эффекта бактерий на растения можно условно разделить на 2 типа: 1 – прямая (непосредственная) стимуляция роста растений за счет синтеза фитогормонов и улучшения минерального питания растений; 2 – опосредованная стимуляция роста растений за счет вытеснения и подавления развития почвенных фитопатогенных грибов и бактерий, угнетающих рост растений [19, 20].

Бактерии рода *Pseudomonas* известны своим большим метаболическим разнообразием, что позволяет им колонизировать широкий спектр экологических ниш, включая ризосферу. Существует сложная модуляция вторичного метаболизма бактерий в соответствии с комбинацией генотипов растений и штаммов бактерий [21, 22]. Контроль патогенов и стимулирование роста растений тесно связан со способностью бактерий *Pseudomonas* конкурентно колонизировать ризосферу и сохраняться в ней, что определяется как ризокомпетентность [18]. Бактерии рода *Pseudomonas* составляют значительную долю микробного сообщества эндофитов, которые имеют преимущество перед бактериями, населяющими ризосферу и филлоплану, т.к. находятся в непосредственном “контакте” с клетками растения [23, 24].

Микроорганизмы взаимодействуют с растениями, способствуя их росту, что стимулирует микробное сообщество образованием экссудатов. Органический углерод, выделяемый корнями растений, стимулирует рост микробных сообществ в ризосфере, которые, в свою очередь, производят клейкие внеклеточные полимерные вещества, состоящие в основном из полисахаридов, белков и ДНК, способствуют агрегации почвы и увеличивают прилипание почвы к корням. Производство полисахаридов в ризосфере растений защищает окружающую среду от высыхания и изменений водного потенциала, увеличивая поглощение питательных веществ растениями и способствуя их росту, защищает саженцы от стресса засухи и стимулирует корневые экссудаты. Улучшение агрегации и структуры почвы улучшает рост проростков, поскольку способствует эффективному поглощению питательных веществ и воды. Присутствие бактерий, образующих биопленку, или инокуляция штаммами бактерий, продуцирующими внеклеточные полимерные вещества, на эродированных землях может в значительной степени помочь в поддержании архитектуры почвы и сделать эти земли плодородными для сельского хозяйства [25, 26]. Эти бактерии также оптимизируют условия минерального питания растений, т.к. инокуляция растений полезными микробами может увеличить доступность пита-

тельных веществ, таких как N, P, K и Fe. Их используют в качестве основы биологических средств регуляции роста и защиты растений, рассматривают как перспективные агенты биоконтроля [27, 28].

Значительное повышение уровня фенилаланинаммиаклиазы, пероксидазы, β -1,3-глюканазы и хитиназы, накопление в листьях лигнина зарегистрировано у растений, обработанных *P. fluorescens* UBSPF-10. Показан результат противогрибковой активности производных феназина, который вырабатывается флуоресцентными псевдомонадами для борьбы с поражением оболочек риса. *Pseudomonas* sp. CMR12a способен вызывать системную резистентность к *Magnaporthe oryzae* на рисе и к патогену *Rhizoctonia solani* AG2-2 на фасоли [29, 30]. Ростстимулирующие свойства выявлены у лабораторных фунгицидных биопрепаратов на основе *P. chlororaphis* 245 F [31]. *P. simiae* PICF7 (ранее *P. fluorescens* PICF7) – естественный обитатель ризосферы оливок, способный эндофитически колонизировать ткани корня, является наиболее охарактеризованным эффективным агентом биоконтроля против *V. dahliae* VWO [32, 33]. Штамм *P. putida* 1A00316 может вызывать системную устойчивость томатов за счет увеличения активности 3-х защитных ферментов: фенилаланинаммиаклиазы, полифенолоксидазы и пероксидазы в растениях [34]. Бактерия *P. aurantiaca* SR1 является стимулятором роста растений люцерны, пшеницы, сои, кукурузы, рожкового дерева, сахарного тростника, а также показывает противогрибную активность против нескольких патогенных штаммов, в том числе *Fusarium*, *Pythium*, *Rhizoctonia* и *Sclerotium* spp. [35]. Активацию корневого иммунитета полезными микробами наблюдали во многих ассоциациях корень–микроб. *Pseudomonas simiae* WCS417 и *Pseudomonas capeferrum* WCS358, запускают иммунные ответы в корнях *Arabidopsis* и клетках табака [36].

РОЛЬ БИОПЛЕНКИ ДЛЯ БИОКОНТРОЛИРУЮЩИХ СВОЙСТВ БАКТЕРИЙ *Pseudomonas*

Биопленки – это ассоциированные с поверхностью сообщества микроорганизмов, заключенные в полимерную матрицу собственного производства. Фиксированный образ жизни дает бактериям множество защитных преимуществ, позволяя бактериям оставаться в благоприятной экологической нише или в среде хозяина. По сравнению со свободно плавающими бактериями биопленки лучше приспособлены к тому, чтобы противостоя-

ять лишению питательных веществ, изменениям рН, кислородным радикалам, биоцидам и антимикробным агентам. Адаптация к сидячему образу жизни совпадает с изменением экспрессии поверхностных молекул, использования питательных веществ и факторов вирулентности, а также устойчивости к иммунной системе и противомикробным агентам [37].

Способность образовывать биопленку является преимуществом для микроорганизмов, позволяющих им быть конкурентоспособными в ризосфере. Формирование биопленок – это динамичный процесс, который зависит от множества биотических и абиотических факторов, таких как доступность питательных веществ, секреция внеклеточного материала и социальная конкуренция. Сравнение биопленок и условий планктона показало, что бактериальный образ жизни является ключевым фактором, влияющим на метаболитом *Pseudomonas*.

Образование биопленок может иметь отношение к образу жизни *P. chlororaphis* PcPCL1606, что может определяться некоторыми предполагаемыми компонентами внеклеточного матрикса в архитектуре биопленки и биоуправляемой активностью этой бактерии [38]. Состав внеклеточного матрикса может варьировать между штаммами и является сложным, включая липополисахариды, гликолипиды, липиды, белки или пептиды, нуклеиновые кислоты и некоторые вторичные метаболиты. Распространение клеток может происходить в ответ на различные условия окружающей среды, что позволяет бактериям из колонизированных корней растений перемещаться в потоке поровых вод и посредством хемотаксиса к другим местам колонизации. Регуляторные системы, которые управляют образованием биопленок, таким образом, играют важную роль во взаимодействии бактерий с их растениями-хозяевами.

