

Микробы-антагонисты против фитопатогенных бактерий и грибов (обзор)

© 2022. Л. И. Домрачева^{1,2}, д. б. н., профессор,
С. Г. Скугорева¹, к. б. н., н. с., П. А. Стариков², аспирант,
Е. А. Горностаева³, к. б. н., доцент,
Т. Я. Ашихмина^{1,3}, д. т. н., профессор, г. н. с., зав. лабораторией,
¹Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения
Российской академии наук,
167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,
²Вятский государственный агротехнологический университет,
610017, Россия, г. Киров, Октябрьский проспект, д. 133,
³Вятский государственный университет,
610000, Россия, г. Киров, ул. Московская, д. 36,
e-mail: dli-alga@mail.ru

Мировое сельское и лесное хозяйство несёт огромный ущерб от инфекционных болезней, вызываемых в основном фитопатогенными грибами и бактериями. Гибель растений наступает вследствие способности фитопатогенов продуцировать гидролитические экзоферменты, разрушающие покровные барьеры растительной клетки. Кроме того, в заражённой клетке возникают патологические процессы, обусловленные синтезом токсинов и способностью паразитов блокировать определённые метаболические реакции. Опасность инфекций состоит не только в гибели урожая на корню и в процессе его хранения, но и в сохранности токсинов, оказывающих сильное специфическое действие на организм человека и животных, употребляющих в пищу и корм продукты, содержащие токсины, многие из которых не разрушаются даже в процессе термической обработки.

Наиболее известны способы защиты растений от инфекций, связанные с применением пестицидов, использование которых имеет ряд отрицательных последствий. Альтернативой химическим средствам защиты уже более 50 лет служат микробы-антагонисты различных систематических групп. Благодаря выделению антибиотиков и других биологически активных веществ, они способны ограничивать численность фитопатогенов, могут конкурировать за пространство на корнях растений и выступать в качестве барьера на пути проникновения вредных микробов внутрь растительной клетки. Круг микробов-антагонистов широк, включает представителей как прокариотов (грамположительные и грамотрицательные бактерии рр. *Bacillus*, *Streptomyces*, *Pseudomonas*, цианобактерии), так и эукариотов, в первую очередь, микромицетов р. *Trichoderma*.

Ключевые слова: болезни растений, эпифитотии, микробный антагонизм, механизмы антагонистических взаимодействий, биологическая защита.

Microbes-antagonists against of phytopathogenic bacteria and fungi (review)

© 2022. L. I. Domracheva^{1,2} ORCID: 0000-0002-7104-3337, S. G. Skugoreva¹ ORCID: 0000-0002-5902-5187,
P. A. Starikov² ORCID: 0000-0002-3205-6696, E. A. Gornostaeva³ ORCID: 0000-0003-4888-5736,
T. Ya. Ashikhmina^{1,3} ORCID: 0000-0003-4919-0047
¹Institute of Biology of the Komi Science Centre
of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,
²Vyatka State Agrotechnological University,
133, Oktyabrskiy Prospekt, Kirov, Russia, 610017,
³Vyatka State University,
36, Moskovskaya St., Kirov, Russia, 610000,
e-mail: dli-alga@mail.ru

in the infected cell due to the synthesis of toxins and the ability of parasites to block certain metabolic reactions. The danger of infections lies not only in the death of the crop on the vine and during its storage, but also in the preservation of toxins that have a strong specific effect on the human body and animals that eat and feed products containing toxins, many of which are not destroyed even during heat treatment.

The most well-known methods of protecting plants from infections associated with the use of pesticides, the use of which has a number of negative consequences. Antagonist microbes of various systematic groups have been serving as an alternative to chemical means of protection for more than 50 years. Due to the release of antibiotics and other biologically active substances, they are able to suppress the reproduction of pathogens, can compete for space on the roots of plants and act as a barrier against the penetration of harmful microbes into the plant cell. The range of microbial antagonists is wide, including representatives of both prokaryotes (gram-positive and gram-negative bacteria of genera *Bacillus*, *Streptomyces*, *Pseudomonas*, cyanobacteria) and eukaryotes, primarily micromycetes g. *Trichoderma*.

Keywords: plant diseases, epiphytotic, microbial antagonism, mechanisms of antagonistic interactions, biological protection.

В настоящее время насчитывается около 500 тыс. видов растений, из которых примерно 100 видов выращивают как основные продовольственные и технические культуры. При этом одной из основных причин возникновения эпифитотий является возделывание монокультур, восприимчивых к возбудителю инфекции на обширных территориях, где его распространение происходит быстро от растения к растению. Эпифитотии наносят значительный урон, а если поражаются культуры, являющиеся основным продуктом питания людей, то последствия могут быть катастрофическими [1].

По данным продовольственной и сельскохозяйственной организации ООН – Food and Agriculture Organization (FAO) потери, связанные с заболеваниями и снижением качества сельскохозяйственной продукции в процессе хранения, составляют 30–40%. Согласно данным за 2021 г., экономические потери от болезней растений превышают 220 млрд долларов США в год [2].

Опасность болезней сельскохозяйственных культур выражается не только в гибели растений или потерях урожая, но и в снижении его качества из-за загрязнения сельскохозяйственной продукции токсинами бактериального и грибного происхождения.

