

Новые штаммы стрептомицетов как перспективные биофунгициды

© 2021. И. Г. Широких^{1,2}, д. б. н., зав. лабораторией, профессор,
Я. И. Назарова¹, к. б. н., н. с.,
А. В. Бакулина¹, к. б. н., зав. лабораторией,
Р. И. Абубакирова¹, м. н. с.,
¹ФАНЦ Северо-Востока им. Н. В. Рудницкого,
610007, Россия, г. Киров, ул. Ленина, д. 166а,
²Вятский государственный университет,
610000, Россия, г. Киров, ул. Московская, д. 36,
e-mail: irgenal@mail.ru

Исследованы свойства новых штаммов стрептомицетов с высокой антагонистической активностью, изолированных из почвы и ризосферы сельскохозяйственных растений. На основе данных о нуклеотидных последовательностях фрагмента гена 16S рРНК охарактеризовано их филогенетическое положение и потенциал для использования в качестве биофунгицидов: спектр антифунгального действия и фитотоксичность (фиторегуляторное действие). Сделано заключение, что штаммы *Streptomyces antimycoticus* 8A13, *S. castelarensis* A4, *S. alfalfae* 6-IZ-12, *S. anulatus* T-2-20, *S. griseolus* 3-IZ-7, *S. flavogriseus* ТК5 могут рассматриваться как перспективные биоконтрольные агенты против вредоносных грибных инфекций сельскохозяйственных растений, вызываемых грибами из родов *Fusarium*, *Bipolaris* и *Alternaria*. Обоснована необходимость их адресного использования при интродукции в фитоценозы зерновых, бобовых и крестоцветных культур.

Ключевые слова: *Streptomyces*, характеристика штаммов, антифунгальная активность, фитотоксичность, биофунгициды.

New *Streptomyces* strains as promising biofungicides

© 2021. I. G. Shirokikh^{1,2} ORCID: 0000-0002-3319-2729^{*}
Ya. I. Nazarova¹ ORCID: 0000-0002-2945-5282^{*}
A. V. Bakulina¹ ORCID: 0000-0002-5171-2476^{*}
R. I. Abubakirova¹ ORCID: 0000-0002-8526-2733^{*}

¹Federal Scientific Agricultural Center of the North-East named N. V. Rudnitsky,
166a, Lenina St., Kirov, Russia, 610007,
²Vyatka State University,
36, Moskovskaya St., Kirov, Russia, 610000,
e-mail: irgenal@mail.ru

Due to the contamination of crop production and the harmful side effects of chemical fungicides on the environment, the development of biofungicides for plant protection is relevant. Many natural isolates of the genus *Streptomyces* have antagonistic activity against phytopathogenic fungi and bacteria. This indicates the expediency of further searching for antagonistically active representatives among streptomycetes. In this work, the genotypic and phenotypic properties of six new strains of streptomycetes with high antagonistic activity were studied. The strains were isolated from the soils of different natural zones and the rhizosphere of different agricultural plants. Based on the data on the nucleotide sequences of the 16S rRNA gene fragment, the phylogenetic position of natural isolates was determined. Their potential for use as biofungicides is characterized: the spectra of antifungal action and phytotoxicity (phytoregulatory action). It was concluded that the strains of *S. antimycoticus* 8A13, *S. castelarensis* A4, *S. alfalfae* 6-IZ-12, *S. anulatus* T-2-20, *S. griseolus* 3-IZ-7, *S. flavogriseus* ТК5 can be considered as promising biocontrol agents against harmful fungal infections of agricultural plants caused by fungi from the genera *Fusarium*, *Bipolaris*, and *Alternaria*. The necessity of targeted use of biofungicides in the introduction of cereals, legumes and cruciferous crops into the phytocenoses is justified.

Keywords: *Streptomyces*, strain characterization, antifungal activity, phytotoxicity, biofungicides.

Загрязнение растениеводческой продукции, губительные для окружающей среды побочные эффекты химических фунгицидов и быстрое приобретение к ним устойчивости в популяциях фитопатогенов обусловили необходимость разработки биологических препаратов для защиты растений. Ассортимент известных на сегодня биологических средств недостаточен в силу того, что биопрепараты не обладают универсальностью действия, и их эффективность часто зависит от условий среды. В связи с этим актуален поиск эффективных штаммов с новыми антифунгальными свойствами.

Многие представители рода *Streptomyces*, выделенные из почвы, ризосферы и тканей различных видов растений, обладают антагонистической активностью в отношении почвенных грибов и бактерий. Высокая конкурентоспособность стрептомицетов в ризосфере основана на продукции широкого спектра вторичных метаболитов и разнообразии механизмов подавления бактериальных и грибных фитопатогенов. В их числе продукция антибиотиков [1], конкуренция за элементы питания, ингибирование эффектов «quorum sensing» [2, 3], продукция литических ферментов (хитиназы, 1,3-β-глюканазы) [4] и закиси азота [5]. Некоторые штаммы продуцируют сидерофоры, которые хелатируют железо, лишая тем самым другие организмы этого жизненно важного микроэлемента [6]. Часто активный антагонизм стрептомицетов обусловлен синтезом сразу нескольких метаболитов, что затрудняет формирование устойчивости к ним среди фитопатогенов. Некоторые штаммы способны не только избирательно сдерживать развитие и распространение возбудителей