Антимикробные феназины способствуют образованию биопленок у *P. chlororaphis* 30-84. Экзополимерные вещества биопленок защищают бактериальные клетки от физических и механических нагрузок (например, высыхания, антибиотиков, иммунной системы хозяина), играя важную роль в их выживании и устойчивости в естественных средах [39, 40].

РОЛЬ БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ МЕТАБОЛИТОВ В БИОКОНТРОЛЕ ФИТОПАТОГЕНОВ

Виды *Pseudomonas* являются наиболее универсальными из всех известных бактерий с точки зрения метаболической гибкости [41–43]. У бак-

терий рода *Pseudomonas* обнаружено более 300 различных антимикробных соединений, более 100 из которых – антибиотики ароматического строения. Популяции флуоресцентных *Pseudomonas* spp., достигнув определенного порога, обладают способностью продуцировать несколько антибиотиков, а также другие вторичные метаболиты, которые могут воздействовать на широкий спектр патогенов растений и обеспечивать возможность биологического контроля. Способность бактерий *P. putida* продуцировать биологически активные метаболиты изучена с использованием современных методик [44].

Феназины представляют собой окислительно-восстановительные азотсодержащие гетероциклические молекулы, способные подавлять многие патогены растений. Антимикробная активность и признаки вирулентности, связанные с производством феназина, обусловлены их способностью генерировать активные формы кислорода. Феназины также вносят значительный вклад в образ жизни продуцирующих бактерий, например, способствуя образованию и росту биопленок в бескислородных условиях. Основные феназины, продуцируемые *Pseudomonas* spp., представляют собой феназин-1-карбоновую кислоту, 2-гидроксифеназин-1-карбоновую кислоту, 2-гидроксифеназин феназин-1-карбоксамид. Продукция феназина напрямую участвует в конкурентной колонизации ризосферы [45, 46].

Показано, что феназины проявляют антибиотическую активность широкого спектра действия по отношению ко многим грибным, бактериальным и оомицетным патогенам растений, включая *G. graminis* var. *tritici*, *R. solani*, *F. oxysporum* f. sp. *radicis – lycopersici*, *S. scabies*, *Pythium* spp. и *P. infestans* [47–50]. Продукция феназина важна для компетентности продуцентов ризосферы, способствует образованию биопленок посредством продукции внеклеточного матрикса [51] и может повлиять на доступность металлов или других питательных веществ. Псевдомонады, имеющие гены, необходимые для производства феназина, преобладают в ризосферах пшеницы, выращиваемой в условиях засушливых земель [52].

Интенсивность пигментации колоний штаммов *P. chlororaphis* при выращивании на богатой среде способствует простоте их выделения и обнаружения во время исследований. Эта пигментация происходит из-за продукции трехкольцевых азотсодержащих феназинов, которые обладают антимикробными свойствами и влияют на передачу сигналов в клетке [53].

Циклические липопептиды представляют собой очень разнообразные поверхностно-активные вещества с антимикробной активностью.

Они содержат циклический олигопептид (8–25 аминокислот) и линейную жирную кислоту [54]. На сегодняшний день идентифицировано около 100 циклических липопептидов, что стало возможным благодаря полногеномному секвенированию многих штаммов *Pseudomonas* в сочетании с разработкой мощных инструментов биоинформационного анализа [55, 56]. Циклические липопептиды продуцируются нерибосомными пептидными синтетазами, а их антимикробная активность проявляется в нарушении мембран и образовании пор клеточных стенок фитопатогенных микроорганизмов, что обусловлено их амфифильной природой. Подобно феназинам, роль циклических липопептидов выходит за рамки ингибирования микробов: они могут по-разному влиять на формирование и распространение биопленок в зависимости от продуцируемого липопептида [57].

Рамнолипиды в основном производятся *P. aeruginosa*, состоят из β -гидроксигирных кислот, связанных с остатками рамнозы. Рамнолипиды обладают антибактериальными, противогрибными и противовирусными свойствами. Они важны для подвижности, межклеточных взаимодействий, клеточной дифференциации и образования водных каналов [58].

Поликетиды представляют собой структурно и функционально разнообразный класс вторичных метаболитов, продуцируемых бактериями и грибами, с антимикробными, терапевтическими и фитотоксическими свойствами. Биосинтез поликетидов аналогичен биосинтезу жирных кислот и опосредуется поликетидсинтазами. Полезные для растений *Pseudomonas* продуцируют 2,4-диацетилфлороглюцин, мупироцин и пиолуторин. 2,4-диацетилфлороглюцин играет важную роль в защите пшеницы от *G. graminis* var. *tritici* [59].

Бактериоцины – это антибактериальные пептиды и белки, которые включают широкий спектр структурно и функционально разнообразных соединений [58]. *Pseudomonas* spp. синтезируют лектин-подобные бактериоцины, микроцины и пиоцины, влияющие на выживаемость клеток фитопатогенных бактерий посредством различных способов действия, таких как нуклеазная активность против ДНК, тРНК и рРНК, дезорганизация клеточной стенки или деполяризация мембраны за счет образования пор.

Трополоны – небензоидные семичленные ароматические соединения, содержащие карбонильную группу [50, 60]. Бактериальные тропоны, такие как трополон, троподитиетиновая кислота или розообактициды, играют решающую роль в различных симбиотических взаимодействиях как факторы вирулентности, антибиоти-

ки, альгициды или сигналы кворума. В первую очередь они были описаны у грибов и растений, но также и у некоторых штаммов *Pseudomonas*, особенно из-за их интересной антибиотической и хелатирующей железом активной активности. Механизм, лежащий в основе противогрибной активности трополона, также может быть прямым ингибированием эукариотических биядерных металлоферментов, содержащих двухвалентные ионы, такие как Cu^{2+} , Mg^{2+} и Zn^{2+} . Открытие обитающего в почве штамма *Pseudomonas*, производящего трополон, показывает, что биосинтез этого соединения может быть важным признаком выживания бактерий в почве и ризосфере.

