

Л. А. Шевченко^{1,2}, Т. С. Сасіна¹¹Інститут сільськогосподарської мікробіології
та агропромислового виробництва НААН
вул. Шевченка, 97, м. Чернігів, 14035, Україна;²Національний університет «Чернігівська політехніка»
вул. Шевченка, 95, м. Чернігів, 14030, Україна
тел.: +38(067)525 46 25, e-mail: shevchenkolyubov@ukr.net

АНТАГОНІСТИЧНИЙ ПОТЕНЦІАЛ БАКТЕРІЙ РОДУ *BACILLUS*

Здійснено аналіз літератури з питань антагоністичного потенціалу бактерій роду *Bacillus*. Охарактеризовано основні механізми антифунгальної та антибактеріальної дії представників даного роду. Описані приклади різноманітних природних сполук, синтезованих бактеріями, що робить їх цінними об'єктами у біотехнологічних процесах, зокрема у виробництві біофунгіцидів, та розкриває перспективи їх практичного застосування у сільському господарстві.

Ключові слова: *Bacillus*, антагонізм, фітопатогени, вторинні метаболіти.

Використання у сільському господарстві хімічних пестицидів для боротьби з патогенними мікроорганізмами згубно впливає на екологічний стан агроценозів. Відомо, що застосування пестицидів проти цільового ґрунтового патогену негативно впливає на понад 100 видів нецільових організмів [3], що призводить до зменшення різноманітності мікробіоти. У той же час, відмічається значне поширення хвороб сільськогосподарських культур, особливо грибної етіології. Одним із шляхів вирішення проблеми захисту культурних рослин від патогенів може стати застосування бактерій, що мають антифунгальні властивості, серед яких значна кількість представників роду *Bacillus*.

Здатність бактерій пригнічувати розвиток фітопатогенних мікроорганізмів була встановлена у XIX ст., і в 1948 р. у журналі *Nature* опубліковано статтю С. Hassall «Subtilin C An Antibiotic Concentrate from *Bacillus subtilis*», де автор повідомляє про виділення антибіотика субтиліну з ліофілізованої культури *B. subtilis* [33]. Надалі все більше з'являлося наукових робіт, у яких висвітлювалися результати щодо виділення нових антибіотичних речовин синтезованих бацилами.

Представники роду *Bacillus* – це дуже поширені, грампозитивні, ендоспороутворювальні, швидкорослі, аеробні бактерії. Здатність до швидкого росту та синтезу різноманітних природних сполук робить їх цінними об'єктами у біотехнологічних процесах, зокрема у виробництві біофунгіцидів [46; 47]. Аеробні спороутворювальні бактерії роду *Bacillus* найчастіше обира-

© Л. А. Шевченко, Т. С. Сасіна, 2025



ються як потенційні агенти біопрепаратів, що зумовлено низкою їх важливих властивостей, а саме високою фізіологічною активністю та широким спектром метаболітів. Особливою цінністю бацил є здатність синтезувати фітогормональні речовини, антибіотичні сполуки, ферменти, токсини тощо. Не менш важливою є участь бактерій і у процесах трансформації низки сполук та колообігу таких важливих біогенних елементів як азот та фосфор. Зручність використання бактерій роду *Bacillus* у біотехнологічних процесах зумовлена також їх високою толерантністю до дії несприятливих чинників довкілля. Крім того, бацили, як найбільш численна група ґрунтових бактерій, мають вагоме значення у формуванні супресивності ґрунту, яка зумовлюється достатньою кількістю антагоністів в угрупованнях ґрунтової мікробіоти.

Здатність тою чи іншою мірою пригнічувати ріст і розвиток патогенних видів бактерій чи мікроміцетів характерна для багатьох мікроорганізмів, проте механізми антагоністичної дії можуть бути різними. Це конкуренція за поживний субстрат (проявляється у швидкості росту), синтез антибіотичних сполук чи токсинів (антибіоз), а також синтез літичних екзоферментів, здатних руйнувати клітинні стінки грибів. Щодо конкурентного взаємовпливу, то на думку Backhouse та Stewart [5] дія бацил на патогенні гриби не є результатом конкуренції за поживні речовини.

На думку Köhl і Ravensberg [44] серед досліджених мікроорганізмів найбільше значення має механізм пригнічення росту міцеліальних грибів бактеріями роду *Bacillus*, що зумовлено їх здатністю продукувати речовини антибіотичної природи (рис. 1).

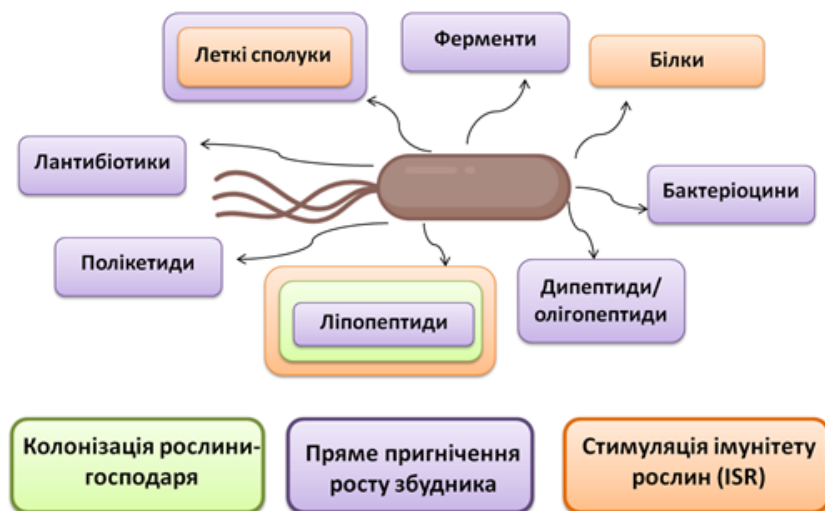


Рис.1. Вплив різних біологічно активних вторинних метаболітів на три основні механізми захисту рослин шляхом: колонізації та конкуренції за екологічну нішу/субстрат (позначено зеленим кольором); прямого пригнічення росту патогена (фіолетовий колір); стимуляції ISR (помаранчевий колір) [44]

Fig. 1. The influence of various biologically active secondary metabolites on three main mechanisms of plant protection by: colonization and competition for an ecological niche/substrate (marked in green); direct inhibition of pathogen growth (purple); ISR stimulation (orange) [44]

Загалом багато видів роду *Bacillus* проявляють значну антагоністичну активність проти широкого спектру патогенів рослин. Більшість активних *Bacillus* spp. виділено з ризосфери, дещо менше з філосфери [30; 45].

З поміж низки вторинних бактеріальних метаболітів цінними для застосування у сільському господарстві, є ті, що мають антагоністичну дію відносно патогенних видів мікроорганізмів.

Антибіотичні сполуки. Зважаючи на велику кількість біологічно активних метаболітів антимікробної дії, описаних для представників групи *B. subtilis*, Caulier et al. [9] запропонували класифікувати їх залежно від біосинтетичних шляхів і хімічної природи на наступні групи: рибосомальні пептиди (RP), леткі сполуки (ЛС), полікетиди (ПК), нерибосомні пептиди (NRP) і гібриди між ПК і NRP (рис. 2).

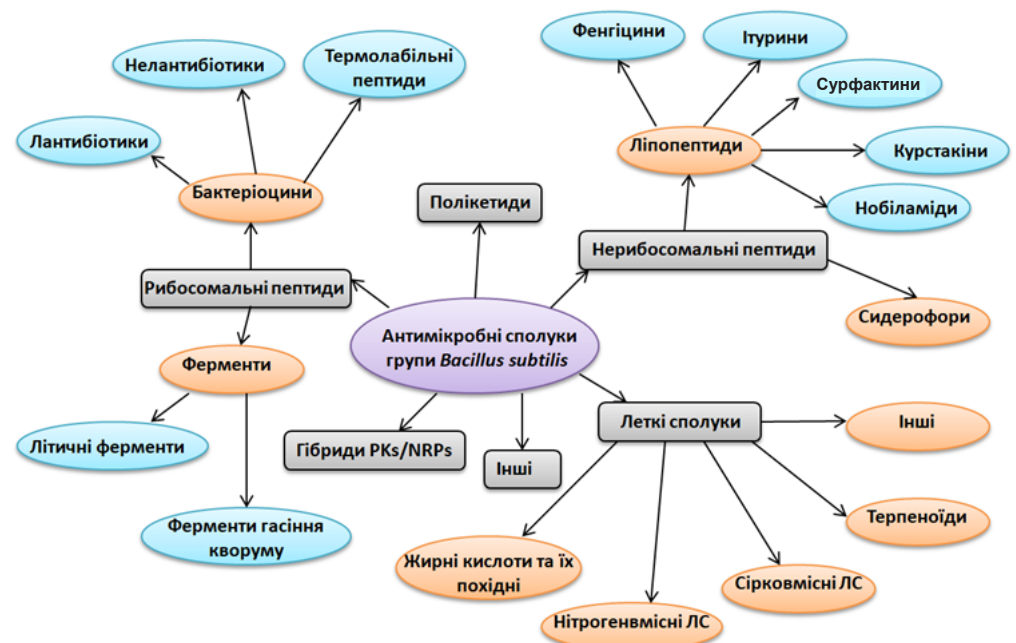


Рис. 2. Класи антимікробних молекул з групи *B. subtilis*
(джерело: [9], доповнено авторами)

Fig. 2. Classes of antimicrobial molecules from *B. subtilis*
(source: [9], supplemented by authors)

Сучасні методи дослідження бактерій дозволяють ідентифікувати активні вторинні метаболіти, до яких належать антибіотичні сполуки. Інтенсивне дослідження геному бактерій, зокрема представників роду *Bacillus*, демонструє наявність великої чисельності генних кластерів, які кодуєть синтез речовин антифунгальної та антибактеріальної дії [11; 62]. Сукупність усіх генів, які кодуєть біосинтез антибіотиків у *B. subtilis*, становить у середньому близько 4–5% геному [79]. Так, у 2016 р. встановлено здатність *B. velezensis* RC 218 синтезувати вторинний метаболіт – лантибіотик ерицин, який вперше згадується для даного виду [64]. Інші споріднені види групи *B. subtilis* утво-

рюють плантазоліцин, субтилін, мерсацидин, амілолізин, субтилозин, амілоциклін та інші антимікробні пептиди, структура яких ще вивчається [44].