заболеваний, но также стимулировать рост и иммунитет самих растений [7, 8]. В качестве агентов биоконтроля стрептомицеты отличаются высокой колонизирующей способностью, устойчивостью спор к излучениям и высушиванию, временному отсутствию питательных веществ, стрессовым экологическим факторам [9, 10]. Разработаны коммерческие биопрепараты стрептомицетов-антагонистов, такие как «Actinovate» (BioAg Inc., США) на основе *S. lydicus* WYEC108, «Mycostop» (Verdera Oy, Финляндия) на основе *S. griseoviridis* K61, «Actin» (Laboratories India Ltd., Индия) на основе *S. atrovirens*, «Mykocide» (Co. Ltd., Южная Корея) на основе *S. colombiensis* [11]. Всё сказанное свидетельствует о целесообразности дальнейшего поиска среди стрептомицетов антагонистически активных представителей.

Цель работы – определение филогенетического положения и оценка принципиальной возможности применения новых штаммов стрептомицетов с антифунгальной активностью в качестве биофунгицидов.

Объекты и методы исследования

Объектами исследования являлись штаммы стрептомицетов из почв и ризосферы сельскохозяйственных растений (табл. 1). Филогенетическое положение изолятов определяли на основе анализа фрагментов гена 16S рРНК в НПК «Синтол» (Москва), сопоставляя их с аналогичными фрагментами из базы данных GenBank с использованием пакета программ BLAST (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/>). Множественное выравнивание нуклеотидных последовательностей и построение филогенетического дерева осуществляли

Культуры стрептомицетов, использованные в работе
Culture of streptomycetes used in the work

Таблица 1 / Table 1

Вид, штамм Species, strain	Место выделения штамма / Place of strain isolation	
	географический регион geographic region	субстрат substrate
<i>Streptomyces</i> sp. A4	г. Киров (Россия) Kirov (Russia)	ризосфера овса rhizosphere of oats
<i>Streptomyces</i> sp. 8A13		ризосфера табака rhizosphere of tobacco
<i>Streptomyces</i> sp. T-2-20		ризосфера томата rhizosphere of tomato
<i>Streptomyces</i> sp. ТК5		
<i>Streptomyces</i> sp. 6- IZ-12	Эйн-Геди (Израиль) / Ein Gedi (Israel)	почва / soil
<i>Streptomyces</i> sp. 3-IZ-7	берег оз. Кинерет (Израиль) shore of Lake Kinneret (Israel)	

с помощью программы MEGA-X (<http://www.megasoftware.net/>). Для построения филогенетического дерева применяли метод Neighbor-Joining (NJ). Штамм *Rhodococcus rhodochrous* DSM43274T был выбран в качестве outgroup.

Антифунгальную активность определяли методом диффузии в агар. Тест-культурами служили фитопатогенные грибы *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoemaker, *Alternaria alternata* (Fr.) Keissl., *Fusarium* sp. Link, *F. avenaceum* (Fr.) Sacc, *F. oxysporum* Schlechtendahl:Fries, *F. culmorum* (W.G. Sm.) Sacc, *F. proliferatum* (Matsush.) Nirenberg ex Gerlach & Nirenberg и непатогенный микромицет *Trichoderma* sp. Persoon.

Потенциальную фитотоксичность оценивали методом водно-бумажной культуры. Метаболиты получали при выращивании стрептомицетов в жидкой овсяной среде на качалке в течение 6 сут при комнатной температуре. В качестве тест-культур использовали пшеницу яровую (*Triticum aestivum* L.) сорта Приокская, клевер паннонский (*Trifolium pannonicum* L.) Снежок, горчицу сарептскую (*Brassica juncea* L.). Семена замачивали на 20 ч в исходных культуральных жидкостях (КЖ) и при разведении водой 1:10 (КЖ 1:10). В контроле семена замачивали в воде. В рулонных культурах учитывали всхожесть, линейные размеры (высоту побега и длину корня), сухую биомассу проростков. Данные обрабатывали стандартными методами статистики с использованием программы Microsoft Office Excel 2007. В таблицах и на рисунках представлены средние значения из четырёх повторений и их стандартные отклонения.

Результаты и обсуждение

Для разработки новых биопрепаратов большое значение имеет правильная идентификация штаммов стрептомицетов [12]. В связи с развитием филогенетических принципов систематики, порядок Actinomycetales, как и другие бактерии, подвергся существенной таксономической ревизии, в основу которой был положен сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей гена 16S рРНК [13]. Однако, в отношении видов рода *Streptomyces* его результаты следует интерпретировать с осторожностью, поскольку сходство генов 16S рРНК не всегда гарантирует достаточно высокий уровень родственности бактериальных геномов [14]. Анализ фрагментов гена 16S рРНК подтвердил, что все исследуемые

культуры являются представителями рода *Streptomyces*, однако только для штаммов А4 и 8А13 в NCBI удалось найти последовательности, принадлежащие культурам с однозначным гено- и фенотипическим соответствием. Ближайшие родственные штаммы, предложенные сервисом BLAST, для этих культур практически совпадали (уровень сходства составил 99,3–99,4%) и являлись представителями видов *S. castelarensis*, *S. hygrosopicus*, *S. rutgersensis*, *S. antimycoticus*. В недавней работе, выполненной с использованием мультилокусного анализа нуклеотидных последовательностей (MLSA) и метода «цифровой» ДНК-ДНК гибридизации (dDDH) полных геномов, предложено объединить виды *S. antimycoticus* и *S. castelarensis* в один с типовым штаммом *S. antimycoticus* – NBRC 12839T [15]. На филогенетическом дереве штаммы А4 и 8А13 вошли в один кластер (рис. 1).