С болезнями растений человечество сталкивалось с незапамятных времён. Например, в средние века эпидемии «Антониевого огня» были вызваны отравлениями людей токсинами гриба спорыньи (*Claviceps purpurea*), паразитирующего на озимой пшенице и ржи [3]. При попадании в организм человека алкалоиды спорыньи вызывают длительные спазмы гладкой мускулатуры, судороги, расстройства нервной системы, а при больших дозах вызывают летальный исход [4].

В середине XIX века во многих странах Западной Европы появился фитофтороз картофеля (*Phytophthora infestans*), что стало

причиной голода в Ирландии в 1845–1849 гг. [5]. В 1880 г. эпифитотия ржавчины (*Hemileia vastatrix*) погубила весь урожай кофе на острове Цейлон. В XIX веке во Франции эпифитотия оидиума винограда (*Uncinula necator*) привела к резкому снижению производства вина (до 80%) [3].

В настоящее время фитосанитарная обстановка в агроценозах, в том числе и на территории России, характеризуется эпизодическими вспышками инфекционных заболеваний, вызванных различными патогенами. Так, по данным 2016–2018 гг. [6] в посевах зерновых культур в России существует риск развития септориоза (р. *Septoria*) с опасностью снижения продуктивности на 30%, мучнистой росы (*Blumeria graminis*) – на 20%, бурой ржавчины (*Puccinia recondita*) – на 17%, головни (рр. *Tilletia*, *Urocystis*, *Ustilago*) – на 20–30%. Потери урожая при поражении риса пирикулярриозом (*Pyricularia oryzae*) составляют 90%; картофеля фитофторозом (*Phytophthora infestans*) – 70% и более [7].

Фузариоз (р. *Fusarium*) зерна – широко распространённое в мире заболевание, снижающее урожай на 50% и более. Анализ фитосанитарного состояния семян яровой пшеницы из Новосибирской, Томской, Кемеровской, Тюменской областей, Алтайского и Красноярского краёв за период 2012–2018 гг. показал, что все партии зерна инфицированы фузариями, причём заражённость отдельных партий составляла 60–70%, многократно превышая порог вредоносности (10%), что соответствовало уровню сильной эпифитотии [8].

При заражении фузариевыми грибами продовольственного зерна главной опасностью становится способность возбудителей синтезировать микотоксины (зеараленон, трихотеценовые микотоксины и др.), которые приводят к возникновению серьёзных заболеваний у человека и животных [9, 10].

Громадные потери терпит от инфекционных болезней и лесное хозяйство. Микозы широко распространены, очень вредоносны и причиняют лесному хозяйству большой ущерб. Среди основных возбудителей болезней семян и саженцев хвойных можно назвать представителей рр. *Fusarium*, *Rhizoctonia*, *Alternaria*, *Pythium* [11, 12].

Цель работы – на основе анализа литературных данных оценить возможности отдельных групп микробов-антагонистов противостоять болезням растений, вызываемых фитопатогенными микромицетами и бактериями.

Объекты и методы исследования

Объектом литературного обзора является анализ биохимических и физиологических возможностей микробов-антагонистов, способных подавлять развитие фитопатогенов и тем самым обеспечивать защиту растений от инфекционных заболеваний. Для обзора использованы литературные источники (1956–2021 гг.) из базы данных научной электронной библиотеки eLIBRARY.RU, включающей публикации ведущих отечественных и зарубежных учёных-исследователей по этой тематике. Поиск источников проводили на сайте eLIBRARY.RU, а также при помощи поисковых систем Яндекс и Google по поисковым запросам на русском языке: «фитопатогены», «микробы-антагонисты», «эпифитотии», «механизм инфекции», а также на английском языке: «phytopathogens», «antagonistic microorganisms», «epiphytotics», «mechanism of infection». Найденную информацию анализировали в соответствии с заявленными разделами статьи.

Физиологические и биохимические возможности фитопатогенов в развитии инфекционного процесса у растений

Паразитизм как биологическое явление является прогрессивной тенденцией у организмов, которая позволяет им расширять пищевую и территориальную базу. В некоторых случаях люди сознательно используют паразитов для борьбы с нежелательными организмами, в частности, для подавления численности грызунов и насекомых-вредителей. В то же время паразитизм представляет огромную опасность при заражении людей, животных и растений. Выделяют особую группу паразитов – микробов-фитопатогенов, среди которых

есть факультативные (оппортунистические формы) и облигатные. Началом паразитических, как и мутуалистических отношений, является колонизация поверхности корней и надземной части растений как специфической среды обитания, богатой питательными веществами за счёт выделения значительного количества экзометаболитов, среди которых встречаются аминокислоты, органические кислоты, сахара [13]. Однако в случае мутуализма возникает взаимовыгодное сожительство, тогда как при паразитизме пользу от сожительства получает только один партнёр, угнетая организм хозяина. Основой проникновения внутрь и дальнейшего развития фитопатогенов является синтез экзоферментов (целлюлаз, амилаз, пектиназ, протеаз), гидролизующих наружные покровы и компоненты цитоплазматической мембраны растительной клетки [13, 14].

Фитопатогены очень разнообразны и многочисленны. Среди эукариотов наиболее распространёнными и опасными являются микромицеты [15]. По ориентировочным подсчётам существует не менее 10000 видов фитопатогенных грибов [16].

Микозы растений – одна из самых распространённых причин гибели посевов в сельском хозяйстве. Основными возбудителями заболеваний растений являются представители рр. *Fusarium*, *Alternaria*, *Microdochium*, *Phytophthora* и др. [17].