Противогрибный метаболит пирролнитрин, биосинтезируемый в *P. chlororaphis* G05, играет существенную роль в подавлении роста *F. graminearum* [61]. Бактерии *Pseudomonas* sp. JJTBVK продуцируют метаболит голубовато-зеленого цвета, показывающий антибактериальную активность [62]. Бактерии *P. fluorescens* ВВс6R8 продуцируют сидерофоры энантиопиохелин и пиовердин, а также биосурфактант вискозин [63]. *P. fluorescens* NAIMCC-B-00361 продуцирует набор антибиотиков, включая такие соединения, как 2,4-диацетилфлороглюцинол, феназин, пирролнитрин пиолутеорин, а также антибиотики-биосурфактанты [64]. *P. resinovorans* WMT16-1-1, *P. putida* WMC16-1-1, WMC16-2-5, *P. fluorescens* WMC16-1-8 значительно ингибируют рост мицелия *F. oxysporum* f. sp. *niveum*.

Летучие органические соединения, производимые микробами, защищают растения за счет диффузии газов [65]. Это молекулы с низким молекулярным весом, которые обычно содержат менее 12 атомов углерода и могут быть связаны с другими элементами, такими как азот, сера, бром, кислород, фтор и хлор. Цианистый водород (HCN) – очень простое летучее соединение, образованное из глицина, является еще одной частью токсичного арсенала группы *P. chlororaphis*. Нематоцидная активность изолята *P. chlororaphis* PA23 коррелирует как с пирролнитрином, так и с HCN. Изолят *P. putida* также убивает нематод с помощью нескольких механизмов, включающих летучие вещества [66]. Кроме того, Flury с соавт. [67] показали, что изолят *P. chlororaphis* PCL 1391 продуцирует HCN. Продукция HCN изолятом *P. chlororaphis* Об вызывает гибель клеток как у нематод [68], так и у нимф тлей [69]. Сообщается об успешной борьбе с нематодами, поражающими корни, с помощью *P. chlororaphis* Sm3 на клубнике, выращиваемой в теплицах [70].

Выявлено, что летучие органические соединения играют важную роль в различных процессах, посредством которых происходит развитие растений, индукция системной устойчивости и пере-

Таблица 1. Российские биопрепараты для растениеводства на основе псевдомонад [76]

Название	Действующее начало	Назначение	Действие	Обрабатываемая культура
Ризоплан	<i>P. fluorescens</i> AP-33	Биофунгицид	Подавляет развитие возбудителей гельминтоспориозной и фузариозной корневой гнили, различных видов пятнистости, бурой ржавчины, септориоза, мучнистой росы, церкоспороза, пероноспороза, ризоктониоза, плесневения семян, фитофтороза, черной ножки, парши и монилиоиза	Зерновые, овощные, плодово-ягодные
Псевдобактерин-2	<i>P. aureofaciens</i> BS 1393	Биопестициды	Подавляет развитие возбудителей корневых гнилей различной этиологии, бурой ржавчины, бурой пятнистости, септориоза, мучнистой росы, церкоспороза, ризоктониоза, фитофтороза	Зерновые, овощные (в том числе культуры защищенного грунта)
Псевдобактерин-3	<i>P. aureofaciens</i> ВКМ В-2391Д			
Агат-25К	Метаболиты штамма <i>P. aureofaciens</i> Н16 (ИУК, аланин и глутаминовая кислота)	Регулятор роста растений	Усиливает рост, устойчивость к болезням и неблагоприятным факторам среды, а также повышает урожайность	Овощные, зерновые, бобовые, ягодные, цветочно-декоративные, хвойные
Биорам	Смесь 3-х штаммов <i>P. fluorescens</i> 7Г, 7Г2К, 17-2	Биопестицид	Подавляет развитие возбудителей гельминтоспориозных и фузариозных корневых гнилей, ризоктониоза, сосудистого и слизистого бактериозов	Зерновые, овощные
Елена	<i>P. aureofaciens</i> ИБ 51	Биопестицид	Подавляет развитие возбудителей фузариозной и гельминтоспориозной корневой гнили, плесневения семян	Зерновые
Гаупсин	Смесь двух штаммов <i>P. chlororaphis</i> subsp. <i>aureofaciens</i>	Биопестицид, биоинсектицид	Обладает антигрибной, энтомопатогенной активностью и оказывает положительное влияние на урожайность и качество растениеводческой продукции	Овощные, зерновые, плодово-ягодные, цветочно-декоративные

дача химических сигналов в растениях [71, 72]. Синтез летучих органических соединений, наблюдаемый у изолятов *P. fluorescens* [73], предполагает, что это является общей чертой среди псевдомонад, ассоциированных с растениями.

Сидерофоры – это небольшие органические молекулы, вырабатываемые микроорганизмами в условиях ограничения содержания железа, увеличивают способность усваивать железо. *P. fluorescens* секретирует гидроксамат сидерофор, феррибактин. Большинство гидроксаматных групп состоит из С (= О) N-(ОН) R, где R представляет собой либо аминокислоту, либо ее производное. Хотя железо является микронутриентом, оно не-

обходимо для биосинтеза хлорофилла, окислительно-восстановительных реакций и некоторых важных физиологических процессов в растениях [74]. Различные виды *Pseudomonas* могут усиливать рост растений, продуцируя пиовердин. Пиовердины могут изолировать железо из ризосферы и сделать его недоступным для питания ризосферных грибов, продуцирующих менее сильные сидерофоры. Различные типы сидерофоров способствуют росту нескольких видов растений и увеличивают их урожай за счет увеличения поглощения Fe растениями. Сидерофоры действуют как потенциальный агент биоконтроля против вредных фитопатогенов и обладают способностью заменять опасные пестициды.