Среди других исследуемых стрептомицетов не удалось выявить штаммы с однозначным гено- и фенотипическим соответствием. Так, среди нуклеотидных фрагментов, выданных BLAST для штамма 6-IZ-12, наиболее близка введённой была последовательность штамма *S. alfalfae* WH70 (MK123445.1) с уровнем сходства 97,88%. Вид *S. alfalfae* описан в качестве нового в 2016 г. [16]. У типового штамма *S. alfalfae* XY25 (NR147713.1) нет полного фенотипического совпадения со штаммом 6-IZ-12, тем не менее, на филогенетическом дереве эти организмы попали в один достоверно выделенный кластер (рис. 1). Для штамма 3-IZ-7 среди 99 предложенных последовательностей с 98,41%-ным сходством была выбрана принадлежащая *S. griseolus* A-249 (LR702045.1), как наиболее соответствующая ему по культурально-морфологическим признакам. На филогенетическом дереве достоверность кластеризации штамма 3-IZ-7 с группой видов, близких к *S. griseolus* A-249 (LR702045.1) составила 93% (рис. 1). Штамм *S. globosus* QT194-9 (MT093344.1), последовательность которого на 99,11% была сходной с Т-2-20, совершенно не соответствовал ему фенотипически. Среди других предложенных последовательностей было два штамма *S. pratensis* INA01182 (MH635266.1) и *S. anulatus* 21405 (JN180225.1) с одинаковым сходством на уровне 99%. Достоверность объединения нуклеотидных последовательностей данных штаммов и Т-2-20 в один кластер составила 71% (рис. 1). Среди них была выбрана последовательность с наименее значимыми фенотипическими отличиями от