Для *B. amyloliquefaciens* FZB42 встановлено, що близько 340 тис. п. н. відповідають за кодування вторинних метаболітів антибіотичної дії, це становить майже 8,5 % геному даного штаму [11]. Серед цих молекул – полікетиди, бактеріоцини або нерибосомальні пептиди (NRPs – non-ribosomal peptides, їх синтез відбувається за участі ферментативних мегакомплексів), які мають широкий діапазон антагоністичної активності проти мікроорганізмів шляхом пригнічення глюкозамін-6-фосфатази і, як наслідок, біосинтезу маннопротеїну або пептидоглікану у грибів і бактерій, відповідно [42]. Механізм дії бацилізину передбачає транспортування даних молекул через цитоплазматичну мембрану у клітини грибів-патогенів з наступним їх гідролізом до антикапсину, який у свою чергу пригнічує глюкозамін-6-фосфатазу [83]. Повідомлялося також про синтез дипептидного антибіотика бацилізину штамми *B. amyloliquefaciens* AS 43.3 та *B. velezensis* FZB42, здатними знижувати рівень захворюваності пшениці фузаріозом та пригнічувати ріст *Erwinia amylovora* та *Xanthomonas oryzae*, відповідно [17].

Загалом, представники роду *Bacillus* можуть продукувати структурно різноманітні вторинні метаболіти, які виявляють широкий спектр антибіотичної дії. Серед антимікробних сполук, синтезованих представниками роду *Bacillus*, зокрема *B. subtilis*, *B. amyloliquefaciens*, *B. cereus*, *B. coagulans*, *B. pumilus* і *B. licheniformis*, описані циклічні ліпопептиди (сурфактини, ітурини, фенгіцини), які окрім регуляції чисельності фітопатогенів здатні індукувати стійкість рослин до хвороб [43; 41; 76]. Сурфактин є циклічним ліпопептидом, синтезованим нерибосомальною пептидсинтетазою, біологічний ефект якого визначається його концентрацією у середовищі. Проявляє себе як потужна біо-поверхнево активна речовина (біо-ПАР або біосурфактант), що здатна руйнувати цілісність клітинної мембрани фітопатогенних організмів [2; 8; 39]. Якщо сурфактин є універсальною сполукою, притаманною для всіх видів групи *B. subtilis*, то такі варіанти сурфактину, як ліхенізин та пумілацидин є специфічними для видів-продуцентів – *B. licheniformis* та *B. pumilus*, відповідно [46].

За повідомленням Benitez et al. [7] синтез ліпопептидів ітурину та сурфактину, активних проти фітопатогенних грибів *Aspergillus* spp., *Fusarium* spp. та *Bipolaris sorokiniana*, характерний для штаму *B. amyloliquefaciens* LBM5006. Описана також здатність *B. amyloliquefaciens* WH1 пригнічувати ріст грибів (*Rhizoctonia solani*) унаслідок синтезу сурфактину WH1fungin [69]. Синтез циклічного ліпопептиду фенгіцину з антибактеріальною та протигрибною активністю штамом *B. amyloliquefaciens* MER218 описаний у роботі Medeot et al. [59]. *B. amyloliquefaciens* також проявляє антагоністичний вплив на *B. cinerea* – збудника захворювань рослин [57].

Оскільки, як ми вище зазначили, сурфактин є потужною біо-ПАР, варто відмітити і його важливість для формування стійких біоплівки. Крім того, молекули цієї сполуки, визначають кворум (QS, quorum sensing). Ці біо-ПАР є токсичними для вірусів, бактерій, грибів та кліщів [78]. Інші ліпопептиди, такі



як ітурини та фенгіцини проявляють сильну протигрибкову активність [16; 61; 49]. Механізм їхньої дії змінюється і залежить від структури речовини, але в першу чергу спрямований на порушення цілісності мембрани мікроміцетів та опосередковано впливає на індукцію системної резистентності рослин. Ну et al. [34] повідомляють, що ітурини та фенгіцини, порушуючи певні внутрішньоклітинні процеси у грибних патогенів, пригнічують утворення токсинів, які згубно діють на рослини. Синергічна взаємодія між різними типами ліпопептидів посилює ефективність контролю поширення фітопатогенів бактеріями роду *Bacillus*. Поабучі та Spiteller досліджували антибіотичний потенціал нобіламідів, синтезованих *Bacillus* sp. G2112. Відповідні результати не підтвердили здатність нобіламідних пептидів пригнічувати розвиток вибраних фітопатогенів, але спостерігали значне пригнічення росту *Staphylococcus aureus* [36]. Проте дія циклічних ліпопептидів, може мати і опосередкований вплив на ріст та розвиток мікробних угруповань через регулювання процесу утворення біоплівки, що потребує подальших досліджень з можливістю використання зазначених метаболітів у сільському господарстві.

Циклічні ліпопептиди синтезуються клітинами бактерій у відносно великій кількості як в умовах *in vitro*, так і в природних умовах – ризосфері рослин, утворюючи біоплівку на коренях [14]. Хоча дія циклічних ліпопептидів на фітопатогенні мікроорганізми ще мало вивчена, вже є низка робіт, які підтверджують їх високу ефективність у боротьбі з поширенням хвороб рослин.

Цікаві результати антагоністичного потенціалу бацил представлені у роботі Sawoy et al. [10]. З досліджуваних ліпопептидних сполук, сурфактин не мав прямої дії на грибних фітопатогенів, але синтез даної сполуки сприяв колонізації кореневої системи та приживанню в ній корисних ризобактерій, що є необхідною умовою для успішного біоконтролю фітопатогенів. Крім того, сурфактин відомий як еліситор для ISR (індукції системної резистентності). Більшою мірою антагоністична активність бацил залежала від утворення ітуринів і фенгіцинів, але копродукція всіх трьох класів ліпопептидів є дуже вигідною і найчастіше спостерігається у найбільш ефективних ізолятах, наприклад, тих, що відносяться до *B. amyloliquefaciens*. Крім того, такі ліпопептиди, як сурфактин А, проявляють високу антагоністичну активність проти фітопатогенних грибів за різних значень рН (5-9) та різних температур [76].

Добре відомо, що мікроміцети утворюють і виділяють різноманітні мікотоксини, наявність яких у продуктах харчування відповідальна за економічні втрати та високу частоту виникнення онкологічних захворювань у людей по всьому світу. Експериментально доведено, що *F. moniliforme* синтезує мікотоксин фумонізін В1 (FB1), який забруднює зерно рису, але низкою досліджень встановлено, що такі бактерії, як *B. subtilis*, *B. velezensis* і *B. cereus* здатні пригнічувати продукування грибом фумонізину, що може бути наслідком двох процесів – дією вторинних метаболітів бактерій та їх конкуренцією за поживні речовини й місця колонізації [54; 76].

Бактеріоцини, синтезовані *Bacillus* spp., є антимікробними рибосомально-синтезованими пептидами, які виявляють різноманітну біологічну активність, зокрема здатні спричиняти лізис клітин, перфорацію та пригнічення клітинної стінки грампозитивних і грамнегативних бактерій. Бакте-



ріоцин, синтезований *B. subtilis* 14B, ефективно знижує відсоток уражених *Agrobacterium tumefaciens* (нова видова назва *Rhizobium radiobacter*) рослин *Solanum lycopersicum* L. і кількість утворених на них пухлин (корончастих галів) [32]. Амілоциклін проявляє високу антибактеріальну активність до близькоспоріднених для *B. amyloliquefaciens* FZB42 грампозитивних патогенних бактерій [77]. Бактеріоцин-подібні пригнічувальні речовини, які обмежують поширення таких збудників як *X. campestris* та *R. solanacearum*, здатна продукувати *B. subtilis* A014 [26].

Бактерії роду *Bacillus* виділяють і леткі органічні сполуки (ЛОС) – спирти, альдегіди, кетони, вуглеводні, кислоти, терпени, які проявляють антимікробну активність проти фітопатогенних мікроорганізмів [50; 85].

Синтез гідроціанової кислоти (летка сполука) відіграє важливу роль у придушенні росту фітопатогенних грибів унаслідок деградації їх клітинної стінки. Продукування *B. subtilis* протигрибкових летких речовин дозволяє припустити, що для цієї бактерії доступні більш ніж один режим дії антифунгальної активності, і це нове дослідження показало, що леткі речовини *B. subtilis* також можуть сприяти антагоністичній природі виду [22].