Таблица 2. Коммерческие биопрепараты иностранного производства на основе псевдомонад для защиты растений от болезней [76]

Название биопрепарата	Действующее начало	Объект воздействия	Производитель
Conquer, Victum	<i>P. fluorescens</i>	<i>P. tolaasii</i>	Mauri Foods, Австралия
Dagger G	<i>P. fluorescens</i>	<i>Rhizoctonia</i> spp., <i>Pythium</i> spp.	Ecogen, США
BlightBan A506	<i>P. fluorescens</i> A506	<i>Erwinia amylovora</i>	Nufarm Americas Inc., США
BioCoat	<i>P. fluorescens</i> WCS374r	<i>F. oxysporum</i>	S&G seeds, BV, Нидерланды
Proradix	<i>Pseudomonas</i> sp. DSMZ 13134	<i>Rhynchosporium secalis</i> <i>Gaeumannomyces graminis</i>	Sourcon Padena, GmbH & Co. KG, Германия
Серия Bio-Save	<i>P. syringae</i> ECS-100	<i>Botrytis cinerea</i> , <i>Geotrichum candidum</i>	Eco Science Corp, США
Cedomon, Cerall	<i>P. chlororaphis</i> MA 342	<i>Fusarium</i> spp., <i>Pyrenophora teres</i> , <i>P. graminea</i> , <i>Tilletia caries</i> , <i>Septoria nodorum</i>	BioAgri AB, Швеция
AtEze	<i>P. chlororaphis</i> 63-28	<i>Pythium</i> spp., <i>Rhizoctonia solani</i> , <i>F. oxysporum</i>	Turf Science Laboratories, США
Spot-Less	<i>P. aureofaciens</i> Tx-1	<i>Sclerotinia homeocarpa</i> , <i>Colletotrichum graminicola</i> , <i>Pythium aphanidermatum</i> , <i>Microdochium nivale</i>	Turf Science Laboratories, США

Плотно связываясь с железом и снижая его биодоступность для патогенов растений, они способствуют их уничтожению. Пиовердиновые сидерофоры, продуцируемые *Pseudomonas*, участвуют в борьбе с болезнями увядания картофеля, вызываемыми *F. oxysporum*. Пиовердин также активен против *Gaeumannomyces graminis* [74].

Литические ферменты участвуют в деградации клеточных стенок фитопатогенных микроорганизмов, что является одним из наиболее известных механизмов биологического контроля грибных патогенов путем воздействия на их клеточную стенку, вызывая лизис и гибель клеток [4, 75]. Среди наиболее изученных литических ферментов, продуцируемых агентами биологической борьбы, являются хитиназы, целлюлазы, протеазы и β -1,3-глюканазы, которые модифицируют, перфорируют и разрушают структуру клеточной стенки [75]. Известно о роли внеклеточной хитиназы, выделенной из *P. aeruginosa*, в биологическом контроле над *Xanthomonas campestris*, вызывающей болезнь черной гнили. Штаммы *Pseudomonas*, выделенные из ризосферы нута, продуцируют хитиназы и целлюлазы с антагонистической активностью против *R. solani* и *Pythium aphanidermatum* [4].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Биологическая защита растений от вредных организмов набирает все большие обороты в связи с тем, что при условиях повышения антропогенной нагрузки на окружающую среду необхо-