В зависимости от стратегии, к которой прибегают грибы для «захвата» растения-хозяина, их делят на 3 группы:

- некротрофы убивают клетки растительных тканей, после чего заселяют поражённый участок и поглощают из него питательные вещества;
- биотрофы извлекают необходимые вещества непосредственно из живых клеток;
- гемибитрофы сначала питаются биотрофно, а после гибели заражённых тканей продолжают жить на них как некротрофы [18].

На сегодняшний день большое количество исследований посвящено заболеваниям и токсикозам, связанным с развитием грибов р. *Fusarium* [19–22]. Существенную опасность представляют фузариотоксины (Т-2 токсин, НТ-2 токсин, дезоксиневаленол, ниваленол и др.). Доказано, что фузариин способны продуцировать свыше 150 токсинов. При этом некоторые токсины оказывают одинаковое воздействие на клетки растений, животных и человека, другие обладают специфическим

воздействием на организмы различных систематических групп. Основные воздействия фузариотоксинов на растительную клетку проявляются в повреждении ДНК, блокаде клеточного цикла, возникновении окислительного стресса, ингибировании синтеза белка, нарушении процесса фотосинтеза с последующим возникновением некрозов тканей и органов.

Грибы р. *Fusarium* способны колонизировать кортикальный слой клеток, поражать сосуды. Гифы заселяют сначала межклеточное пространство, а затем внедряются в клетки. Обилие внутри- и внеклеточных гиф приводит к коллапсу остальных неинфицированных клеток. Затем гифы разрывают эпидермис и формируют воздушный мицелий [23].

Помимо микозов, растения страдают и от бактериозов. К фитопатогенным относят 150–200 видов бактерий [16]. Среди них одним из самых распространённых фитопатогенов на европейской части России является возбудитель базального бактериоза зерновых *Pseudomonas syringae*. Этот вид способен поражать до 70% урожая некоторых сортов пшеницы и ячменя [24].

Стратегии колонизации бактериями организма хозяина достаточно разнообразны: от разрушения клеток литическими ферментами до внедрения в геном растения части своей плазмидной ДНК [25].

Внешне болезни у растений могут проявиться в различных формах: в виде гнили, мумификации, увядания, налётов. Многие возбудители болезней вызывают у растений образование галлов, вздутий, наростов, приводят к гипертрофии, гипер- и гипоплазии, дегенерации и некрозу [26].

Одним из перспективных путей выявления бактерий-фитопатогенов и их антагонистов является метод дрим-генотипирования (двойного расщепления и избирательного мечения), разработанный в последние годы, который позволяет идентифицировать возбудителей заболевания с полной характеристикой их наследственного материала [27]. Используя данный метод, авторам удалось изучить генетические профили бактерий-фитопатогенов рр. *Pseudomonas*, *Pectobacterium* и их антагонистов *Bacillus subtilis*.

Изучение экологии, физиологических и биохимических особенностей фитопатогенов даёт возможность отбирать наиболее эффективные штаммы микробов-антагонистов для борьбы с инфекциями растений.

Физиологические и биохимические возможности микробов-антагонистов в подавлении фитопатогенов

В системе интегрированной защиты растений, включающей правильную систему земледелия, агротехнику и селекцию иммунных сортов, разумное применение пестицидов, необходимо шире использовать биологические методы защиты растений [28, 29]. Поиск микробов-антагонистов начался сравнительно давно и продолжается до сих пор [30, 31]. В этом плане остаются наиболее популярными представители рр. *Pseudomonas* [32–34] и *Bacillus* [35–37]. Анализ метаболитов этих бактерий показал, что, помимо антибиотиков, важную роль в защите растений от болезней играют липопептиды, подавляющие рост и развитие родственных фитопатогенных видов и обладающие более широким спектром биоцидного действия (бактерицидное, фунгицидное, инсектицидное и противовирусное) [38].

Сильнейшим антагонистическим потенциалом против фитопатогенов обладают и древнейшие организмы планеты – цианобактерии (ЦБ). Цианобактерии способны синтезировать и выделять в окружающую среду значительное количество разнообразных биологически активных веществ. В состав экссудатов ЦБ входят полисахариды, сахара, органические кислоты, пептиды, аминокислоты, алкалоиды, токсины, антибиотики, сапонины, фенольные соединения [39–42]. Экзометаболиты различной химической природы характерны как для водных, так и для почвенных форм ЦБ. Существенный практический интерес представляют штаммы почвенных ЦБ, синтезирующие внеклеточные вещества антигрибного действия. Фунгицидная активность доказана у многих видов ЦБ, относящихся к рр. *Nostoc*, *Fischerella*, *Anabaena* [43, 44]. Установлено, что высокая степень антагонистической активности по отношению к фитопатогенным бактериям и грибам характерна для таких экзометаболитов ЦБ, как липопептид ностокофунгицидин, циклический полимер парсигин, алкалоиды амбигол А, амбигол Б и фишереллин. При этом степень антагонистической активности ЦБ усиливается в процессе формирования многовидовых биоплёнок.