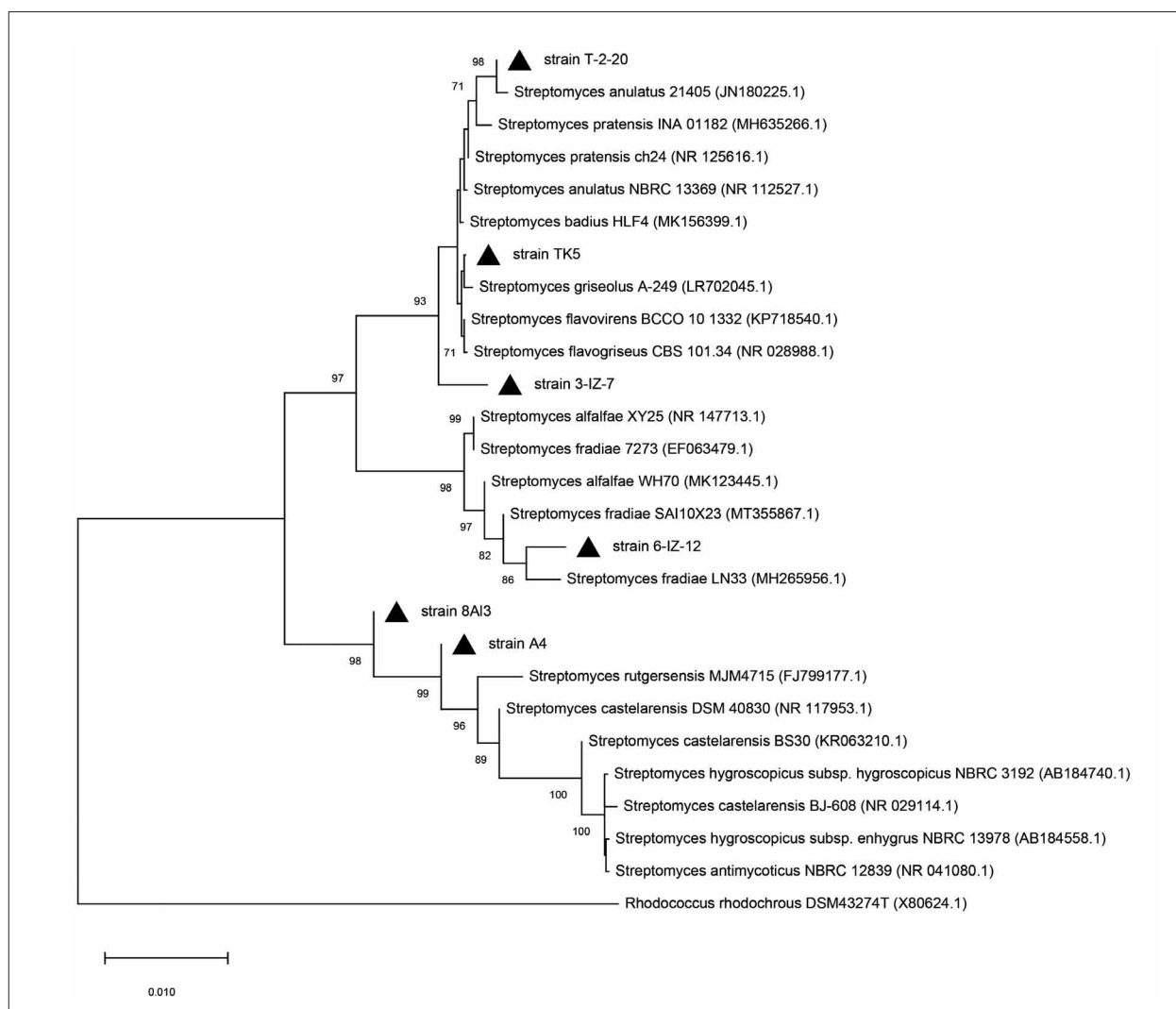


Рис. 1. Филогенетическое дерево на основании последовательностей фрагмента гена 16S рРНК исследуемых штаммов стрептомицетов (отмечены маркером «▲») и их ближайших родственников, найденных сервисом BLAST. В скобках указаны Accession number в Genbank.

Рядом с узлами дерева приведены значения статистической достоверности узлов (выше 60%)

Fig. 1. Phylogenetic tree based on the 16s rRNA gene sequences of the studied streptomycete strains (marked with the “▲” marker) and their closest relatives found by the BLAST service.

The access number in Genbank is shown in parentheses. The values of statistical confidence of nodes (above 60%) are shown next to the tree nodes

T-2-20, принадлежащая штамму *S. anulatus* 21405 (JN180225.1). Для штамма TK5 в NCBI была найдена соответствующая ему на 98,59% последовательность *S. flavogriseus* CBS 101.34 (NR028988.1). Однако фенотипически данные штаммы между собой тоже различались. Филогенетический анализ также не подтвердил тесной близости TK5 с группой видов, близких к *Streptomyces griseolus* A-249 (LR702045.1), куда вошёл штамм *S. flavogriseus* CBS 101.34 (NR028988.1): достоверность кластеризации оказалась ниже порогового значения 60% [14] (рис. 1).

Таким образом, видовая принадлежность культур определена следующим образом: *S. an-*

timycoticus 8A13, *S. castelarensis* A4, *S. alfalfae* 6-IZ-12, *S. anulatus* T-2-20, *S. griseolus* 3-IZ-7, *S. flavogriseus* TK5.

Стрептомицеты различались по ширине антифунгального спектра действия (табл. 2). Наиболее широким спектром отличались *S. castelarensis* A4 и *S. antimycoticus* 8A13, ингибируя рост шести тест-культур, с зонами ингибирования от 23 до 44 мм. Наиболее интенсивно оба штамма подавляли рост грибов *B. sorokiniana*, *A. alternata* и *F. avenaceum* (рис. 2). Обе культуры выделены из ризосферы растений, выращенных на дерново-подзолистой почве умеренной зоны. Изоляты *S. alfalfae* 6-IZ-12 и *S. griseolus* 3-IZ-7 из почвы

Антифунгальное действие стрептомицетов / Antifungal effect of streptomycetes

Микромицеты Micromycetes	Штаммы стрептомицетов / Streptomyces strains					
	A4	TK5	6-IZ-12	8Al3	3-IZ-7	T-2-20
	диаметр зоны подавления роста, мм/zone of growth inhibition, mm					
<i>Bipolaris sorokiniana</i>	44±0,3	23±0,2	15±0,2	44±0,4	24±0,2	25±0,3
<i>F. proliferatum</i>	23±0,2	0	0	24±0,3	0	0
<i>F. culmorum</i>	32±0,2	24±0,1	0	25±0,3	0	20±0,1
<i>F. avenaceum</i>	35±0,3	0	0	38±0,4	0	18±0,2
<i>Fusarium</i> sp.	0	20±0,1	27±0,3	0	22±0,2	0
<i>F. oxysporum</i>	26±0,1	0	33±0,4	28±0,2	31±0,3	0
<i>Alternaria alternata</i>	40±0,5	25±0,2	21±0,3	40±0,3	21±0,2	0
<i>Trichoderma</i> sp.	28±0,2	12±0	28±0,2	25±0	21±0,1	18±0,1