димо обеспечить безопасность продуктов питания. Представители бактерий рода *Pseudomonas*, благодаря их повсеместному распространению, широкому метаболическому разнообразию, наличию необходимых для биоконтроля фитопатогенов и фитостимуляции физиолого-биохимических особенностей, являются перспективными объектами для разработки эффективных биопрепаратов. Определенные штаммы псевдомонад способны активно колонизировать ризосферу растений различных систематических групп, продуцировать фитогормоны, антибиотически активные соединения различной природы (феназины, флороглюцины, пиолютерин, пирролнитрин, бактериоцины), индуцировать иммунный ответ растений и защищать растения от стрессовых факторов. Бактерии рода *Pseudomonas* составляют значительную долю микробного сообщества эндофитов. Псевдомонады имеют короткое время генерации, высокую скорость роста по сравнению с другими ризосферными бактериями, легко культивируются в лабораторных условиях [7–10]. Во всем мире активно выделяют все новые штаммы бактерий рода *Pseudomonas*, исследуют их физиолого-биохимические свойства, которые необходимы для продуцента эффективных биопестицидов. Нам показалось логичным привести здесь примеры наиболее известных отечественных и зарубежных биопрепаратов для растениеводства на основе псевдомонад и их метаболитов (табл. 1, 2) [76].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Hu J., Wei Z., Weidmer S., Friman V.-P., Xu Y.-C., Shen Q.-R., Jousset A. Probiotic *Pseudomonas* communities enhance plant growth and nutrient assimilation via diversity-mediated ecosystem functioning // *Soil Biol. Biochem.* 2017. V. 113. P. 122–129. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.05.029>
2. Bevivino A. Field microbial application to foster food quality and safety // SIMBA Project. 2020. Available online. <http://simbaproject.eu/field-microbial-application-to-foster-food-quality-and-safety/> (accessed on 5 June 2020)
3. Awolope O.K., O'Driscoll N.H., Di Salvo A., Lamb A.J. De novo genome assembly and analysis unveil biosynthetic and metabolic potentials of *Pseudomonas fragi* A13BB // *BMC Genomic Data.* 2021. V. 22. P. 15 <https://doi.org/10.1186/s12863-021-00969-0>
4. Luzmaria R. Morales-Cedeno Ma, del Carmen Orozco-Mosqueda Pedro D., Loeza-Lara Fannie I., Parra-Cota Sergio de los Santos-Villalobos, Gustavo Santoyo Sharma. Plant growth-promoting agents of pre- and post-harvest diseases: fundamentals, methods of application and future perspectives // *Microbiol. Res.* 2021. V. 242. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126612>
5. Gouda S., Kerry R.G., Das G., Paramithiotis S., Shin H.-S., Patra J.K. Revitalization of plant growth promoting rhizobacteria for sustainable development in agriculture // *Microbiol. Res.* 2018. V. 206. P. 131–140. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2017.08.016>
6. Анохина Т.О., Сиунова Т.В., Сизова О.И., Захарченко Н.С., Кочетков В.В. Ризосферные бактерии рода *Pseudomonas* в современных агробиотехнологиях // *Агрохимия.* 2018. V. 10. P. 54–66. <https://doi.org/10.1134/S0002188118100034>
7. Mikiciński A., Sobiczewski P., Puławska J., Malusa E. Antagonistic potential of *Pseudomonas graminis* 49M against *Erwinia amylovora*, the causal agent of fire blight // *Arch. Microbiol.* 2016. V. 198. № 6. P. 531–539.
8. Nandi M., Selin C., Brawerman G., Fernando W.G.D., de Kievit T.R. The global regulator ANR is essential for *Pseudomonas chlororaphis* strain PA23 biocontrol // *Microbiology.* 2016. V. 162. P. 12. <https://doi.org/10.1099/mic.0.000391>
9. Polonio A., Vida C., de Vicente A., Cazorla F.M. Impact of motility and chemotaxis features of the rhizobacterium *Pseudomonas chlororaphis* PCL1606 on its biocontrol of avocado white root rot // *Microbiol.* 2017. V. 20. P. 95–104. <https://doi.org/10.2436/20.1501.01.289>
10. Arrebola E., Tienda S., Vida C., de Vicente A., Cazorla F.M. Fitness features involved in the biocontrol interaction of *Pseudomonas chlororaphis* with host plants: the case study of PcPCL1606 // *Front. Microbiol.* 2019. V. 10. P. 719. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00719>
11. Jaaffar A.K.M., Parejko J.A., Timothy C., Paulitz T.C., Welle D.M., Thomashow L.S. Sensitivity of *Rhizoctonia* isolates to phenazine-1-carboxylic acid and biological control by phenazine-producing *Pseudomonas* spp. // *Phytopathology.* 2017. V. 107. P. 692–703. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-07-16-0257-R>
12. Li J., Hu M., Xue Y., Chen X., Lu G., Zhang L., Zhou J. Screening, identification and efficacy evaluation of antagonistic bacteria for biocontrol of soft rot disease caused by *Dickeya zae* // *Microorganisms.* 2020. V. 8. № 5. P. 697. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8050697>
13. Okrent R.A., Trippe K.M., Maselko M., Maning V. Functional analysis of a biosynthetic cluster essential for production of 4-formylaminoxyvinylglycine, a germination-arrest factor from *Pseudomonas fluorescens* WH6 // *Microbiology.* 2017. V. 163. P. 207–217. <https://doi.org/10.1099/mic.0.000418>
14. Duke K.A., Becker M.G., Girard I.J., Millar J.L., Fernando W.D., Belmonte M.F., de Kievit T.R. The biocontrol agent *Pseudomonas chlororaphis* PA23 primes *Brassica napus* defenses through distinct gene networks // *BMC Genomics.* 2017. V. 18. № 1. P. 467. <https://doi.org/10.1186/s12864-017-3848-6>
15. Garrido-Sanz D., Arrebola E., Martínez-Granero F., García-Méndez S., Muriel C., Blanco-Romero E. Classification of isolates from the *Pseudomonas fluorescens* complex into phylogenomic groups based in group-specific markers // *Front. Microbiol.* 2017. V. 8. P. 413. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00413>
16. Nelkner J., Tejerizo G.T., Hassa J., Lin T.W., Witte J., Verwaaijen B., Winkler A., Bunk B., Spröer C., Overmann J., Grosch R., Pühler A. and Schlüter A. Genetic potential of the biocontrol agent *Pseudomonas brassicaevarum* (formerly *P. trivialis*) 3Re 2-7 unraveled by genome sequencing and mining, comparative genomics and transcriptomics // *Genes.* 2019. V. 10. P. 601. <https://doi.org/10.3390/genes10080601>
17. Dong C.J., Wang L.L., Li Q., Shang Q.M. Bacterial communities in the rhizosphere, phyllosphere and endosphere of tomato plants // *PLoS ONE.* 2019. V. 14. e0223847. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223847>
18. Zboralski A., Filion M. Genetic factors involved in rhizosphere colonization by phyto-beneficial *Pseudomonas* spp. // *Computat. Structur. Biotechnol. J.* 2020. V. 18. P. 3539–3554. <https://doi.org/10.1016/j.csbj.2020.11.025>
19. Сиунова Т.В., Анохина Т.О., Сизова О.И., Соколов О.И., Кочетков В.В., Боронин А.М., Патил С.Г., Чоудхари А.В. Штаммы PGPR *Pseudomonas*, перспективные для создания биопрепаратов для защиты и стимуляции роста растений // *Биотехнология.* 2017. V. 33. № 2. P. 56–67. <https://doi.org/10.1016/0234-2758-2017-33-2-56-67>
20. Vives-Peris V., de Ollas C., Gómez-Cadenas A., Pérez-Clemente R.M. Root exudates: from plant to rhizosphere and beyond // *Plant Cell Rep.* 2020. V. 39 (1). P. 3–17. <https://doi.org/10.1007/s00299-019-02447-5>
21. Valente J., Gerin F., le Gouis J., Moënné-Loccoz Y., Prigent-Combaret C. Ancient wheat varieties have a higher ability to interact with plant growth-promoting rhizobacteria // *Plant Cell Environ.* 2020. V. 43. P. 246–260. <https://doi.org/10.1111/pce.13652>
22. Rieusset L., Rey M., Gerin F., Wisniewski-Dyé F., Prigent-Combaret C., Comte G. A Cross-metabolomic approach shows that wheat interferes with fluorescent