Ещё одной уникальной группой природных антагонистов фитопатогенов являются мицелиальные прокариоты – актиномицеты. Проведены многочисленные исследования, показавшие возможность использования поч-

венных актиномицетов для биологического контроля фитопатогенов [45–48]. Существует определённое сходство микромицетов и актиномицетов по местообитаниям, спектру используемых ресурсов, кинетике роста, способности к образованию вторичных метаболитов. Хотя чаще всего биомасса актиномицетов в почве существенно меньше биомассы грибов, они в определённой степени способны регулировать развитие микромицетов, поселяясь не только на отмирающих гифах, но и угнетать прорастание спор фитопатогенных грибов, в частности, представителей р. *Fusarium*, вызывать многочисленные морфологические аномалии в развитии грибных гиф и, в конечном итоге, их лизис. Наиболее активно подобные процессы протекают в ризосфере. Ещё один аспект положительного действия актиномицетов в ризосфере заключается в том, что под их влиянием происходит возрастание устойчивости растений к заболеваниям за счёт активации системной приобретённой резистентности и индуцированной системной резистентности [49].

Механизмы, с помощью которых актиномицеты способствуют росту растений: повышение доступности питательных веществ, регуляция метаболизма растений, снижение экологического стресса, контроль фитопатогенов, улучшение текстуры почвы [50–52].

Среди механизмов антибиоза актиномицетов к фитопатогенам отмечают следующие: выделение гидролитических экзоферментов (хитиназа, глюканаза), антибиотиков, сидерофоров, АЦК-деаминаз. Известны также примеры гиперпаразитизма, обусловленного возможностью развития актиномицетов на мицелии грибов с последующим лизисом [45].

Выделение активных штаммов актиномицетов продолжается не только из различных типов почв. Существуют исследования, в которых обнаружен антагонизм актиномицетов против фитопатогенов *Alternaria solani*, *Aspergillus flavus*, *Rhizoctonia solani*, *Sclerotium* spp., изолированных с кутикулы тела обитающих в Мексике муравьёв, разводящих для прокорма «грибные сады» [53, 54].

Среди микробов-антагонистов, используемых для создания биопрепаратов, имеются явные лидеры, к числу которых, например, относятся грибы р. *Trichoderma*. Наряду с антимикробными свойствами, некоторые представители данного рода способны стимулировать рост растений за счёт продукции гормонов [55] и участия в мобилизации труднодоступных почвенных элементов питания [56]. Одно из

наиболее экономически значимых направлений использования триходермы в земледелии связано с её антимикробными свойствами. В настоящее время известно 200 вторичных метаболитов грибов р. *Trichoderma*, часть которых обладает высокой биологической активностью [57].

Прямой паразитизм, конкуренция и антибиоз – это те ключевые биологические стратегии, которые представители р. *Trichoderma* используют для контроля распространения фитопатогенов [58].

В основе механизма формирования паразитических отношений лежит способность некоторых штаммов *Trichoderma* spp. к прямой атаке других биологических видов и использованию их как источника питания [59]. Прежде всего, эта способность триходермы развита в отношении других микромицетов, поэтому данное явление получило название «микопаразитизм». В основе этого сложного процесса – несколько ключевых стадий. Проявлению прямого паразитизма предшествует хемотропизм, когда гифы триходермы начинают активно разветвляться и расти в сторону организма-мишени. За этим этапом следует специфичное распознавание, обусловленное способностью углеводов клеточной стенки триходермы специфически связываться с лектинами мишени. Затем происходит обвивание гиф хозяина гифами *Trichoderma* и последующее формирование апрессорий – специализированных видоизменений мицелия, которые содержат большие количества осмотически активных соединений. Апрессории запускают процесс пенетрации мишени, после чего происходит атака её клеточного аппарата за счёт секреции паразитом глюканаз, хитиназ и протеаз, лизирующих клеточную стенку. Отмечается, что ферменты триходермы даже в условиях *in vitro* способны угнетать развитие ряда фитопатогенов. В частности, хитиназа *T. asperellum* в экспериментах значительно подавляла рост *Colletotrichum* sp. (около 95%) и *Sclerotium rolfii* (около 97%) [60]. Кроме того, проведены лабораторные опыты с использованием препаратов ферментов *Trichoderma* spp., которые показали, что обработанные яблоки в хранилище меньше поражаются *Bacillus cinerea*, а в тепличных условиях снижается процент поражения клубники микромицетами р. *Colletotrichum* [61]. Это открывает перспективу разработки и производства ферментных препаратов для защиты растений, наряду с живыми культурами триходермы.

Следующим ключевым механизмом био-контроля является формирование конкурентных взаимоотношений между грибами р. *Trichoderma* и другими микроорганизмами, включая фитопатогенные виды. В природе представители *Trichoderma* spp. конкурируют с патогенами растений не только за питательные вещества, количество которых в окружающей среде сильно лимитировано, но и за биологические ниши или места колонизации в ризосфере растений. Развитая способность к мобилизации и поглощению питательных веществ из почвы является важным конкурентным преимуществом грибов р. *Trichoderma* в сравнении с прочими представителями ризосферной микробиоты [58].

Один из основных механизмов конкуренции связан с продукцией сидерофоров грибами р. *Trichoderma*. Эти низкомолекулярные биологически активные вещества обеспечивают способность триходермы к эффективному поглощению нерастворимых соединений железа из почвы [62]. Данный механизм не только улучшает обеспеченность растений ионами железа, но и позволяет триходерме препятствовать поглощению этого элемента фитопатогенами. В частности, харзиановая кислота, продуцируемая одним из штаммов *T. harzianum* и выступающая в качестве сидерофора, показала антимикробную активность в отношении таких грибов, как *Pythium irregulare*, *Sclerotinia sclerotiorum* и *Rhizoctonia solani* [63].