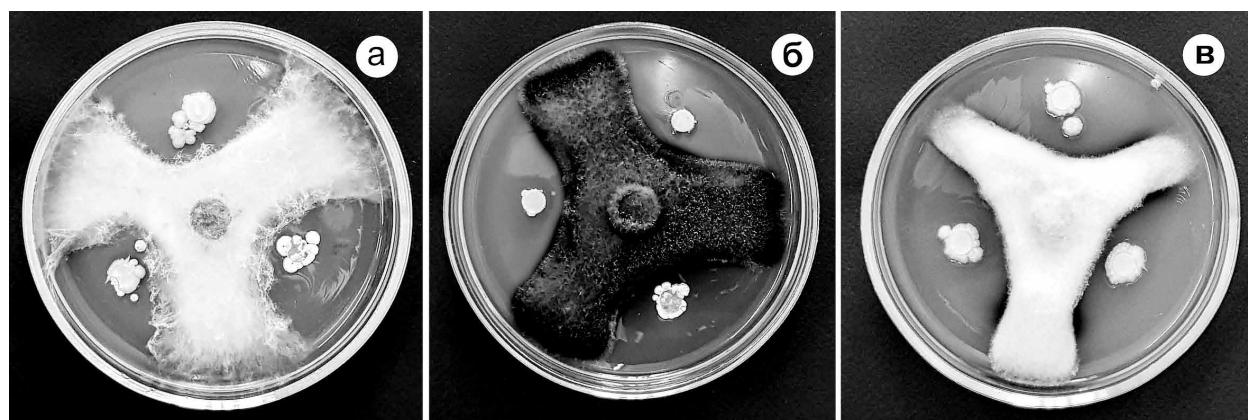


Рис. 2. Антагонистическая активность *S. antimycoticus* 8Al3 в отношении *Fusarium culmorum* (а), *Bipolaris sorokiniana* (б), *Alternaria alternata* (в)
Fig. 2. Antagonistic activity of *S. antimycoticus* 8Al3 against *Fusarium culmorum* (а), *Bipolaris sorokiniana* (б), *Alternaria alternata* (в)

другой климатической зоны (субтропиков), отличались от них, ингибируя только по четыре тест-культуры, и имели качественно иной набор грибных мишеней: наиболее интенсивно подавляли рост *F. oxysporum*, но не угнетали виды *F. proliferatum*, *F. culmorum* и *F. avenaceum*. Штамм *S. flavogriseus* TK5 был активен в отношении четырёх грибов, но величина зон ингибирования (20–25 мм) значительно уступала аналогичному показателю других стрептомицетов, за исключением *S. anulatus* T-2-20, который подавлял рост *B. sorokiniana*, *F. culmorum* и *F. avenaceum* с диаметром зон ингибирования от 18 до 25 мм. Особо следует отметить действие данных штаммов: каждый из них угнетал рост от двух до четырёх представителей рода *Fusarium*, которые являются одной из важнейших групп продуцентов различных микотоксинов [17]. Накопление фузариозных токсинов (трихотецены, фумонизины и зеараленон) в зерне представляет собой серьёзную проблему для безопасного производства пищевых продуктов. В связи с этим требования к биопрепаратам всё чаще

связывают не только со снижением заболеваемости растений, но и с ограничением накопления микотоксинов в растениеводческой продукции [18].

Наряду с оценкой влияния на организмы-мишени, необходимо учитывать характер воздействия стрептомицетов-антагонистов на нецелевые организмы. Как тест-культуру для этого использовали непатогенный микромицет *Trichoderma* sp. Известно, что грибы этого рода широко используются как коммерческие агенты для контроля фитопатогенов [19]. Тестирование *in vitro* выявило ингибирующее действие стрептомицетов на культуру *Trichoderma* sp., однако величины зон угнетения (от 12 до 28 мм) существенно уступали зонам угнетения фитопатогенных грибов (табл. 2).

Далее изучали эффекты микробных метаболитов на растениях различной таксономической принадлежности – представителях злаковых (*Gramineae*), бобовых (*Fabaceae*) и крестоцветных (*Brassicaceae*) культур. Реакция на обработку семян зависела от вида растения, штамма стрептомицета и разведе-

ния КЖ. *S. alfae* 6-IZ-12 характеризовался слабым, но достоверным стимулирующим действием на прорастание семян пшеницы. В результате обработки исходной КЖ других стрептомицетов всхожесть пшеницы изменилась незначительно, за исключением вариантов с *S. antimycoticus* 8A13 и *S. flavogriseus* ТК5, угнетавших прорастание семян на 17 и 26% соответственно (табл. 3). Ингибирующий эффект этих штаммов при разведении КЖ 1:10 сохранился и появился вновь у *S. griseolus* 3-IZ-7 и *S. alfae* 6-IZ-12, что выразилось в снижении показателей всхожести соответственно на 24 и 18%.

На всхожесть клевера все штаммы, независимо от разведения КЖ, ингибирующего действия не оказали, а обработка семян *S. anulatus* Т-2-20, напротив, увеличила всхожесть на 21% по сравнению с контролем. Всхожесть горчицы сарептской КЖ штаммов *S. anulatus* Т-2-20 и *S. castelarensis* А4 достоверно снизилась. Угнетающее действие нивелировалось при разведении КЖ. *S. castelarensis* 8A13, *S. griseolus* 3-IZ-7 и *S. alfae* 6-IZ-12, напротив, стимулировали прорастание горчицы, а в результате разведения КЖ *S. griseolus* 3-IZ-7 и *S. alfae* 6-IZ-12 всхожесть стала ниже на 28%. Парадоксальный эффект разведения связан, очевидно, с тем, что различные

концентрации некоторых фиторегуляторов по-разному влияют на проницаемость мембран, поступление воды в клетку и активность ферментов [20].