До мікробних метаболітів, які запобігають росту фітопатогенних ґрунтових мікроорганізмів, що забезпечує опосередковану (непряму) стимуляцію росту рослин належать і сидерофори – речовини, які хелатують залізо. Здатність продукувати сидерофори виявлена у *B. pumilus* [31], *B. cereus* [65], *B. licheniformis* та *B. megaterium* [35].

Нещодавно встановлено, що *B. subtilis* продукує сидерофор бацилібактин, який хелатує залізо, хоча раніше для даного виду був описаний тільки один катехолічний сидерофор – ітоєва кислота (DHB-glycine) [37; 58]. Це важлива фізіологічна особливість для бацил, адже у природному середовищі за певних умов рівень фізіологічно доступного заліза може знижуватися, а низька його концентрація обмежує ріст бактерій. Тому деякі мікроорганізми, зокрема, і *B. amyloliquefaciens* Ba13 можуть синтезувати вторинний метаболіт – бацилібактин, який хоч і не має прямої токсичної дії на патогени, але опосередковано регулює їхню чисельність за рахунок створення дефіциту доступного заліза [39].

Отже, антимікробна активність метаболічних сполук бактерій сьогодні активно вивчається, що підтверджується значною кількістю наукових публікацій. Але вже відомо, що механізм їх обмежувальної дії на проліферацію фітопатогенних грибів пов'язаний з багатьма змінами у гіфах та конідіях, пригніченням синтезу мікотоксинів, пошкодженням структури клітинної стінки мікроміцетів, що призводить до їх загибелі тощо. Пригнічувальний ефект мікробних метаболітів може бути пов'язаний не тільки з прямим антагонізмом, а й з втручанням цих сполук у процеси колонізації патогенами коренів рослин. Ці сполуки вже мають практичне застосування у сільськогосподарському виробництві у вигляді біопрепаратів.

Літичні ферменти. Спектр вторинних мікробних метаболітів, які проявляють антагоністичну активність по відношенню до інших мікроорганізмів та забезпечують трансформацію складних органічних речовин, включає і екзоферменти. Біологічна боротьба з поширеними фітопатогенними грибами



включає здатність бактерій роду *Bacillus* синтезувати ферменти, які руйнують клітинну стінку грибів, наприклад, β -глюканазу, хітиназу, протеази, ксиланазу тощо. Продуктування протеаз видами *B. subtilis* та *B. licheniformis*, попередньо виділеними з осадів Чорного моря, описано у роботі Gudzenko et al [27]. На рис. 3 представлено фотографії мікроскопії фітопатогенних грибів, на які впливали бактерії роду *Bacillus* з встановленими антифунгальними властивостями, або їх метаболіти.

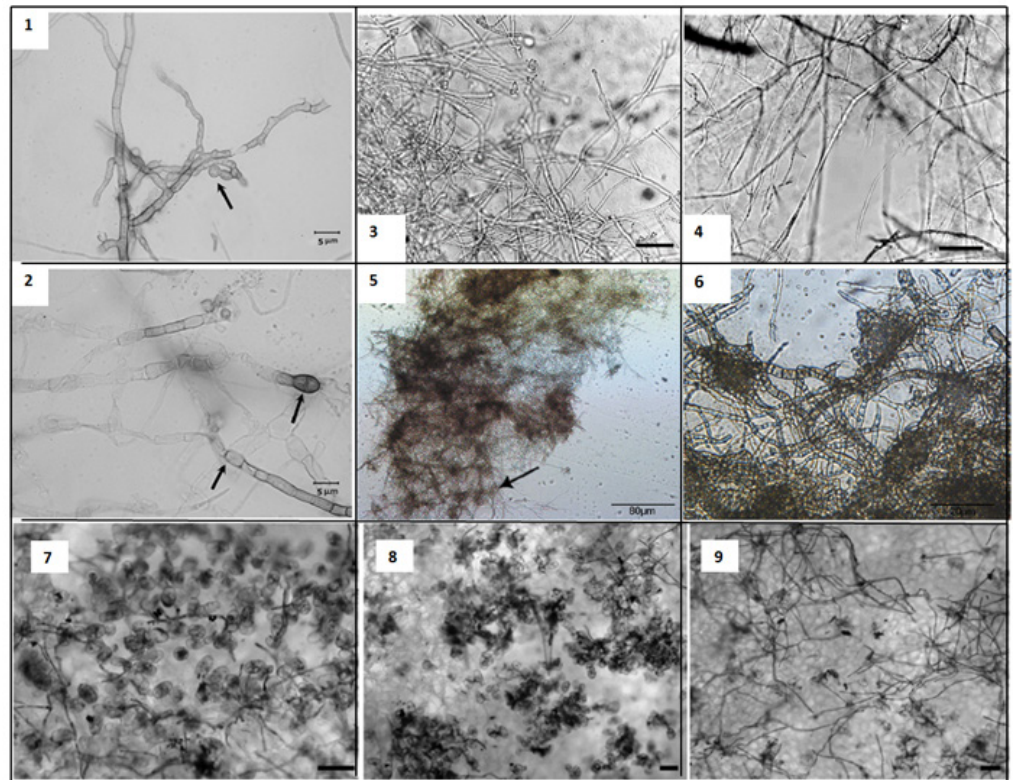


Рис. 3. Вплив бактерій роду *Bacillus* та їх метаболітів на зміну морфології фітопатогенних грибів (стрілки вказують на здуття, деформування гіф):
1 – *Curvularia lunata*; 2 – *Helminthosporium oryzae* [74]; 3, 4 – *Fusarium oxysporum* [68];
5, 6 – *Macrophomina phaseolina* [21]; 7–9 – *Podosphaera fusca* [71]

Fig. 3. The influence of bacteria of the genus *Bacillus* and their metabolites on the change in the morphology of phytopathogenic fungi (arrows indicate swelling, deformation of hyphae):
1 – *Curvularia lunata*; 2 – *Helminthosporium oryzae* [74]; 3, 4 – *Fusarium oxysporum* [68];
5, 6 – *Macrophomina phaseolina* [21]; 7–9 – *Podosphaera fusca* [71]

Для *B. subtilis* W3.15 [68] описана здатність пригнічувати розвиток захворювань, спричинених грибами роду *Fusarium*, клітинна стінка яких містить хітин та β -глюкан, останній розщеплюється β -глюканазою, синтезованою даним штамом. Пригнічення росту гіф грибів та руйнування цілісності їх клітинної стінки за дії ферменту β -глюканазу, синтезованого бацилами, описано також для фітопатогенів *Colletotrichum gleosporioides*, *Curvularia affinis*,

Magnaporthe oryzae [15]. Фермент протеаза, синтезований *B. amyloliquefaciens* SP1 в умовах *in vitro* на 24,14 % пригнічував ріст *F. oxysporum* [28].

Як один із можливих механізмів антагоністичної дії у бактерій роду *Bacillus* виявлено хітиназну активність. Зокрема у роботі El-Aassar et al. [18], відображені результати, що свідчать про здатність *B. amyloliquefaciens* синтезувати цей фермент. Висока хітиназна активність описана для представників видів *B. thuringiensis*, *B. licheniformis*, *B. subtilis*, *B. cereus* здатних пригнічувати ріст і поширення *R. solani*, *F. oxysporum*, *Penicillium chrysogenum* – збудників інфекційних хвороб у рослин [25; 73].

Хітинази *Bacillus* відіграють вирішальну роль у гідролізі клітинних стінок грибів. *B. circulans* і *B. licheniformis*, *B. paralicheniformis* [56] продукують фермент хітиназу, який розкладає хітин. Саме тому хітинолітичні ферменти вважаються важливими в біологічному контролі патогенів.

Варто також згадати ще один фермент – лактоназу, який синтезується багатьма *Bacillus* spp., та спрямований на руйнування N-ацил-L-гомосеринових лактонів, які є молекулами QS. Тому лактоназа розглядається як фермент QQ (quorum quenching), тобто дія даного ферменту запобігає накопиченню сигналу AHL, відповідно гени залучені у процес вірулентності не експресуються, призупиняється зв'язок між бактеріями. Зменшення рухливості патогена та посилення конкуренції за поживні речовини з представниками інших видів прокаріот перешкоджає колонізації коренів рослини [4; 70].

Слід звернути увагу на те, що не завжди можна встановити кореляцію наприклад, між дією літичних ферментів і біоконтролем фітопатогена. Але ці ферменти можуть виконувати іншу позитивну функцію у задоволенні трофічних потреб антагоністів і опосередковано впливати на поширення збудників захворювань рослин [40]. Взагалі, як зазначено у роботі групи науковців з Болонського університету (Innocenti et al. [40]), не можна серед ферментів обрати «найважливіший», адже дія хітинази є синергічною з глюканазами, а фітопатогенні гриби залежно від систематичного положення мають різний хімічний склад клітинної стінки, що варто враховувати у дослідженнях та інтерпретації отриманих результатів.

Такі ефективні та нетоксичні способи, як розробка та застосування мікробних препаратів дозволяють контролювати та обмежувати поширення фітопатогенних мікроорганізмів в агроценозах та захищати рослини від ураження патогенними організмами, стимулюючи імунну відповідь.