Для биологического контроля фитопатогенов ряд штаммов *Trichoderma* spp. использует механизм секреции низкомолекулярных антимикробных соединений, т. е. процесс антибиоза. Последний связан со способностью триходермы к синтезу ряда вторичных метаболитов с высокой антибиотической активностью, которые подразделяются на такие основные группы, как пептаиболы, поликетиды и терпены [58].

Пептаиболы являются наиболее изученными соединениями с антибиотическими свойствами, продуцируемыми грибами р. *Trichoderma*. Это вещества полипептидной природы с молекулярной массой 500–2000 Да, которые содержат непротеиногенные аминокислоты, преобладающей из которых является гомоаланин [64]. За счёт своей амфипатической природы, а именно, наличия ацетилированного N-конца и C-конца, содержащего аминспирты, пептаиболы способны формировать потенциалзависимые ионные каналы в мембранах клетки-мишени,

что приводит к гибели последней [58]. Среди видов, продуцирующих пептаиболы с антимикробными свойствами, выделяются *T. koningii*, *T. harzianum*, *T. longibrachiatum*, а также *T. asperellum* [64].

В последнее время проводятся исследования антибиотических свойств не только водорастворимых веществ, но летучих органических соединений, продуцируемых представителями *Trichoderma* spp. Для изучения активности летучих соединений были протестированы специальные камеры, которые позволяют исключить воздействие прочих метаболитов на исследуемые культуры. В частности, описаны эксперименты, доказывающие, что накопление таких соединений в атмосфере камеры оказывало влияние на рост культур фитопатогенов в условиях отсутствия вентиляции [65]. Таким образом, поиск и исследование летучих антибиотических соединений триходермы открывает перспективу создания новых биофумигантов для защиты от патогенных грибов.

В настоящее время в мире имеется более 50 зарегистрированных препаратов на основе триходермы. При изучении триады взаимоотношений грибы р. *Trichoderma* – высшие растения – фитопатогены получено много данных о том, каким образом эти грибы находят возбудитель, взаимодействуют с растением и защищают себя от токсикантов [61].

Заключение

В данном обзоре приведена краткая характеристика основных механизмов паразитизма фитопатогенов, а также основы антагонистической активности агрономически полезных микробов против возбудителей болезней растений.

Многочисленными исследованиями доказано, что основными путями поражения растительных клеток является выделение ферментов, разрушающих структуры клеток, и синтез токсинов, нарушающих процессы метаболизма растительной клетки.

Среди методов защиты растений от фитопатогенов в течение нескольких десятилетий используются микробы-антагонисты различной систематической принадлежности. Среди антагонистов известны представители прокариотов и эукариотов. Наиболее активные прокариоты-антагонисты, используемые для создания биопрепаратов, – это представители рр. *Bacillus* и *Pseudomonas*. Большим антагонистическим потенциалом обладают предста-

вители отдельных родов ЦБ и актиномицетов. К эукариотным антагонистам, в первую очередь, относятся микромицеты из р. *Trichoderma*. Все известные антагонисты фитопатогенов обладают свойствами, позволяющими им задерживать развитие или убивать болезнетворные микробы. К таким свойствам относится способность синтезировать антибиотики, экзоферменты, сидерофоры, АЦК-деаминазу. Подобная активность антагонистов является основой для создания биопрепаратов в защите растений от инфекций. Неслучайно в мировой практике сельского хозяйства биопрепараты на основе микробов-антагонистов находят широкое применение.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН по теме «Структура и состояние компонентов техногенных экосистем подзоны южной тайги», номер государственной регистрации в ЕГИСУ № 1220401000325.