- Pseudomonas* physiology through Its root metabolites // Metabolites. 2021. V. 11. № 2. P. 84.
<https://doi.org/10.3390/metabo11020084>
23. Santoyo G., Moreno-Hagelsieb G., Orozco-Mosqueda M. del C., Glick B.R. Plant growth – promoting bacterial endophytes // Microbiol. Res. 2016. V. 183. P. 92–99.
<https://doi.org/10.1016/j.micres.2015.11.008>
24. Andreote F.D., Pereira E., Silva M.C. Microbial communities associated with plants: learning from nature to apply it in agriculture // Curr. Opin. Microbiol. 2017. V. 37. P. 29–34.
<https://doi.org/10.1016/j.mib.2017.03.011>
25. Costa O., Raaijmakers J.M., Kuramae E.E. Microbial extracellular polymeric substances: Ecological function and impact on soil aggregation // Front. Microbiol. 2018. V. 9. P. 1636.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01636>
26. Saha I., Datta S., Biswas D. Exploring the role of bacterial extracellular polymeric substances for sustainable development in agriculture // Curr. Microbiol. 2020. V. 77. № 11. P. 3224–3239.
<https://doi.org/10.1007/s00284-020-02169-y>
27. Backer R., Rokem J.S., Ilangumaran G. Plant growth-promoting rhizobacteria: context, mechanisms of action, and roadmap to commercialization of biostimulants for sustainable agriculture // Front Plant Sci. 2018. V. 9. P. 1473.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01473>
28. Сидоров А.В., Зайцева Ю.В., Марков О.А. Влияние культуральной жидкости ассоциативных бактерий рода *Pseudomonas* на прорастание, морфогенез и рост *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó (Orchidaceae) в культуре *in vitro* // Вестн. ТомскГУ. Биология. 2020. Т. 51. С. 6–24.
<https://doi.org/10.17223/19988591/51/1>
29. Singh U.B., Singh S., Malviya D., Karthikeyan N., Imran M., Chaurasia R., Alam M., Singh P., Sarma B.K., Rai J.P., Damodaran T., Tripathi J.K., Kumas S., Sharma A.K. Integration of anti-penetrant tricyclazole, signaling molecule salicylic acid and root associated *Pseudomonas fluorescens* enhances suppression of *Bipolaris sorokiniana* in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) // J. Plant Pathol. 2019. V. 101. P. 943–954.
<https://doi.org/10.1007/s42161-019-00296-5>
30. Ma Z., Hua G.K.H., Ongena M., Höfte M. Role of phenazines and cyclic lipopeptides produced by *Pseudomonas* sp. CMR12a in systemic resistance on rice and bean // Environ. Microbiol. 2016. V. 8. № 5. P. 896–904.
<https://doi.org/10.1111/1758-2229.12454>
31. Асатурова А.М., Жевнова Н.А., Цыгичко А.А., Аллахвердян В.В., Хомяк А.И., Бондарчук Е.Ю., Саченко К.Ю., Астахов М.М., Гырнец Е.А., Штерншис М.В. Использование лабораторных образцов биопрепаратов и их смесей с органоминеральными удобрениями для роста и развития растений озимой пшеницы и подсолнечника // Аграрн. наука Евро-Северо-Востока. 2019. Т. 20. № 6. P. 602–612.
<https://doi.org/10.30766/2072-9081.2019.20.6.602-612>
32. Rieusset L., Rey M., Muller D., Vacheron J., Gerin F., Dubost A., Comte G., Prigent-Combaret C. Secondary metabolites from plant-associated *Pseudomonas* are overproduced in biofilm // Microb. Biotechnol. 2020. V. 13. № 5. P. 1562–1580.
<https://doi.org/10.1111/1751-7915.13598>
33. Pandin C., Le Coq D., Canette A., Aymerich S., Briand R. Should the biofilm mode of life be taken into consideration for microbial biocontrol agents? // Microbiol. Biotechnol. 2017. V. 10. № 4. P. 719–734.
<https://doi.org/10.1111/1751-7915.12693>
34. Zhai Y., Shao Z., Cai M., Zheng L., Li G., Huang D., Cheng W., Thomashow L.S., Weller D.M., Yu Z., Zhang J. Multiple modes of nematode control by volatiles of *Pseudomonas putida* 1A00316 from antarctic soil against *Meloidogyne incognita* // Front Microbiol. 2018. V. 9. P. 253.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00253>
35. Rosas S.B. *Pseudomonas chlororaphis* subsp. *aurantiaca* SRI: isolated from rhizosphere and its return as inoculant. A review // Inter. Biol. Rev. 2017. V. 1. № 3. P. 1–19.
36. Yu K., Pieterse C.M.J., Bakker P.A.H.M., Berendsen R.L. Beneficial microbes going underground of root immunity // Plant Cell Environ. 2019. V. 42. № 10. P. 2860–2870.
<https://doi.org/10.1111/pce.13632>
37. Petrova O., Sauer K. Escaping the biofilm in more than one way: desorption, detachment or dispersion // Curr. Opin. Microbiol. 2016. V. 30. P. 67–78.
<https://doi.org/10.1016/j.mib.2016.01.004>
38. Heredia-Ponce Z., Gutiérrez-Barranquero J.A., Purtschert-Montenegro G., Eberl L., de Vicente A., Cañorla F.M. Role of extracellular matrix components in the formation of biofilms and their contribution to the biocontrol activity of *Pseudomonas chlororaphis* PCL 1606 // Environ. Microbiol. 2021. V. 23. № 4. P. 2086–2101.
<https://doi.org/10.1111/1462-2920.15355>
39. Biessy A., Fillion M. Phenazines in plant-beneficial *Pseudomonas* spp.: biosynthesis, regulation, function and genomics // Environ. Microbiol. 2018. V. 20. P. 3905–3917.
<https://doi.org/10.1111/1462-2920.14395>
40. Chosh P.K., Maiti T.K. Structure of extracellular polysaccharides (EPS) produced by rhizobia and their functions in legume-bacteria symbiosis: review // Archiv. Life Sci. 2016. V. 10. № 2. P. 136–143.
<https://doi.org/10.1016/j.als.2016.11.003>
41. Bharmad K., Rajkumar S. Rewiring the functional complexity between Crc, Hfg and SRNS to regulate carbon catabolite repression in *Pseudomonas* // Word J. Microbiol. Biotechnol. 2019. V. 35. № 9. P. 140.
<https://doi.org/10.1007/s11274-019-2717-7>
42. Liu Y., Gokhale C.S., Rainey P.B., Zhang X.-X. Unravelling the complexity and redundancy of carbon catabolic repression in *Pseudomonas fluorescens* SBW25 // Mol. Microbiol. 2017. V. 105. № 4. P. 589–605.
<https://doi.org/10.1111/mmi.13720>
43. Verma A., Kumar S., Hemansi, Kumar G., Saini J.K., Agrawal R., Satlewal A., Ansari M.W. Chapter 17 – Rhizosphere metabolite proofing: an opportunity to understand plant – microbe interactions for crop improvement // Crop improvement through microbial biotechnology. New and future developments in microbial biotechnology and bioengineering. 2018. P. 343–361.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63987-5.00017-7>