Вплив бацил на індуковану системну резистентність рослин, як механізм біоконтролю. Рослинний організм, як цілісна саморегульована біологічна система, активно взаємодіє з біо- й абіотичними чинниками середовища та здатна чинити опір у відповідь на дію негативних чинників. Силу такої сприйнятливості або несприйнятливості можуть посилювати/послаблювати мікроорганізми, які існують у тісній взаємодії з рослинами.

Індукована природна стійкість рослин полягає у стимулюванні їхнього імунного потенціалу. Високий імунний статус рослини дозволяє їй вчасно розпізнати певні детермінантні метаболіти патогена й активувати відповідні захисні реакції. *Bacillus* spp. можуть ініціювати запуск імунної відповіді, яка системно проявляється в усіх органах рослини. Такий спосіб захисту має наз-

ву «індукована системна резистентність» (ISR). Агрономічно корисні мікроорганізми (PGPM), зокрема бацили, колонізуючи кореневу систему, активізують латентний захисний процес [60]. Таке праймування забезпечує швидшу і сильнішу активацію захисту всієї рослини у разі інфікування фітопатогенним мікроорганізмом.

Синтез *Bacillus* spp. еліситорів захисту рослин, які є білковими сполуками, викликає ISR у *Nicotiana tabacum* L. проти *P. syringae* [79]. У *B. amyloliquefaciens* NC6 виявлено білкову еліситорну сполуку, яка спричиняє низку захисних реакцій рослин у відповідь на ураження *Botrytis cinerea* та вірусом тютюнової мозаїки. Захисні реакції включали утворення активних форм кисню (H_2O_2 , O_2^-) та накопичення фенольних сполук [82].

Крім того, згадувані вище циклічні ліпопептиди, синтезовані бацилами, також є важливими еліситорами у низці патосистем: «*Solanum lycopersicum* L. – *Botrytis cinerea* Pers.», «*Phaseolus vulgaris* L. – *B. cinerea* Pers.», «*Cucumis melo* L. – *Podosphera fusca* (Fr.) U. Braun & Shishkoff», «*Triticum aestivum* L. – *Zymoseptoria tritici* (Desm. Quaedvlieg & Crous)», «*Fragaria* × *ananassa* Duchesne – *Colletotrichum gloeosporioides* (Penz.) Penz. Et Sacc.» [63; 48].

Індукування імунної системи рослин може бути зумовлене і дією летких органічних сполук, синтезованих представниками роду *Bacillus*. Індукторами системної резистентності є такі речовини як ацетон, 2,3-бутандіол та комерційно доступний 3-пентанол [12; 67].

Здатність бактерій роду *Bacillus* активно колонізувати кореневу систему та вступати у тісну взаємодію з рослинами може стимулювати захисні реакції організму-господаря та забезпечити ефективний захист від ураження патогенами.

Антагоністичний вплив вторинних метаболітів бактерій роду *Bacillus* на поширення фітопатогенів в агроценозах. Антагоністичні властивості бацил є найбільш дослідженими серед інших бактерій і тому мікробні препарати, біоагентами яких є бактерії роду *Bacillus*, становлять майже половину комерційно доступних засобів біоконтролю, розроблених на основі мікроорганізмів [13].

Активність представників роду *Bacillus* у захисті рослин від захворювань визначається, по-перше, їх здатністю колонізувати кореневу систему, що є необхідною умовою ефективної конкуренції за простір і поживні речовини, по-друге, синтезом вискоефективних протимікробних сполук (антибіоз) і, по-третє, здатністю викликати імунну реакцію у рослин, що в літературі описано як феномен ISR [55; 10].

Колонізація коренів рослин бактеріями роду *Bacillus* починається з хемотаксису, за допомогою якого бактерії рухаються до коренів. Кореневі екsudати є хемоатрактантами, склад яких змінюється залежно від генотипу рослини і стадії її вегетації та приваблює бактерії, сприяє рухливості їх клітин, стимулює утворення біоплівки. Якщо рослина уражується фітопатогенним мікроорганізмом, вона змінює хімічний склад корневих виділень. Так, Liu et al. [53] встановили, що посилена колонізація коренів рослин бактерією *B. velezensis* SQR9 була зумовлена збільшенням кількості синтезованих хемоатрактантів, таких як лимонна та фумарова кислоти (сигнальних молекул),



у відповідь на ураження *F. oxysporum* f. sp. *cucumerium*. Відповідно, формування біоплівки за рахунок хемотаксису від ризосфери до ризоплани PGPR є чудовим інструментом для усунення конкурентних взаємовідносин з іншими ґрунтовими мікроорганізмами, в тому числі і з патогенними видами.

Як вже зазначалося, фітопатогенні гриби здатні синтезувати мікотоксини, які є джерелом забруднення сільськогосподарської продукції. Спектр таких токсинів дуже великий – афлотоксини, охратоксини, фумонізени, дезоксиніваленол, патулін, зеараленон, трихоцини тощо, але всі вони несуть велику небезпеку для здоров'я і життя людей та тварин. Найефективнішим підходом для обмеження їх негативного впливу на здоров'я організмів є запобігання зараженості сільськогосподарських культур мікроміцетами та деградація токсинів до нешкідливих сполук. Окрім хімічних речовин і фізичних методів деградації токсинів, ефективною є біологічна детоксикація [81; 83]. Це експериментально з'ясували Fu et al. [23], вивчаючи розщеплення зеараленону у кормі тварин бактеріями *B. licheniformis*.

Важливі дослідження, проведені Juan et al. [64], підтверджують здатність *B. velezensis* RC 218 обмежувати поширення та ураженість рослин фітопатогенним *F. graminearum* та пов'язаним із цим накопиченням небезпечного мікотоксину дезоксиніваленолу, допустимий вміст якого є чітко регламентованим у країнах Європейського Союзу та Сполучених Штатах Америки [20; 80]. Крім того, даний токсин, діючи як чинник вірулентності, сприяє більшому поширенню та інфікуванню сільськогосподарських рослин.

Варто зазначити, що *Bacillus* spp., окрім біоконтролю фітопатогенних грибів, можуть зменшувати поширення захворювань, спричинених грамнегативними бактеріями. Дослідження *in vitro* демонструють, що *B. velezensis* LS69 виявляє антибактеріальну дію одразу проти декількох збудників – *Erwinia carotovora* та *Ralstonia solanaceum* [52]. Для *B. amyloliquefaciens* S1 та *B. amyloliquefaciens* Ba01 встановлена здатність пригнічувати розвиток грам-позитивних патогенних бактерій *Clavibacter michiganensis* та *Streptomyces scabies* [51; 24].

Найчастіше проводиться пошук мікроорганізмів-антагоністів до патогенів, які уражують економічно важливі сільськогосподарські культури. Для України, в першу чергу, це такі культури як пшениця озима, кукурудза, сояшник, для країн Азії – рис. Тому більшість наукових робіт пов'язана з пошуком агентів біоконтролю, які б обмежували поширення певних фітопатогенів. У посівах зернових культур серед патогенів найчастіше зустрічаються гриби роду *Fusarium*, втрати зерна при цьому можуть становити 20–50 %.

Повідомляється також про здатність бацил пригнічувати розвиток вірусних хвороб [29]. Таких повідомлень не багато, але це може свідчити про значний потенціал бактерій роду *Bacillus* як біоагентів мікробних препаратів з протекторною дією.

Поширеного застосування набувають біоінсектициди на основі *B. thuringiensis* [72; 19]. Сьогодні близько 75 % комерційних біологічних інсектицидів складаються з продуктів, отриманих на основі Bt [75]. Ці продукти були комерційно виготовлені у Франції у 1938 р. і в США в 1956 р., але їх використання в усьому світі зросло в 1980-х роках, коли комахи набули



значної стійкості до хімічних інсектицидів [1]. Продукти, отримані з Bt, нині використовуються для боротьби з різними шкідниками рослин [66].

Взаємодія між мікроорганізмами проявляється не лише у вигляді конкуренції і антагонізму, іноді вони можуть бути сумісними і проявляти синергійний ефект. Такий тип взаємодії характерний для бактерій роду *Bacillus* та грибів роду *Trichoderma*. Культивування у рідкому живильному середовищі *B. amyloliquefaciens* асС11060 одночасно з *T. asperellum* GDFS1009 сприяло підвищенню синтезу антибіотичних сполук, а культуральна рідина пригнічувала ріст *B. cinerea* на 66 % у лабораторному досліді [84].

Сумісне культивування *B. amyloliquefaciens* 1841 з *T. asperellum* GDFS1009 індукувало у триходерми експресію генів, пов'язаних із синтезом вторинних метаболітів, мікопаразитизмом і антиоксидантами. Крім того, конкуренція за сумісного культивування ініціювала продукування нових сполук, які не виявляються за їх окремого вирощування [41]. Izquierdo-García et al. [38] досліджували *in vivo* взаємодію між двома мікроорганізмами *T. virens* GI006 та *B. velezensis* Bs006, консорціум яких проявив високий потенціал у боротьбі з патогенним *F. oxysporum* f. sp. *physali*, здатним викликати фузаріозне в'янення рослин.

Незважаючи на те, що дві абсолютно відмінні групи мікроорганізмів – бактерії та гриби мають різні механізми біоконтролю та синтезують різні антибіотичні сполуки, технологія їх сумісного культивування та застосування в агроценозах може посилити захист рослин від ураження фітопатогенами. Тому поєднання у різних комбінаціях мікроорганізмів «гриб-гриб», «гриб-бактерія», «бактерія-бактерія» тощо у розробці мікробних препаратів може забезпечити виробників сільськогосподарської продукції ще більш ефективними мікробними препаратами.