References

1. Minnakhmetova L.T., Minnakhmetov R.R., Misbakhov A.A., Sitdikova A.A. Biological emergencies. Kazan: Vestfalika, 2013. 123 p. (in Russian).
2. Food and Agriculture Organization of the United Nations. New standards to curb the global spread of plant pests and diseases [Internet resource] <https://www.fao.org/news/story/en/item/1187738/icode/> (Accessed: 22.12.2021).
3. Savary S., Ficke A., Aubertot J.-N., Clayton H. Crop losses due to diseases and their implications for global food production losses and food security // *Food Sec.* 2012. V. 4. P. 519–537. doi: 10.1007/s12571-012-0200-5
4. Glazer G., Myers K.A., Davies E.R. Ergot poisoning // *Postgraduate Medical Journal.* 1966. V. 42. No. 491. P. 562–568. doi: 10.1136/pgmj.42.491.562
5. Haas B.J., Kamoun S., Zody M.C., Jiang R.H.Y., Handsaker R.E. Genome sequence and analysis of the Irish potato famine pathogen *Phytophthora infestans* // *Nature.* 2009. V. 461. P. 393–398. doi: 10.1038/nature08358
6. Zakharenko V.A. Economics of assessing the manifestation of mycoses and anticipating epiphytotics of strategic crops // *Dostizheniya nauki i tekhniki APK.* 2020. V. 34. No. 12. P. 95–98 (in Russian). doi: 10.24441/0235-2451-2020-11216
7. Ordobaev B.S., Abdikeev S.S., Musuralieva D.N. Biological emergencies, preventive measures and methods of protection: an educational and methodological manual. Belgorod: KRSU, 2015. 60 p. (in Russian)
8. Toropova E.Yu., Vorobieva I.G., Mustafina M.A., Selyuk M.P. Fungi of the genus *Fusarium* on wheat grain in Western Siberia [Internet resource] <https://glavagronom.ru/articles/griby-roda-fusarium-na-zerne-pshenicy-v-zapadnoi-sibiri> (in Russian) (Accessed: 22.12.2021).
9. Monastyrsky O.A. Mycotoxins – a global problem of food and feed safety // *Agrokhimiya.* 2016. No. 6. P. 67–71 (in Russian).
10. Gagkaeva T.Yu., Gavrilova O.P., Orina A.S. First detection of *Fusarium globosum* in small grain cereals on Ural and Siberian territory // *Vestnik zashchity rasteniy.* 2019. V. 1 (99). P. 10–18 (in Russian). doi: 10.31993/2308-6459-2019-1(99)-10-18
11. Koshnikov V.I., Fedorovich E.E. Microbiology of soil and seedlings in Scots pine crops // *Plant pests and diseases: Mezhdunarodnyy sbornik nauchnykh trudov.* Novosibirsk: Novosibirskiy Gosudarstvennyy Agrarnyy universitet, 2000. P. 79–83 (in Russian).
12. Litovka Yu.A., Gromovych Yu.I. Species composition and pathogenicity of fungi of the genus *Fusarium* on seedlings of coniferous species in forest nurseries of Central Siberia // *Mycology and Phytopathology.* 2008. V. 42. No. 1. P. 35–42 (in Russian).
13. Aleandri M.P., Chilosi G., Magro P. Pectolytic enzymes produced by *Fusarium culmorum* *in vitro* and during colonization of wheat seedlings // *J. Plant Pathol.* 2004. V. 86. No. 4. Article No. 295.
14. Ievleva E. V., Revina T.A., Kudryavtseva N.N., Sofin A.V., Valueva T.A. Extracellular proteinases of the phytopathogenic fungus *Fusarium culmorum* // *Applied Biochemistry and Microbiology.* 2006. V. 42. No. 3. P. 338–344 (in Russian).
15. Evdokimova E. Infectious diseases of plants // *Journal “Zelenayastrela”* [Internet resource] <https://zstrela.ru/projects/magazine/sections/bolezni-i-vrediteli/infekcionnye-bolezni-rasteniy> (Accessed: 22.12.2021) (in Russian).
16. Pérez-García A., Romero D., Zerriouh H., de Vicente A. Biological control of phytopathogenic fungi by aerobic endospore-formers // *Endospore-forming Soil Bacteria. Soil Biology / Eds. N. Logan, P. Vos.* Berlin: Springer-Verlag, 2011. V. 27. P. 157–180. doi: 10.1007/978-3-642-19577-8_8
17. Levitin M.M. Phytopathogenic fungi and human diseases // *Zashchita i karantin rasteniy.* 2009. V. 1. P. 24–25 (in Russian).
18. Chikin Yu.A. General phytopathology. Tomsk: Tomsk State University, 2001. Part 1. 170 p. (in Russian).
19. Logrieco A., Mule G., Moretti A., Bottalico A. Toxigenic *Fusarium* species and mycotoxins associated with maize ear in Europe // *Mycotoxins in Plant Disease.* 2002. V. 108. No. 7. P. 597–609. doi: 10.1023/a:1020679029993
20. Domracheva L., Trefilova L., Fokina A. *Fusaria*: biological control and sorption capabilities. LAP: Lambert Academic Publishing, 2013. 182 p. (in Russian).
21. Ochapkina V.Yu., Khanzhin A.A. Ecological and epidemiological significance of micromycetes of the genus *Fusarium* // *Theoretical and Applied Ecology.* 2012. No. 2. P. 5–14 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2012-2-005-014