44. Domröse A., Weihmann R., Thies S., Jaeger K.-L., Drepper T., Loeschke A. Rapid generation of recombinant *Pseudomonas putida* secondary metabolite producers using Ytrex // Synthetic System. Biotechnol. 2017. V. 2. № 4. P. 310–319. <https://doi.org/10.1016/j.synbio.2017.11.001>
45. Yu J.M., Wang D., Pierson L.S., Pierson E.A. Disruption of MiaA provides insights into the regulation of phenazine biosynthesis under suboptimal growth conditions in *Pseudomonas chlororaphis* 30-84 // Microbiology. 2017. V. 163. P. 94–108. <https://doi.org/10.1099/mic.0.000409>
46. Guttenberger N., Blankenfeld W., Breinbauer R. Recent developments in the isolation, biological function, biosynthesis, and synthesis of phenazine natural products // Bioorgan. Medic. Chem. 2017. V. 25. № 22. P. 6149–6166. <https://doi.org/10.1016/j.bmc.2017.01.002>
47. Zhou L., Jiang H.-X., Sun S., Yang D.-D., Jin K.-M., Zhang W., He Y.-W. Biotechnological potential of a rhizosphere *Pseudomonas aeruginosa* strain producing phenazine-1-carboxylic acid and phenazine-1-carboximide // World J. Microbiol. Biotechnol. 2016. V. 32. P. 50. <https://doi.org/10.1007/s11274-015-1987-y>
48. Jaaffar A.K., Parejko J.A., Paulitz T.C., Weller D.M., Thomashow L.S. Sensitivity of *Rhizoctonia* isolates to phenazine-1-carboxylic acid and biological control by phenazine-producing *Pseudomonas* sp. // Phytopathology. 2017. V. 107. P. 692–703. <https://doi.org/10.1094/PHYO-07-16-0257-R>
49. Morrison C.K., Arseneault T., Novinscak A., Fillon M. Phenazine-1-carboxylic acid production by *Pseudomonas fluorescens* LBUM636 alters *Phytophthora infestans* growth and late blight development // Phytopathology. 2017. V. 107. № 3. P. 273–279. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-06-16-0247-R>
50. Guo H., Roman D., Beemelmans C. Tropolone natural products // Nat. Prod. Rep. 2019. V. 36. № 8. P. 1137–1155. <https://doi.org/10.1039/C9NP00078F>
51. Wang D., Yu J.M., Dorosky R.J., Pierson L.S., Pierson E.A. The phenazine 2-hydroxy-phenazine-1-carboxylic acid promotes extracellular DNA release and has broad transcriptomic consequences in *Pseudomonas chlororaphis* 30-84 // PloS ONE. 2016. V. 11. № 1. e0148003. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0148003>
52. Mahmoudi T.R. Bacterially mediated water stress tolerance in wheat conferred by phenazine-producing rhizobacteria // Master's thesis. 2017. <https://oaktrust.library.tamu.edu/handle/1969.1/173201>
53. Geudens N., Martins J.C. Cyclic lipodepsipeptides from *Pseudomonas* spp. – biological swiss-army knives // Front Microbiol. 2018. V. 9. P. 1867. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01867>
54. Götze S., Stallforth P. Structure, properties, and biological functions of nonribosomal lipopeptides from *Pseudomonads* // Nat. Prod. Rep. 2020. V. 37. № 1. P. 29–54. <https://doi.org/10.1039/C9NP00022D>
55. Blin K., Shaw S., Steinke K., Villebro R., Ziemert N., Lee S.Y., Medema M.H., Weber T. AntiSMASH 5.0: updates to the secondary metabolite genome mining pipeline // Nucleic Acids Res. 2019. V. 47. W. 81–W. <https://doi.org/10.1093/nar/gkz310>
56. Pupin M., Flissi A., Jacques P., Leclère V. Bioinformatics tools for the discovery of new lipopeptides with biocontrol applications // Eur. J. Plant Pathol. 2018. P. 152. № 4. P. 993–1001. <https://doi.org/10.1007/s10658-018-1544-2>
57. Flury P., Vesga P., Péchy-Tarr M., Aellen N., Dennert F., Hofer N., Kupferschmid K.P., Kupferschmid P., Metla Z., Siegfried S., de Weert S., Bloemberg G., Höfte M., Keel C.J., Maurhofer M. Antimicrobial and insecticidal cyclic lipopeptides and hydrogen cyanide produced by plant-beneficial *Pseudomonas* strains CHA0, and PCL1391 contribute to insect killing // Front. microbiol. 2017. V. 8. P. 100. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00100>
58. de Oliveira Schmidt V.K., de Souza Carvalho J., de Oliveira D., de Andrade C.J. Biosurfactant inducers for enhanced production of surfactin and rhamnolipids: an overview // World J. Microbiol. Biotechnol. 2021. V. 37. P. 21. <https://doi.org/10.1007/s11274-020-02970-8>
59. Bruce J.B., West S. A., Griffin A.S. Bacteriocins and the assembly of natural *Pseudomonas fluorescens* populations // J. Evolut. Biol. 2017. V. 30. № 2. P. 352–360. <https://doi.org/10.1111/jeb.13010>
60. Jiang Z., Chen M., Yu X., Xie Z. 7-Hydroxytropolone produced and utilized as an iron-scavenger by *Pseudomonas donghuensis* // Biometals. 2016. V. 29. № 5. P. 817–826. <https://doi.org/10.1007/s10534-016-9954-0>
61. 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* // Microbiol. Res. 2018. V. 215. P. 55–64. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.06.008>
62. Verma B., Kumar P., Karthik L., Dhanasekaran D., Babalola O.O., Banakar S.P. Gas-chromatography – mass spectrometry analysis and antibacterial activity of bluish-green pigment from *Pseudomonas* sp. JJTBVK(KF836502) // Brazil. Arch. Biol. Technol. 2015. V. 58 (4). P. 628–635. <https://doi.org/10.1590/S1516-8913201500108>
63. Deveau A., Gross H., Palin B., Mehnaz S., Schnepf M., Leblond P., Dorrestein P.C., Aigle B. Role of secondary metabolites in the interaction between *Pseudomonas fluorescens* and soil microorganisms under iron limited conditions // FEMS Microbiol. Ecol. Adv. Acces. 2016. V. 92. № 8. P. 107. <https://doi.org/10.1093/femsec/fim107>
64. Sharma D., Gupta M., Gupta S., Jaglans S., Mallick S.A. Characterization of secondary metabolites produced during interaction of *Pseudomonas fluorescens* with *Fusarium oxysporum* // Ind. J. Agricult. Sci. 2019. V. 89. № 6. P. 998–1004.
65. Aziz M., Nadipalli R.K., Xie X., Sun Y., Surowiec K., Zhang J.-L., Paré P.W. Augmenting sulfur metabolism and herbivore defense in *Arabidopsis* by bacterial volatile signaling // Front. Plant. Sci. 2016. V. 7. P. 458. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00458>