Варто зазначити, що дослідження антимікробних метаболітів, синтезованих бактеріями, є складним процесом. Кількісне і якісне виявлення таких невеликих за розміром хімічно нестабільних сполук утруднюється ще й доволі складним середовищем – ґрунтом, де вони можуть адсорбуватися на поверхні чи в середині ґрунтових часточок, розкладатися іншими організмами та зазнавати інших змін. Тому більшість досліджень проведено *in vitro*, а виміряти концентрації антибіотичних сполук у ризосфері рослин доволі складно. Однак, це важливе питання для науковців, яке потрібно вирішити аби зрозуміти яка кількість ліпопептидів, летких сполук чи бактеріоцинів матиме біологічний ефект *in situ*.

Отже, здатність ґрунтових мікроорганізмів до синтезу широкого спектру біологічно активних речовин досліджувалась представниками різних наукових шкіл протягом тривалого часу і актуальність їх не втрачена і до сьогодні. Все частіше з'являються повідомлення про відкриття нових фізіологічно активних речовин, які продукують мікроорганізми, що вказує на їх високу метаболічну активність. Зокрема, зроблено великий крок у пошуку і відкритті нових фітогормональних та антибіотичних сполук, встановлення функцій яких дозволяє повніше зрозуміти фізіологічні процеси, які відбуваються в живих організмах, та дає можливість створення на основі продуктів їх метаболізму мікробних препаратів та метаболічно активних біопрепаратів, що розкриває перспективи практичного їх застосування у сільському господарстві.



L. A. Shevchenko^{1,2}, T. S Sasina¹

¹Institute of Agricultural Microbiology and Agricultural Production NAAS
97 Shevchenka St, Chernihiv, 14035, Ukraine;

²Chernihiv Polytechnic National University
95 Shevchenka St, Chernihiv, 14030, Ukraine
tel.: +38(067)525 46 25, e-mail: shevchenkolyubov@ukr.net

ANTAGONISTIC POTENTIAL OF BACTERIA OF THE GENUS *BACILLUS*

Summary

The literature on the antagonistic potential of Bacillus bacteria was analysed. The main mechanisms of antifungal and antibacterial action of the representatives of this genus are characterised. The examples of various natural compounds synthesised by bacteria are described, which makes them valuable objects in biotechnological processes, in particular in the production of biofungicides, and reveals the prospects of their practical application in agriculture.

Key words: Bacillus, antagonism, phytopathogens, secondary metabolites.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Abbas M.S.T. Genetically engineered (modified) crops (*Bacillus thuringiensis* crops) and the world controversy on their safety // Egypt J Biol Pest Control. – 2018. – V. 28. – P. 52. – <https://doi.org/10.1186/s41938-018-0051-2>
2. Ahimou F., Jacques P., Deleu M. Surfactin and iturin A effects on *Bacillus subtilis* surface hydrophobicity // Enzyme Microb Technol. – 2000. – V. 27. – P. 49–754. – [https://doi.org/10.1016/s0141-0229\(00\)00295-7](https://doi.org/10.1016/s0141-0229(00)00295-7)
3. Alabouvette C., Couteadier Y. Biological Control of Plant Diseases: Progress and Challenges for the Future. In: *Biological Control of Plant Diseases*. E. C. Tjamos, G. C. Papavizas and R. J. Cook. Eds. Plenum Press, New York. – 1992. – P. 415–426.
4. Ananda M., Rusmana I., Akhdiya A. Quorum quenching of *Bacillus cereus* INT1c against *Pseudomonas syringae* // J. Phys. Conf. Ser. – 2019. – V. 1277(012010). – P. 1–9. <https://doi.org/10.1088/1742-6596/1277/1/012010>
5. Backhouse D., Stewart A. Interactions between *Bacillus* species and sclerotia of *Sclerotium cepivorum* // Soil Biol. and Biochem. – 1989. V. 21 (1). – P. 173–176.
6. Bartnicki-Garcia S. Fungal cell wall composition. In Handbook of Microbiology 2. – 1973. – P. 201–214. CRC Press, Cleveland, OH.
7. Benitez L.B., Velho R.V., Lisboa M.P., Medina L.F., Brandelli A. Isolation and characterization of antifungal peptides produced by *Bacillus amyloliquefaciens* LBM5006 // J Microbiol. – 2010. – V. 48(6). – P. 791–797. <https://doi.org/10.1007/s12275-010-0164-0>
8. Carrillo C., Teruel J.A., Aranda F.J., Ortiz A. Molecular mechanism of membrane permeabilization by the peptide antibiotic surfactin // Biochim Biophys Acta. – 2003. –V. 1611. – P. 91–97. [https://doi.org/10.1016/s0005-2736\(03\)00029-4](https://doi.org/10.1016/s0005-2736(03)00029-4)
9. Caulier S., Nannan C., Gillis A., Licciardi F., Bragard C., Mahillon J. Overview of the Antimicrobial Compounds Produced by Members of the



- Bacillus subtilis* Group // Front. Microbiol. – 2019. – V. 10. – P. 302.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00302>
10. Cawoy H., Debois D., Franzil L., De Pauw E., Thonart P., Ongena M. Lipopeptides as main ingredients for inhibition of fungal phytopathogens by *Bacillus subtilis/amyoliquefaciens* // Microb Biotechnol. – 2015. – V. 8 (2). – P. 281–295. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.12238>
 11. Chen X.H., Koumoutsis A., Scholz R., Borriss R. More than anticipated – production of antibiotics and other secondary metabolites by *Bacillus amyoliquefaciens* FZB42 // J Mol Microbiol Biotechnol. – 2009. – V. 16 (1-2). – P. 14–24. <https://doi.org/10.1159/000142891>
 12. Choi H.K., Song G.C., Yi H.S., Ryu C.M. Field evaluation of the bacterial volatile derivative 3-pentanol in priming for induced resistance in pepper // J. Chem. Ecol. – 2014. – V. 40(8). – P. 882–892.
<https://doi.org/10.1007/s10886-014-0488-z>
 13. Dame Z.T., Rahman M. Islam T. Bacilli as sources of agrobiotechnology: recent advances and future directions // Green Chemistry Letters and Reviews. – 2021. – V. 4:2. – P. 246–271.
<https://doi.org/10.1080/17518253.2021.1905080>
 14. Debois D., Jourdan E., Smargiasso N., Thonart P., Pauw E., Ongena M. Spatiotemporal monitoring of the antibiome secreted by *Bacillus* biofilms on plant roots using MALDI mass spectrometry imaging // Anal Chem. – 2014. – V. 86(9). – P. 4431–8. <https://doi.org/10.1021/ac500290s>
 15. Dewi R.T.K., Mubarik N.R., Suhartono M.T. Medium optimization of β -glucanase production by *Bacillus subtilis* SAHA 32.6 used as biological control of oil palm pathogen // Emirates J Food Agric. – 2016. – V. 28 (2). – P. 116–125. <https://doi.org/10.9755/ejfa.2015-05-195>
 16. Dragovoz I.V., Leonova N.O., Zelena L.B., Rebriyev, V.A., Avdeeva L.V. Identification of *Bacillus amyoliquefaciens* subsp. *plantarum* IMV B-7404 strain exometabolites with antifungal activity. // Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine. – 2015. Vol. 7. – C. 129–135.
<https://doi.org/10.15407/dopovidi2015.07.129>
 17. Dunlap C.A., Browman M.J., Schisler D.A. Genomic analysis and secondary metabolite production in *Bacillus amyoliquefaciens* AS 43.3: A biocontrol antagonist of *Fusarium* head blight // Biological Control. – 2013. – V. 64, 2. – P. 166–175.
 18. El-Aassar S., Ghanem K., Sabrys A., Ghanem N. Purification and characterization of chitinases produced by *Bacillus amyoliquefaciens* // Bioseparation. – 1992. – V. 3, 1. – P. 37–46.
 19. Engelbrecht G., Horak I., Jansen van Rensburg P.J., Claassens S. *Bacillus* - based bionematicides: development, modes of action and commercialisation // Biocontrol Sci. Technol. – 2018. – V. 28(7). – P. 629–653.
<https://doi.org/10.1080/09583157.2018.1469000>
 20. European Commission Regulation №1881/2006 of 19 December 2006. Setting maximum levels for certain contaminants in food stuffs. Off. J. Eur. L. 364. – P. 5–24.