22. Domracheva L.I., Fokina A.I., Skugoreva S.G., Ashikhmina T.Ya. Two sides of soil fungi of the genus *Fusarium* and their metabolites: danger to biota and the possibility of use in biotechnology (review) // Theoretical and Applied Ecology. 2021. No. 1. P. 6–15 (in Russian). doi: 10.25750/19954301-2021-1-006-015
23. Brown N.A., Urban N.M., Van de Meene A.M.L., Hammond-Kosac K. E. The infection biology of *Fusarium graminearum*: defining the pathways of spikelet colonization in wheat ears // Fungal Biology. 2010. V. 114. No. 7. P. 555–571. doi: 10.1016/j.funbio.2010.04.006
24. Ignatov A. Bacterioses in Russia: the threat is real [Internet resource] <https://www.agroxxi.ru/gazeta-zaschita-rastenii/zrast/bakteriozy-v-rossii-ugroza-realna.html> (Accessed: 22.12.2021) (in Russian).
25. Zheldakova R.A., Myamin V.E. Phytopathogenic microorganisms. Minsk: BSU, 2006. 116 p. (in Russian).
26. Abdulkhair W.M., Alghuthaymi M.A. Plant pathogens // Plant Growth / Ed. E.C. Rigobelo. Intech Open, 2016. 232 p. [Internet resource] <https://www.intechopen.com/chapters/52387> (Accessed: 22.12.2021). doi: 10.5772/65325
27. Terletskiy V.P., Lazarev A.M., Novikova I.I., Boykova I.V., Zeyruk V.N. On dream genotyping of pathogens of potato bacterioses, their antagonists and destructor bacteria for solving problems of plant protection and ecology // Agricultural Biology. 2021. V. 56. No. 5. P. 910–923 (in Russian). doi: 10.15389/agrobology.2021/5/910rus
28. Cycoń M., Piotrowska-Seget Z. Response of soil microflora to pesticides introduced into soil: a review // Pestycydy. 2007. No. 1–2. P. 63–82. doi: 10.1201/b11864-12
29. Protection of plants from diseases / Ed. V.A. Shkalikov. Moskva: Koloss, 2010. 404 p. (in Russian).
30. Krasilnikov N.A. Soil microorganisms and higher plants. Moskva: Izdatelstvo AN SSSR, 1958. 465 p. (in Russian).
31. Pozdnyakov V.N. Soil bacteria-antagonists of phytopathogenic microflora // Biotechnology. 1998. No. 1. P. 29–32 (in Russian).
32. Smirnov V.V., Kiprianova E.A. Bacteria of the genus *Pseudomonas*. Kiev: Naukova dumka, 1990. 264 p. (in Russian).
33. Rafikova G.F., Korshunova T.Yu., Minnebaev L.F., Chetverikov S.P., Loginov O.N. A new bacterial strain *Pseudomonas korensis* IB-4 as a promising agent for the biological control of phytopathogens // Microbiology. 2016. V. 85. No. 3. P. 317–326 (in Russian).
34. Anokhina T.O., Siunova T.V., Sizova O.I., Zakharchenko N.S., Kochetkov V.V. Rhizospheric bacteria of the genus *Pseudomonas* in modern agrobiotechnologies // Agrochemistry. 2018. No. 10. P. 54–66 (in Russian).
35. Shternshis M.V., Belyaev A.A., Shtatova T.V., Lutov V.I., Lelyak A.I. Strains of bacteria of the genus *Bacillus* as a potential basis for biological preparations for the control of diseases of berry crops // Dostizheniya nauki i tekhniki APK. 2011. No. 10. P. 8–10 (in Russian).
36. Abd-Allah E.F., Ezzat S.M., Tohamy M.R. *Bacillus subtilis* as an alternative biologically based strategy for controlling *Fusarium* wilt disease tomato: A histological study // Phytoparasitica. 2007. V. 35. No. 5. P. 474–478. doi: 10.1007/bf03020606
37. Sidorova T.M., Asaturova A.M., Khomyak A.I. Biologically active metabolites of *Bacillus subtilis* and their role in the control of phytopathogenic microorganisms // Agricultural Biology. 2018. V. 53. No. 1. P. 29–37 (in Russian).
38. Maksimov I.V., Singkh B.P., Cherepanova E.A., Burkhanova G.F., Khayrullin R.M. Prospects for the use of bacteria – producers of lipopeptides for plant protection (review) // Applied Biochemistry and Microbiology. 2020. V. 56. No. 1. P. 19–34 (in Russian).
39. Namikoshi M., Rinehart K.L. Bioactive compounds produced by cyanobacteria // Journal of Industrial Microbiology. 1996. V. 17. No. 5–6. P. 373–384. doi: 10.1007/BF01574768
40. Sing S., Kate B.N., Banerjee U.C. Bioactive compounds from cyanobacteria and cicroalgae: an overview // Critical Reviews in Biotechnology. 2005. V. 25. P. 73–95. doi: 10.1080/07388550500248498
41. Bhattacharyya S., Deep P.R., Nayak B., Panigrahi M., Mohapatra B. Antimicrobial activity of two diazotropic cyanobacteria against *Staphylococcus aureus* // Int. J. Med. Aromat. Plants. 2013. V. 42. No. 2. P. 283–292.
42. Devi K.M., Mehta S.K. Antimicrobial activity and GC-MS analysis of freshwater cyanobacterium *Fischerella ambigua* // World J. of Pharmaceutical and Medical Research. 2016. V. 2. No. 5. P. 199–208. doi: 10.20546/ijemas.2018.701.409
43. Domracheva L.I., Fokina A.I., Kovina A.L., Ashikhmina T.Ya. Exometabolites of soil cyanobacteria as a survival strategy in natural and technogenically disturbed ecosystems // Theoretical and Applied Ecology. 2019. No. 4. P. 15–23 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2019-4-015-023
44. Domracheva L.I., Kovina A.L., Kondakova L.V., Ashikhmina T. Ya. Cyanobacterial symbioses and their practical use (review) // Theoretical and Applied Ecology. 2021. No. 3. P. 21–30 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2021-3-021-030
45. Vinogradova K.F., Kozhevin P.A. Interaction between actinomycetes and soil fungi in relation to the biological control of phytopathogens // Mycology and Phytopathology. 2011. V. 45. No. 4. P. 289–302 (in Russian).
46. Shirokikh I.G., Bakulina A.V., Nazarova Ya.I., Shirokikh A.A., Kozlova L.M. Effect of *Streptomyces castelarensis* A4 on the lesion by phytopathogenic micromycetes and the yield of grain crops of field rotation // Mycology and Phytopathology. 2020. V. 54. No. 1. P. 59–66 (in Russian). doi: 10.31857/S0026364820010080
47. Tovstik E.V., Shirokikh I.G., Domracheva L.I. Effect of cyanobacteria *Fischerella muscicola* and streptomycetes on plants in the model experiment // Theoretical and Applied Ecology. 2017. No. 1. P. 83–88 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2017-1-083-088