66. Zhai Y., Shao Z., Cai M., Zheng L., Li G., Huang D., Cheng W., Thomashow L.S., Weller D.M., Yu Z., Zhang J. Multiple modes of nematode control by volatiles of *Pseudomonas putida* 1A00316 from antarctic soil against *Meloidogyne incognita* // *Front. Microbiol.* 2018. V. 9. P. 253.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00253>
67. Flury P., Vesga P., Pechy-Tarr M., Aellen N., Dennert F., Hofer N., Kupferschmid K.P., Kupferschmid P., Metla Z., Ma Z., Siegfried S., de Weert S., Bloemberg G., Höfte M., Keel C.J., Maurhofer M. Antimicrobial and insecticidal: Cyclic lipopeptides and hydrogen cyanide produced by plant-beneficial *Pseudomonas* strains CHA0, CMR12a, and PCL1391 contribute to insect killing // *Front. Microbiol.* 2017. V. 8. P. 100.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.001001>
68. Kang B.R., Anderson A.J., Kim Y.C. Hydrogen cyanide produced by *Pseudomonas chlororaphis* O6 exhibits nematocidal activity against *Meloidogyne hapla* // *Plant Pathol. J.* 2018. V. 34. P. 35–43.
<https://doi.org/PPJ.OA.06.2017.0115>
69. Kang B.R., Anderson A.J., Kim Y.C. Hydrogen cyanide produced by *Pseudomonas chlororaphis* O6 is a key aphicidal metabolite // *Can. J. Microbiol.* 2019. V. 65. P. 185–190.
<https://doi.org/10.1139/cjm-2018-0372>
70. Nam H.S., Anderson A.J., Kim Y.C. Biocontrol efficacy of formulated *Pseudomonas chlororaphis* O6 against plant diseases and root-knot nematodes // *Plant Pathol. J.* 2018. V. 34. P. 241–249.
<https://doi.org/10.5423/PPJ.NT.12.2017.0264>
71. Hernández-Calderón E., Aviles-García M.E., Castulo-Rubio D.Y., Macías-Rodríguez L., Ramírez V.M., Santoyo G., López-Bucio J., Valencia-Cantero E. Volatile compounds from beneficial or pathogenic bacteria differentially regulate root exudation, transcription of iron transporters, and defense signaling pathways in *Sorghum bicolor* // *Plant Mol. Biol.* 2018. V. 96. № 3. P. 291–304.
<https://doi.org/10.1007/s11103-017-0694-5>
72. Santoyo G., Urtis-Flores C.A., Loeza-Lara P.D., Orozco-Mosqueda M.de C., Glick B.K. Rhizosphere colonization determinants by plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) // *Biology.* 2021. V. 10. P. 475.
<https://doi.org/10.3390/biology10060475>
73. Hheng X., Cordovez V., Etalo D.W., van der Voort M., Raaijmakers J.M. Role of the GacS sensor kinase in the regulation of volatile production by plant growth-promoting *Pseudomonas fluorescens* SBW25 // *Front. Plant. Sci.* 2016. V. 7. P. 1706.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01706>
74. Saha M., Sarkar S., Sarkar B., Sharma B.K., Bhat-tacharjee S., Tribedi P. Microbial siderophores and their potential applications: a review // *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2016. V. 23. P. 3984–3999.
<https://doi.org/10.1007/s11356-015-4294-0>
75. Jadhav H.P., Shaikh S.S., Sayyed R.Z. Role of hydrolytic enzymes of rhizoflora in biocontrol of fungal phytopathogens: an overview // *Rhizotrophs: plant growth promotion to bioremediation. Microorganisms for sustainability.* 2017. V. 2. P. 183–203.
https://doi.org/10.1007/978-981-10-4862-3_9
76. Коршунова Т.Ю., Бакаева М.Д., Кузина Е.В., Рафи-кова Г.Ф., Четвериков С.П., Четверикова Д.В., Ло-гинов О.Н. Роль бактерий рода *Pseudomonas* в устойчивом развитии агроэкосистем и защите окружающей среды (обзор) // *Прикл. биохим. и микробиол.* 2021. Т. 57 (3). С. 211–227.
<https://doi.org/10.318571/S0555109221030089>

Role of *Pseudomonas* Bacteria and Their Metabolites in the Biocontrol of Phytopathogenic Microorganisms

T. M. Sidorova^{a, #}, V. V. Allahverdyan^a, and A. M. Asaturova^a

^aFederal Research Center of Biological Plant Protection
s/b 39, Krasnodar 350039, Russia

[#]E-mail: lera_arm@mail.ru

The current knowledge on the prospects of using bacteria of the genus *Pseudomonas* as producers of effective microbiological preparations for the biocontrol of phytopathogenic organisms is summarized and analyzed. Rhizospheric pseudomonads are potential objects of agricultural biotechnology due to the presence of physiological and biochemical features necessary for biocontrol and phytostimulation. These features include tolerance to reactive oxygen species, chemotaxis in relation to root exudates, biosynthesis of siderophores and antibiotic metabolites of various nature. Members of the genus *Pseudomonas* are known for their great metabolic diversity, which allows them to colonize a wide range of ecological niches, including the rhizosphere. *Pseudomonas* species isolated from the rhizosphere have a broader catabolic activity than those isolated from the bulk soil, especially for certain sugars, polyols, and amino acids that can be found in root exudates. The wide metabolic diversity allows bacteria to become ubiquitous, forming protective biofilms and colonizing various ecological niches. At the same time, water-retaining capacity, fertility and porosity of the soil, as well as the conditions of mineral nutrition of plants are improved by increasing the availability of N, P, K and Fe. The paper describes in detail the main biologically active metabolites produced by *Pseudomonas* and their role in the suppression of phytopathogens and phytostimulation.

Key words: ecological niche, rhizosphere, rhizobacteria, bacteria of the genus *Pseudomonas*, biologically active compounds, biocontrol.