Помимо всхожести, в результате обработки семян КЖ изменялись морфометрические показатели проростков. Растения всех культур в начале онтогенеза существенно снизили показатели линейного роста под влиянием *S. castelarensis* А4 и *S. antimycoticus* 8A13 (рис. 3). При этом биомасса проростков пшеницы и горчицы (под действием штамма *S. castelarensis* А4) также уменьшилась, тогда как биомасса проростков клевера не изменилась (табл. 3). В результате разведения КЖ 1:10 штамм *S. antimycoticus* 8A13 утратил фитотоксичность, а штамм *S. castelarensis* А4 сохранил её только в отношении проростков пшеницы и горчицы. Все штаммы, за исключением *S. alfae* 6-IZ-12, способствовали достоверному увеличению длины корня (рис. 3, в и г) и биомассы проростков клевера при обработке семян КЖ 1:10 (табл. 2). По отдельным морфометрическим показателям проростки пшеницы проявили также чувствительность к КЖ штаммов ТК5, Т-2-20, 3-IZ-7 и 6-IZ-12, а проростки клевера – к 3-IZ-7, которая ослаблялась при КЖ 1:10. В результате обработки семян как исходной, так и разбавленной КЖ

Таблица 3 / Table 3

Влияние стрептомицетов-антагонистов на всхожесть семян и биомассу проростков
Effect of streptomycete strains on seed germination and seedling biomass of taxonomically different plants

Штамм Strain	<i>Triticum aestivum</i> L.		<i>Trifolium pannonicum</i> L.		<i>Brassica juncea</i> L.	
	КЖ CL	КЖ 1:10 CL 1:10	КЖ CL	КЖ 1:10 CL 1:10	КЖ CL	КЖ 1:10 CL 1:10
Всхожесть, % / Germination of seeds, %						
Контроль Control	87±2,0	82±6,9	77±5,2	64±10,3	43±3,8	67±10,4
А4	91±2,0	69±8,2	74±3,8	79±2,5	12±2,0*	54±10,3
8A13	80±5,7*	66±7,7*	82±5,03	80±8,2	61±5,7*	66±8,5
Т-2-20	81±5,0	84±5,7	94±8,2*	74±4,2	36±3,3*	64±2,5
ТК5	71±5,9*	66±8,3*	79±2,0	79±10,3	45±3,8	54±11,1
6-IZ-12	95±5,0	67±6,0*	75±3,8	71±19,3	50±2,3*	49±4,8
3-IZ-7	90±7,6	62±1,5*	81±3,0	74±4,8	70±4,0*	49±4,8
Биомасса проростков, г / Biomass of seedlings, g						
Контроль Control	0,35±0,01	0,24±0,02	0,05±0,01	0,03±0,01	0,05±0,01	0,08±0,01
А4	0,30±0,03	0,18±0,02	0,04±0,01	0,04±0,01	0,02±0	0,05±0,01
8A13	0,22±0,03	0,22±0,02	0,05±0,01	0,05±0,01	0,06±0,01	0,07±0,01
Т-2-20	0,25±0,03	0,23±0,03	0,05±0,01	0,04±0,01	0,03±0,01	0,07±0,01
ТК5	0,22±0,05	0,19±0,01	0,06±0,01	0,04±0,01	0,04±0,01	0,06±0,01
6-IZ-12	0,32±0,03	0,22±0,03	0,05±0,01	0,03±0,01	0,04±0,1	0,04±0,01
3-IZ-7	0,29±0,03	0,21±0,04	0,04±0,01	0,05±0,01	0,06±0,1	0,04±0,01

Примечание: * – различия с контролем достоверны при $p \leq 0,05$.
Note: * – differences with control are significant at $p \leq 0,05$.