21. Felipe V., Palma L., Yaryura P. Antagonistic activity of a *Bacillus* sp. strain isolated in Córdoba, Argentina against *Macrophomina phaseolina* (Tassi) Goid // Rev Argent Microbiol. – 2017. – V. 49(4). – P. 402–403. <https://doi.org/10.1016/j.ram.2016.08.008>
22. Fiddaman P.J., Rossall S. The production of antifungal volatiles by *Bacillus subtilis* // J Appl Microbiol. – 1993. – V. 74(2). – P. 119–126.
23. Fu G., Ma J., Wang L., Yang X., Liu J., Zhao X. Effect of Degradation of Zearalenone-Contaminated Feed by *Bacillus licheniformis* CK1 on Postweaning Female Piglets // Toxins. – 2016. – V. 8 (10). – P. 300. <https://doi.org/10.3390/toxins8100300>
24. Gautam S., Chauhan A., Sharma R., Sehgal R., Shirkot C.K. Potential of *Bacillus amyloliquefaciens* for biocontrol of bacterial canker of tomato incited by *Clavibacter michiganensis* ssp. *michiganensis* // Microb. Pathog. – 2019. – V. 130. – P. 196–203. <https://doi.org/10.1016/j.micpath.2019.03.006>
25. Gomaa E.Z. Chitinase production by *Bacillus thuringiensis* and *Bacillus licheniformis*: Their potential in antifungal biocontrol // J Microbiol. – 2012. – 50 (1). – P. 103–111. <https://doi.org/10.1007/s12275-012-1343-y>
26. Gong W., Wang J., Chen Z., Xia B., Lu G. Solution structure of LCI, a novel antimicrobial peptide from *Bacillus subtilis* // Biochemistry. – 2011. – V. 50(18). – P. 3621–3627. <https://doi.org/10.1021/bi200123w>
27. Gudzenko O.V., Varbanets L.D., Ivanytsia V.O., Shtenikov M.D. Representatives of *Bacillus* from DeepWater Bottom Sediments of the Black Sea — Producers Elastase, Fibrin(ogen)ases, and Collagenases. // Microbiological journal. – 2024. – Vol. 3. – P. 51–57. <https://doi.org/10.15407/microbiolj86.03.051>
28. Guleria S., Walia A., Chauhan A., Shirkot C.K. Molecular characterization of alkaline protease of *Bacillus amyloliquefaciens* SP1 involved in biocontrol of *Fusarium oxysporum* // Int. J. Food Microbiol. – 2016. – V. 232. – P. 134–143.
29. Guo Q., Li Y., Lou Y., Shi M., Jiang Y., Zhou J., Sun Y., Xue Q., Lai H. *Bacillus amyloliquefaciens* Ba13 induces plant systemic resistance and improves rhizosphere microecology against tomato yellow leaf curl virus disease // Appl. Soil Ecol. – 2019. – V. 137. – P. 154–166. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.01.015>
30. Guo S., Tariq A., Liao J., Yang A., Jiang X., Yin Y., Shi Y., Li C., Pan J., Han D. Identification and Antagonistic Potential of *Bacillus atrophaeus* against Wheat Crown Rot Caused by *Fusarium pseudograminearum* // Agronomy. – 2024. Vol. 14(9), 2135. – 16 p. <https://doi.org/10.3390/agronomy14092135>
31. Hafeez F.Y., Yasmin S., Ariani D., Zafar Y. Plant growthpromoting bacteria as biofertilizer // EDP Sciences/INRA. – 2006. – V. 26 (2). – P. 143–150. <https://doi.org/10.1051/agro:2006007>
32. Hammami I., Rhouma A., Jaouadi B., Rebai A., Nesme X. Optimization and biochemical characterization of a bacteriocin from a newly isolated *Bacillus subtilis* strain 14B for biocontrol of *Agrobacterium* spp. strains // Lett. Appl. Microbiol. – 2009. – V. 48(2). – P. 253–260. <https://doi.org/10.1111/j.1472-765X.2008.02524.x>
33. Hassall C.H., Subtilin C. An Antibiotic Concentrate from *Bacillus subtilis* // Nature. – 1948 – V. 161. – P. 317–318.



34. Hu L.B., Zhang T., Yang Z.M., Zhou W., Shi Z.Q. Inhibition of fengycins on the production of fumonisin B1 from *Fusarium verticillioides* // Lett Appl Microbiol. – 2009. – V. 48(1). – P. 84–9.
<https://doi.org/10.1111/j.1472-765X.2008.02493.x>
35. Hu X., Boyer G.L. Siderophore-mediated aluminum uptake by *Bacillus megaterium* ATCC 19213 // Appl Environ Microbiol. – 1996. – V. 62(11). – P. 4044–4048.
36. Iloabuchi K., Spiteller D. The Epiphyte *Bacillus* sp. G2112 Produces a Large Diversity of Nobilamide Peptides that Promote Biofilm Formation in *Pseudomonads* and *Mycobacterium aurum* // Biomolecules. – 2024. – V. 14. – P. 1244. <https://doi.org/10.3390/biom14101244>
37. Ito T. Enzymatic determination of itoic acid, a *Bacillus subtilis* siderophore, and 2,3-dihydroxybenzoic acid // Appl. Environ. Microbiol. – 1993. – V. 59(7). – P. 2343–2345.
38. Izquierdo-García L.F., González-Almarino A., Cotes A.M., Moreno-Velandia C.A. *Trichoderma virens* Gl006 and *Bacillus velezensis* Bs006: a compatible interaction controlling *Fusarium* wilt of cape gooseberry // Sci. Rep. – 2020. – V. 10(1). – P. 6857. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-63689-y>
39. Ji C., Zhang M., Kong Z., Chen X., Wang X., Ding W., Lai H., Guo Q. Genomic analysis reveals potential mechanisms underlying promotion of tomato plant growth and antagonism of soilborne pathogens by *Bacillus amyloliquefaciens* Ba13 // Microbiol Spectr. – 2021. – V. 9, e01615-21.
<https://doi.org/10.1128/Spectrum.01615-21>
40. Innocenti G., Roberti R., Montanari M., Zakrisson E. Efficacy of microorganisms antagonistic to *Rhizoctonia cerealis* and their cell wall degrading enzymatic activities // Mycol. Res. – 2003. – V. 107. – P. 421–427.
<https://doi.org/10.1017/s0953756203007640>
41. Karuppiah V., Sun J., Li T., Vallikkannu M., Chen J. Co-cultivation of *Trichoderma asperellum* GDFS1009 and *Bacillus amyloliquefaciens* 1841 causes differential gene expression and improvement in the wheat growth and biocontrol activity // Front. Microbiol. – 2019. – V. 10(1068).
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01068>
42. Kenig M., Vandamme E., Abraham E.P. The mode of action of bacilysin and anticapsin and biochemical properties of bacilysin-resistant mutants // J. Gen. Microbiol. – 1976. – V. 94. – P. 46–54.
<https://doi.org/10.1099/00221287-94-1-46>
43. Kloepper J., Ryu C., Zhang S. Induced systemic resistance and promotion of plant growth by *Bacillus* spp. // Phytopathology. – 2004. – V. 4. – P. 1259–1266.
44. Köhl J. Microbial bioprotectants for plant disease management. / Köhl, J. (Editor); Ravensberg, W.J. (Editor). Burleigh Dodds Science Publishing, 2021. 400 p.
45. Korzh Yu.V., Dragovoz I.V., Avdeeva L.V. Lytic Exoenzymes of Soil Strains of *Bacillus* Representatives and Manifestations of their Biological Activity. – Mikrobiol. Z. – 2021. – Vol. 83(4). – P. 54–62.
<https://doi.org/10.15407/microbiolj83.04.054>



46. Kumar P., Khare S., Dubey R.C. Diversity of Bacilli from Disease Suppressive Soil and their Role in Plant Growth Promotion and Yield Enhancement // New York Science Journal. – 2012. – V. 5(1). – P. 90–111.
47. Lahlali R., Peng G., McGregor L., Gossen B., Hwang S., McDonald M. Mechanisms of the biofungicide Serenade (*Bacillus subtilis* QST713) in suppressing clubroot // Biocontr. Sc. Technol. – 2011. – V. 21. – P. 1351–1362. <https://doi.org/10.1080/09583157.2011.618263>.
48. Le Mire G., Siah A., Brisset M.-N., Gaucher M., Deleu M., Jijakli M. Surfactin protects wheat against *Zymoseptoria tritici* and activates both salicylic acid- and jasmonic acid-dependent defense responses // Agriculture. – 2018. – V. 8(1). – P. 1–14. <https://doi.org/10.3390/agriculture8010011>
49. Li X.Y., Wang Y.H., He Y.Q. Diversity and active mechanism of fengycin-type cyclopeptides from *Bacillus subtilis* XF-1 against *Plasmodiophora brassicae* // J. Microbiol. Biotechnol. – 2013. – V. 23. – P. 313–321. <https://doi.org/10.4014/jmb.1208.08065>
50. Lim S.M., Yoon M.Y., Choi G.J., Choi Y.H., Jang K.S., Shin T.S., Park H.W., Yu N.H., Kim Y.H., Kim J.C. Diffusible and volatile antifungal compounds produced by an antagonistic *Bacillus velezensis* G341 against various phytopathogenic fungi // Plant Pathol. J. – 2017. – V. 33(5). – P. 488–498. <https://doi.org/10.5423/PPJ.OA.04.2017.0073>
51. Lin C., Tsai C.H., Chen P.Y., Wu C.Y., Chang Y.L., Yang Y.L., Chen Y.L. Biological control of potato common scab by *Bacillus amyloliquefaciens* Ba01 // PLoS ONE. – 2018. – V. 13(4), e0196520. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0196520>
52. Liu G., Kong Y., Fan Y., Geng C., Peng D., Sun M. Whole-genome sequencing of *Bacillus velezensis* LS69, a strain with a broad inhibitory spectrum against pathogenic bacteria // J. Biotechnol. – 2017. – V. 249. – P. 20–24. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2017.03.018>
53. Liu Y., Feng H., Fu R., Zhang N., Du W., Shen Q., Zhang R. Induced rootsecreted D-galactose functions as a chemoattractant and enhances the biofilm formation of *Bacillus velezensis* SQR9 in an McpA-dependent manner // Appl. Microbiol. Biotechnol. – 2020. – V. 104(2). – P. 785–797. <https://doi.org/10.1007/s00253-019-10265-8>
54. Lizárraga-Sánchez G.J., Leyva-Madrigal K.Y., Pánchez-Peña S., Quiroz-Figueroa F.R., Maldonado-Mendoza I.E. *Bacillus cereus* sensu lato strain B25 controls maize stalk and ear rot in Sinaloa, Mexico // Field Crops Res. – 2015. – V. 176. – P. 11–21. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.02.015>
55. Lugtenberg B., Kamilova F. Plant-Growth-Promoting Rhizobacteria // Annu. Rev. Microbiol. – 2009. – V. 63. – P. 541–556. <https://doi.org/10.1146/annurev.micro.62.081307.162918>
56. Ma X., Zou D., Ji A., Jiang C., Zhao Z., Ding X., Han Z., Bao P., Chen K., Ma A., Wei X. Identification of a Novel Chitinase from *Bacillus paralicheniformis*: Gene Mining, Sequence Analysis, and Enzymatic Characterization // Foods. – 2024. – Vol. 13(11), 1777. – 14 p. <https://doi.org/10.3390/foods13111777>
57. Mari M., Guizzardi M., Pratella G.C. Biological control of gray mold in pears by antagonistic bacteria // Biol. Control. – 1996. – V. 7. – P. 30–37.