48. Domracheva L.I., Shirokikh I.G., Fokina A.I. Cyanobacteria and actinomycetes influence against *Fusarium* species in soil and rhizosphere // *Mycology and Phytopathology*. 2009. V. 43. No. 2. P. 157–165 (in Russian).
49. Silva G.C., Kitano I.T., Ribeiro I.A.F., Lacava P.T. The potential use of actinomycetes as microbial inoculants and biopesticides in agriculture // *Front. Soil Sci.* 2022. V. 2. Article No. 833181. doi: 10.3389/fsoil.2022.833181
50. 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. Article No. 952. doi: 10.3390/ijms19040952
51. Palaniyandi S.A., Yang S.H., Zhang L., Suh J.W. Effects of actinobacteria on plant disease suppression and growth promotion // *Applied Microbiology and Biotechnology*. 2013. V. 97. No. 22. P. 9621–9636. doi: 10.1007/s00253-013-5206-1
52. Hamed J., Mohammadipناه F. Biotechnological application and taxonomical distribution of plant growth promoting Actinobacteria // *Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology*. 2015. V. 42. No. 2. P. 157–171. doi: 10.1007/s10295-014-1537-x
53. Sánchez-Peña S.R. Observations on aggression in leaf-cutting ant females *Atta mexicana* (Hymenoptera: Formicidae) in Mexico // *Entomological News*. 2008. V. 119. No. 5. P. 541–544. doi: 10.3157/0013-872X-119.5.541
54. Egos-Morales G., Sanchez-Arizpe A. *In vitro* antagonism of actinomycetes isolated from fungus-growing ants against plant pathogenic fungi // *Phytoparasitica*. 2008. V. 36. No. 4. P. 322–325. doi: 10.1007/bf02980811
55. Hoyos-Carvajal L., Orduz S., Bissett J. Growth stimulation in bean (*Phaseolus vulgaris* L.) by *Trichoderma* // *Biological Control*. 2009. V. 51. No. 3. P. 409–416. doi: 10.1016/j.biocontrol.2009.07.018
56. Tandon A., Fatima T., Anshu, Shukla D., Tripathi P., Srivastava S., Sinh P.C. Phosphate solubilization by *Trichoderma koningiopsis* (NBRI-PR5) under abiotic stress conditions // *Journal King Saud University – Science*. 2020. V. 32. No. 1. P. 791–798. doi: 10.1016/j.jksus.2019.02.001
57. Ahluwalia V., Kumar J., Rana V.S., Sati O.P., Walia S. Comparative evaluation of two *Trichoderma harzianum* strains for major secondary metabolite production and antifungal activity // *Natural Product Research*. 2015. V. 29. No. 10. P. 914–920. doi: 10.1080/14786419.2014.958739
58. Sood M., Kapoor D., Kumar V., Sheteiw M.S., Ramakrishnan M., Landi M., Araniti F., Sharma A. *Trichoderma*: the “secrets” of a multitasking biocontrol agent // *Plants (Basel)*. 2020. V. 9. No. 6. Article No. 762. doi: 10.3390/plants9
59. Singh A., Shukla N., Kabadwal B.C., Tewari A.K., Kumar J. Review on plant-*Trichoderma*-pathogen interaction // *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*. 2018. V. 7. No. 2. P. 2382–2397. doi: 10.20546/ijcmas.2018.702.291
60. Loc N.H., Huy N.D., Quang H.T., Lan T.T., Thu Ha T.T. Characterisation and antifungal activity of extracellular chitinase from a biocontrol fungus, *Trichoderma asperellum* PQ34 // *Mycology*. 2019. V. 11. No. 1. P. 38–48. doi: 10.1080/21501203.2019.1703839
61. Kolombet L.V. The triad of relationships: fungi of the genus *Trichoderma* – higher plants – phytopathogens // *Agrochemistry*. 2018. No. 11. P. 87–94 (in Russian). doi: 10.1134/S0002188118070062
62. Sánchez-Espinosa A.C., Villarruel-Ordaz J.L., Maldonado-Bonilla L.D. The cause and potential solution to the *Fusarium* wilt disease in banana plants // *Terra Latinoamericana*. 2020. V. 38. No. 2. P. 435–442. doi: 10.28940/terra.v38i2.617
63. Vinale F., Flematti G., Sivasithamparam K., Lorito M., Marra R., Skelton B.W., Ghisalberti E.L. Harzianic acid, an antifungal and plant growth promoting metabolite from *Trichoderma harzianum* // *Journal of Natural Products*. 2009. V. 72. No. 11. P. 2032–2035. doi: 10.1021/np900548p
64. Tamandegani P.R., Marik T., Zafari D., Balázs D., Vágvölgyi C., Szekeres A., Kredics L. Changes in peptaibol production of *Trichoderma* species during *in vitro* antagonistic interactions with fungal plant pathogens // *Biomolecules*. 2020. V. 10. No. 5. Article No. 730. doi: 10.3390/biom10050730
65. Álvarez-García S., Mayo-Prieto S., Carro-Huerta G., Rodríguez-González Á., González-López Ó., Gutiérrez S., Casquero P.A. Volatile organic compound chamber: a novel technology for microbiological volatile interaction assays // *Journal of Fungi (Basel)*. 2021. V. 7. No. 4. Article No. 248. doi: 10.3390/jof7040248