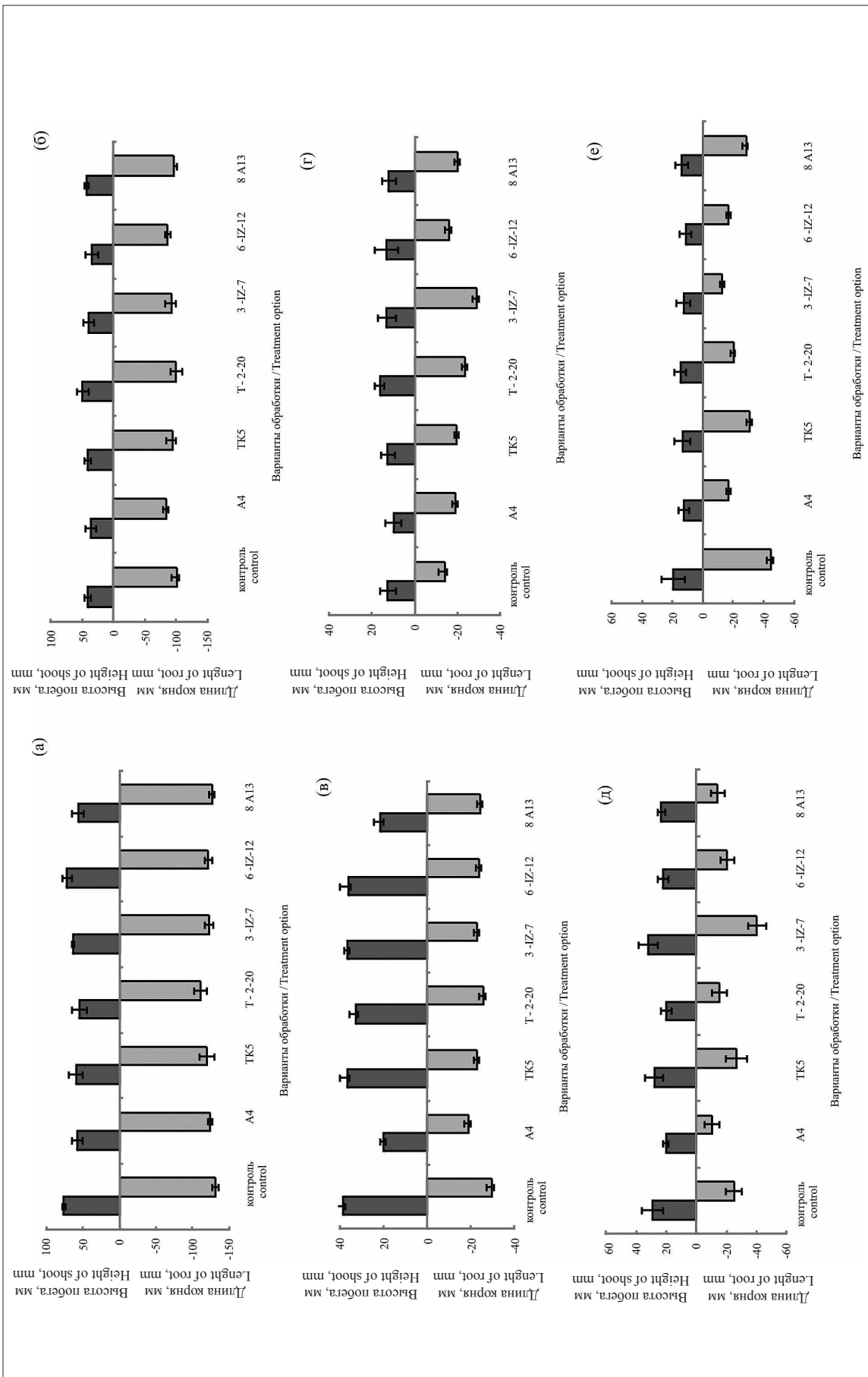


Рис. 3. Показатели линейного роста проростков пшеницы (а, б), клевера паннонского (в, г) и горчицы сарептской (д, е) в зависимости от обработки семян ГЖ стрептомицетов: исходной (а, в, д), в разведении водой 1:10 (б, г, е) / **Fig. 3.** Indicators of linear growth of wheat (а, б), Pannonian clover (в, г) and Sarepta mustard (д, е) seedlings depending on the treatment of seeds with streptomycetes' cultural liquid: initial (а, в, д), in water dilution 1: 10 (б, г, е)

штамма Т-2-20 снизились линейные размеры проростков горчицы (рис. 3). Остальные эффекты попарных взаимодействий стрептомицетов с тест-растениями оценивались как недостоверные ($p \leq 0,05$).

Заключение

В целом штаммы-кандидаты на роль биофунгицидов обладали гораздо более выраженной антифунгальной активностью, чем фитотоксическим действием. Избирательность ингибирующего и стимулирующего действия их метаболитов, а также выявление парадоксальных дозовых эффектов в отношении отдельных культур обуславливают необходимость более детального изучения влияния новых штаммов на протяжении всего периода вегетации растений, с учётом выхода хозяйственной части растительной продукции. Компенсация фитоингибирующего эффекта возможна путём корректировки рабочей дозы, а также адресного использования биофунгицидов в посевах культур, не проявивших чувствительности к данному биоконтрольному агенту.

Работа выполнена в рамках государственного задания № 0767-2019-0090.