58. May J.J., Wendrich T.M., Marahiel M.A. The *dhb* Operon of *Bacillus subtilis* Encodes the Biosynthetic Template for the Catecholic Siderophore 2,3-Dihydroxybenzoate-Glycine-Threonine Trimeric Ester Bacillibactin // Journal of Biological Chemistry. – 2001. – V. 276 (10). – P. 7209–7217. <https://doi.org/10.1074/jbc.M009140200>
59. Medeot D.B., Fernandez M., Morales G.M., Jofré E. Fengycins From *Bacillus amyloliquefaciens* MEP₂18 Exhibit Antibacterial Activity by Producing Alterations on the Cell Surface of the Pathogens *Xanthomonas axonopodis* pv. *vesicatoria* and *Pseudomonas aeruginosa* PA01 // Front. Microbiol. – 2020. – V. 10(3107). – P. 1–12. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.03107>
60. Miljaković D., Marinković J., Balešević-Tubić S. The significance of *Bacillus* spp. in disease suppression and growth promotion of field and vegetable crops // Microorganisms. – 2020. – V. 8(7). – P. 1–19. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8071037>
61. Moyne A.L., Cleveland T.E., Tuzun S. Molecular characterization and analysis of the operon encoding the antifungal lipopeptide bacillomycin D // FEMS Microbiol. Lett. – 2004. – V. 234. – P. 43–49. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2004.tb09511.x>
62. Mubarik R.E., Ambarsari N.R., Wahyudi A.T. Antagonistic activity of glucanolytic bacteria *Bacillus subtilis* W3.15 against *Fusarium oxysporum* and its enzyme characterization // Biodiversitas. – 2021. – V. 22. – P. 4067–4077. <https://doi.org/10.13057/biodiv/d220956>
63. Ongena M., Jourdan E., Adam A., Paquot M., Brans A., Joris B., Arpigny J.L., Thonart P. Surfactin and fengycin lipopeptides of *Bacillus subtilis* as elicitors of induced systemic resistance in plants // Environ. Microbiol. – 2007. – V. 9(4). – P. 1084–1090. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2006.01202.x>
64. Palazzinia J.M., Dunlap C.A., Bowman M.J., Chulze S.N. *Bacillus velezensis* RC 218 as a biocontrol agent to reduce *Fusarium* head blight and deoxynivalenol accumulation: Genome sequencing and secondary metabolite cluster profiles // Microbiological Research. – 2016. – V. 192. – P. 30–36.
65. Park M., Kim C., Yang J., Lee H., Shin W., Kim S., Sa T. Isolation and characterization of diazotrophic growth promoting bacteria from rhizosphere of agricultural crops of Korea // Microbiol Res. – 2005. – V. 160. – P. 127–133. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2004.10.003>
66. Patel S., Rahul S.N. Role of microbial insecticides in insect pest management // Pop Kheti. – 2020. – V. 8. – P. 88–92.
67. Peng G., Zhao X., Li Y., Wang R., Huang Y., Qi G. Engineering *Bacillus velezensis* with high production of acetoin primes strong induced systemic resistance in *Arabidopsis thaliana* // Microbiol. Res. – 2019. – V. 227. – P. 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2019.126297>
68. Putri R.E., Mubarik N.R., Ambarsari L., Wahyudi A. Antagonistic activity of glucanolytic bacteria *Bacillus subtilis* W3.15 against *Fusarium oxysporum* and its enzyme characterization // Biodiversitas. – 2021. – V. 22 (9). – P. 4067–4077. <https://doi.org/10.13057/biodiv/d220956>
69. Qi G., Zhu F., Du P., Yang X., Qiu, D. Yu Z., Chen J., Zhao X. Lipopeptide induces apoptosis in fungal cells by a mitochondria-dependent pathway //



- Peptides. – 2010. – V. 31(11). – P. 1978–1986.
<https://doi.org/10.1016/j.peptides.2010.08.003>
70. Raafat M.M., Ali-Tammam M., Ali A.E. Quorum quenching activity of *Bacillus cereus* isolate 30b confers antipathogenic effects in *Pseudomonas aeruginosa* // Infect. Drug Resist. – 2019. – V. 12. – P. 1583–1596.
<https://doi.org/10.2147/IDR.S182889>
 71. Romero D., de Vicente A., Rakotoaly R.H., Dufour S.E., Veening J.W., Arrebola E., Cazorla F.M., Kuipers O.P., Paquot M., Pérez-García A. The iturin and fengycin families of lipopeptides are key factors in antagonism of *Bacillus subtilis* toward *Podosphaera fusca* // Mol Plant Microbe Interact. – 2007. – V. 20(4). – P. 430–440. <https://doi.org/10.1094/MPMI-20-4-0430>
 72. Ruiu L. Plant-growth-promoting bacteria (PGPB) against insects and other agricultural pests // Agronomy – 2020. – V. 10(6). – P. 1–12.
<https://doi.org/10.3390/agronomy10060861>
 73. Saber W.I.A., Ghoneem K.M., Al-Askar A.A., Rashad Y.M., Ali A.A., Rashad E.M. Chitinase production by *Bacillus subtilis* ATCC 11774 and its effect on biocontrol of *Rhizoctonia* diseases of potato // Acta Biol. Hung. – 2015. – V. 66(4). – P. 436–448. <https://doi.org/10.1556/018.66.2015.4.8>
 74. Saechow S., Thammasittirong A., Kittakoop P., Prachya S., Thammasittirong S.N. Antagonistic Activity against Dirty Panicle Rice Fungal Pathogens and Plant Growth-Promoting Activity of *Bacillus amyloliquefaciens* BAS23 // J Microbiol Biotechnol. – 2018. – V. 28(9). – P. 1527–1535.
<https://doi.org/10.4014/jmb.1804.04025>
 75. Samada L.H., Tambunan U.S. F. Biopesticides as promising alternatives to chemical pesticides: a review of their current and future status // Online J Biol Sci. – 2020. – V. 20. – P. 66–76. <https://doi.org/10.3844/ojbsci.2020.66.76>
 76. Sarwar A., Hassan M.N., Imran M., Iqbal M., Majeed S., Brader G., Sessitsch A., Hafeez F.Y. Biocontrol activity of surfactin A purified from *Bacillus* NH-100 and NH-217 against rice bakanae disease // Microbiological Research. – 2018. – V. 209. – P. 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.01.006>
 77. Scholz R., Vater J., Budiharjo A., Wang Z., He Y., Dietel K., Schwecke T., Herfort S., Lasch P., Borriss R. Amylocyclicin, a novel circular bacteriocin produced by *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 // J. Bacteriol. – 2014. – V. 196(10). – P. 1842–1852. <https://doi.org/10.1128/JB.01474-14>
 78. Seydlova G., Svobodova J. Review of surfactin chemical properties and the potential biomedical applications // Cent. Eur. J. Med. – 2008. – V. 312. – P. 123–133. <https://doi.org/10.2478/s11536-008-0002-5>
 79. Shen Y., Li J., Xiang J., Wang J., Yin K., Liu Q. Isolation and identification of a novel protein elicitor from a *Bacillus subtilis* strain BU412 // AMB Express. – 2019. – V. 9(1). – P. 117. <https://doi.org/10.1186/s13568-019-0822-5>
 80. US Food and Drug Administration, 2010. Guidance for Industry and FDA: Advisory Levels for Deoxynivalenol (DON) in Finished Products for Human Consumption and Grains By-products Used for Animal Feed. US Food and Drug Administration, Silver Spring MD, USA.
 81. Wang J.Q., Yang F., Yang P.L., Liu J., Lv Z.H. Microbial Reduction of Zearalenone by a new Isolated *Lysinibacillus* sp. ZJ-2016-1 // World