References

- Ulloa-Ogaz A.L., Muñoz-Castellanos L.N., Nevárez-Moorillón G.V. Biocontrol of phytopathogens: Antibiotic production as mechanism of control // The battle against microbial pathogens: basic science, technological advances and educational programs / Ed. A. Méndez-Vilas. Formatex, 2015. P. 305–309.
- Kang J.E., Han J.W., Jeon B.J., Kim B.S. Efficacies of quorum sensing inhibitors, piericidin A and glucopiericidin A, produced by *Streptomyces xanthocidicus* KPP01532 for the control of potato soft rot caused by *Erwinia carotovora* subsp. *atroseptica* // Microbiological Research. 2016. V. 184. P. 32–41. doi: 10.1016/j.micres.2015.12.005
- Li Y., Kong L., Shen J., Wang Q., Liu Q., Yang W., You D. Characterization of the positive SARP family regulator PieR for improving piericidin A1 production in *Streptomyces piomogeeus* var. *hangzhouwanensis* // Synthetic and systems biotechnology. 2019. V. 4. No. 1. P. 16–24. doi: 10.1016/j.synbio.2018.12.002
- Chater K.F., Biro S., Lee K.J., Palmer T., Schrempf H. The complex extracellular biology of *Streptomyces* // FEMS microbiology reviews. 2010. V. 34. P. 171–198. doi: 10.1111/j.1574-6976.2009.00206.x
- Cohen M.F., Mazzola M. Resident bacteria, nitric oxide emission and particle size modulate the effect of *Brassica napus* seed meal on disease incited by *Rhizoctonia solani* and *Pythium* spp. // Plant and Soil. 2006. V. 286. No. 1–2. P. 75–86. doi: 10.1007/s11104-006-9027-1
- Getha K., Vikineswary S., Wong W.H., Seki T., Ward A., Goodfellow M. Evaluation of *Streptomyces* sp. strain g10 for suppression of *Fusarium* wilt and rhizosphere colonization in pot-grown banana plantlets // Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology. 2005. V. 32. No. 1. P. 24–32. doi: 10.1007/s10295-004-0199-5
- Vatsa-Portugal P., Aziz A., Rondeau M., Villaume S., Morjani H., Clément C., Ait Barka E. How *Streptomyces anulatus* primes grapevine defenses to cope with gray mold: A study of the early responses of cell suspensions // Frontiers in Plant Science. 2017. V. 8. P. 1043. doi: 10.3389/fpls.2017.01043
- Vijayabharathi R., Gopalakrishnan S., Sathya A., Kumar M.V., Srinivas V., Mamta S. *Streptomyces* sp. as plant growth-promoters and host-plant resistance inducers against *Botrytis cinerea* in chickpea // Biocontrol Science and Technology. 2018. V. 28. No. 12. P. 1140–1163. doi: 10.1080/09583157.2018.1515890
- Wink J., Mohammadipanah F. Biology and biotechnology of Actinobacteria // International Publishing / Ed. J. Hamed. Berlin: Springer, 2017. P. 395. doi: 10.1007/978-3-319-60339-1
- Olanrewaju O.S., Babalola O.O. *Streptomyces*: implications and interactions in plant growth promotion // Applied Microbiology and Biotechnology. 2019. V. 103. No. 3. P. 1179–1188. doi: 10.1007/s00253-018-09577-y
- Vurukonda S.S.K.P., Giovanardi D., Stefani E. Plant growth promoting and biocontrol activity of *Streptomyces* spp. as endophytes // International Journal of Molecular Sciences. 2018. V. 19. No. 4. P. 952. doi: 10.3390/ijms19040952
- Chaves J.V., Ojeda C.P.O., da Silva I.R., de Lima Procopio R.E. Identification and phylogeny of *Streptomyces* based on gene sequences // Research Journal of Microbiology. 2018. V. 13. P. 13–20. doi: 10.3923/jm.2018.13.20
- Olsen G.J., Woese C.R. Ribosomal RNA: a key to phylogeny // The FASEB Journal. 1993. V. 7. No. 1. P. 113–123. doi: 10.1096/fasebj.7.1.8422957
- Labeda D.P., Goodfellow M., Brown R., Ward A.C., Lanoot B., Vannanneyt M., Tamura T. Phylogenetic study of the species within the family *Streptomycetaceae* // Antonie Van Leeuwenhoek. 2012. V. 101. No. 1. P. 73–104. doi: 10.1007/s10482-011-9656-0
- Komaki H., Tamura T. Reclassification of *Streptomyces castelarensis* and *Streptomyces sporoclivatus* as later heterotypic synonyms of *Streptomyces antimycoticus* // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2020. V. 70. No. 2. P. 1099–1105. doi: 10.1099/ijsem.0.003882
- She W., Sun Z., Yi L., Zhao S., Liang Y. *Streptomyces alfalfae* sp. nov. and comparisons with its closest taxa *Streptomyces silaceus*, *Streptomyces flavofungini* and *Streptomyces intermedius* // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2016. V. 66. No. 1. P. 44–49. doi: 10.1099/ijsem.0.000671

17. Moretti A., Susca A., Mulé G., Logrieco A.F., Proctor R.H. Molecular biodiversity of mycotoxigenic fungi that threaten food safety // International Journal of Food Microbiology. 2013. V. 167. No. 1. P. 57–66. doi: 10.1016/j.ijfoodmicro.2013.06.033

18. Colombo E.M., Kunova A., Cortesi P., Saracchi M., Pasquali M. Critical assessment of *Streptomyces* spp. Able to control toxigenic *Fusaria* in cereals: a literature and patent review // International Journal of Molecular Sciences. 2019. V. 20. No. 24. P. 6119. doi: 10.3390/ijms20246119

19. Lorito M., Woo S.L. *Trichoderma*: a multi-purpose tool for integrated pest management // Principles of plant-microbe interactions. Springer, Cham, 2015. P. 345–353. doi: 10.1007/978-3-319-08575-3_36

20. Trevisan S., Botton A., Vaccaro S., Vezzaro A., Quaggiott S., Nardi S. Humic substances affect *Arabidopsis* physiology by altering the expression of genes involved in primary metabolism, growth and development // Environmental and Experimental Botany. 2011. V. 74. P. 45–55. doi: 10.1016/j.envexp-bot.2011.04.017