- Mycotoxin J. – 2018. – V. 11. – P. 571–578.
<https://doi.org/10.3920/WMJ2017.2264>
82. Wang N., Liu M., Guo L., Yang X., Qiu D. A novel protein elicitor (PeBA1) from *Bacillus amyloliquefaciens* NC6 induces systemic resistance in tobacco // Int. J. Biol. Sci. – 2016. – V. 12(6). – P. 757–767.
<https://doi.org/10.7150/ijbs.14333>
 83. Wang T., Liu X.H., Wu M.B., Ge S. Molecular insights into the antifungal mechanism of Bacilysin // J. Mol. Model. – 2018. – V. 24. – P. 118.
<https://doi.org/10.1007/s00894-018-3645-4>
 84. Wu Q., Ni M., Dou K., Tang J., Ren J., Yu C., Chen J. Co-culture of *Bacillus amyloliquefaciens* accC11060 and *Trichoderma asperellum* GDFS1009 enhanced pathogen-inhibition and amino acid yield // Microb. Cell Fact. – 2018. – V. 17(1). – P. 155. <https://doi.org/10.1186/s12934-018-1004-x>
 85. Zhang D., Yu S., Yang Y., Zhang J., Zhao D., Pan Y., Fan S., Yang Z., Zhu J. Antifungal effects of volatiles produced by *Bacillus subtilis* against *Alternaria solani* in potato // Front. Microbiol. – 2020. – V. 11 (1196). – P. 1196.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01196>

REFERENCES

1. Abbas MST. Genetically engineered (modified) crops (*Bacillus thuringiensis* crops) and the world controversy on their safety. *Egypt J Biol Pest Control*. 2018;28:52. <https://doi.org/10.1186/s41938-018-0051-2>
2. Ahimou F, Jacques P, Deleu M. Surfactin and iturin A effects on *Bacillus subtilis* surface hydrophobicity. *Enzyme Microb Technol*. 2000;27:749–754. [https://doi.org/10.1016/s0141-0229\(00\)00295-7](https://doi.org/10.1016/s0141-0229(00)00295-7)
3. Alabouvette C, Couteadier Y. Biological Control of Plant Diseases: Progress and Challenges for the Future. In: *Biological Control of Plant Diseases*. E. C. Tjamos, G. C. Papavizas and R. J. Cook. Eds. Plenum Press, New York. 1992;415–426.
4. Ananda M, Rusmana I, Akhdiya A. Quorum quenching of *Bacillus cereus* INT1c against *Pseudomonas syringae*. *J. Phys. Conf. Ser*. 2019;1277(012010):1–9. <https://doi.org/10.1088/1742-6596/1277/1/012010>
5. Backhouse D, Stewart A. Interactions between *Bacillus* species and sclerotia of *Sclerotium cepivorum*. *Soil Biol. and Biochem*. 1989;21(1):173–176.
6. Bartnicki-Garcia S. Fungal cell wall composition. In *Handbook of Microbiology* 2. CRC Press, Cleveland, OH. 1973:201–214.
7. Benitez LB, Velho RV, Lisboa MP, Medina LF, Brandelli A. Isolation and characterization of antifungal peptides produced by *Bacillus amyloliquefaciens* LBM5006. *J Microbiol*. 2010;48(6):791–797.
<https://doi.org/10.1007/s12275-010-0164-0>
8. Carrillo C, Teruel JA, Aranda FJ, Ortiz A. Molecular mechanism of membrane permeabilization by the peptide antibiotic surfactin. *Biochim Biophys Acta*. 2003;1611:91–97. [https://doi.org/10.1016/s0005-2736\(03\)00029-4](https://doi.org/10.1016/s0005-2736(03)00029-4)
9. Caulier S, Nannan C, Gillis A, Licciardi F, Bragard C, Mahillon J. Overview of the Antimicrobial Compounds Produced by Members of the *Bacillus subtilis* Group. *Front. Microbiol*. 2019;10:302.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00302>



10. Cawoy H, Debois D, Franzil L, De Pauw E, Thonart P, Ongena M. Lipopeptides as main ingredients for inhibition of fungal phytopathogens by *Bacillus subtilis/amyoliquefaciens*. *Microb Biotechnol*. 2015;8(2):281–295. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.12238>
11. Chen XH, Koumoutsis A, Scholz R, Borriss R. More than anticipated – production of antibiotics and other secondary metabolites by *Bacillus amyoliquefaciens* FZB42. *J Mol Microbiol Biotechnol*. 2009;16(1-2):14–24. <https://doi.org/10.1159/000142891>
12. Choi HK, Song GC, Yi HS, Ryu CM. Field evaluation of the bacterial volatile derivative 3-pentanol in priming for induced resistance in pepper. *J. Chem. Ecol*. 2014;40(8):882–892. <https://doi.org/10.1007/s10886-014-0488-z>
13. Dame ZT, Rahman M, Islam T. Bacilli as sources of agrobiotechnology: recent advances and future directions. *Green Chemistry Letters and Reviews*. 2021;14:2:246–271. <https://doi.org/10.1080/17518253.2021.1905080>
14. Debois D, Jourdan E, Smargiasso N, Thonart P, Pauw E, Ongena M. Spatiotemporal monitoring of the antibiome secreted by *Bacillus* biofilms on plant roots using MALDI mass spectrometry imaging. *Anal Chem*. 2014;86(9):4431–8. <https://doi.org/10.1021/ac500290s>
15. Dewi RTK, Mubarik NR, Suhartono MT. Medium optimization of β -glucanase production by *Bacillus subtilis* SAHA 32.6 used as biological control of oil palm pathogen. *Emirates J Food Agric*. 2016;28(2):116–125. <https://doi.org/10.9755/ejfa.2015-05-195>
16. Dragovoz IV, Leonova NO, Zelena LB, Rebriyev VA, Avdeeva LV. Identification of *Bacillus amyoliquefaciens* subsp. *plantarum* IMV B-7404 strain exometabolites with antifungal activity. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*. 2015;(7):129–135. <https://doi.org/10.15407/dopovidi2015.07.129>
17. Dunlap CA, Browman MJ, Schisler DA. Genomic analysis and secondary metabolite production in *Bacillus amyoliquefaciens* AS 43.3: A biocontrol antagonist of *Fusarium* head blight. *Biological Control*. 2013;64(2):166–175.
18. El-Aassar S, Ghanem K, Sabrys A, Ghanem N. Purification and characterization of chitinases produced by *Bacillus amyoliquefaciens*. *Bioseparation*. 1992;3(1):37–46.
19. Engelbrecht G, Horak I, Jansen van Rensburg PJ, Claassens S. *Bacillus* – based bionematicides: development, modes of action and commercialisation. *Biocontrol Sci. Technol*. 2018;28(7):629–653. <https://doi.org/10.1080/09583157.2018.1469000>
20. European Commission Regulation N°1881/2006 of 19 December 2006. Setting maximum levels for certain contaminants in food stuffs. *Off. J. Eur. L* 364;5–24.
21. Felipe V, Palma L, Yaryura P. Antagonistic activity of a *Bacillus* sp. strain isolated in Córdoba, Argentina against *Macrophomina phaseolina* (Tassi) Goid. *Rev Argent Microbiol*. 2017;49(4):402–403. <https://doi.org/10.1016/j.ram.2016.08.008>

22. Fiddaman PJ, Rossall S. The production of antifungal volatiles by *Bacillus subtilis*. *J Appl Microbiol*. 1993;74(2):119–126.
23. Fu G, Ma J, Wang L, Yang X, Liu J, Zhao X. Effect of Degradation of Zearalenone-Contaminated Feed by *Bacillus licheniformis* CK1 on Postweaning Female Piglets. *Toxins*. 2016;8(10):300. <https://doi.org/10.3390/toxins8100300>
24. Gautam S, Chauhan A, Sharma R, Sehgal R, Shirkot CK. Potential of *Bacillus amyloliquefaciens* for biocontrol of bacterial canker of tomato incited by *Clavibacter michiganensis* ssp. *michiganensis*. *Microb. Pathog.* 2019;130:196–203. <https://doi.org/10.1016/j.micpath.2019.03.006>
25. Gomaa EZ. Chitinase production by *Bacillus thuringiensis* and *Bacillus licheniformis*: Their potential in antifungal biocontrol. *J Microbiol*. 2012;50(1):103–111. <https://doi.org/10.1007/s12275-012-1343-y>
26. Gong W, Wang J, Chen Z, Xia B, Lu G. Solution structure of LCI, a novel antimicrobial peptide from *Bacillus subtilis*. *Biochemistry*. 2011;50(18):3621–3627. <https://doi.org/10.1021/bi200123w>
27. Gudzenko OV, Varbanets LD, Ivanytsia VO, Shtenikov MD. Representatives of *Bacillus* from DeepWater Bottom Sediments of the Black Sea — Producers Elastase, Fibrin(ogen)ases, and Collagenases. *Microbiological journal*. 2024;3:51–57. <https://doi.org/10.15407/microbiolj86.03.051>
28. Guleria S, Walia A, Chauhan A, Shirkot CK. Molecular characterization of alkaline protease of *Bacillus amyloliquefaciens* SP1 involved in biocontrol of *Fusarium oxysporum*. *Int. J. Food Microbiol*. 2016;232:134–143.
29. Guo Q, Li Y, Lou Y, Shi M, Jiang Y, Zhou J, Sun Y, Xue Q, Lai H. *Bacillus amyloliquefaciens* Ba13 induces plant systemic resistance and improves rhizosphere microecology against tomato yellow leaf curl virus disease. *Appl. Soil Ecol*. 2019;137:154–166. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.01.015>
30. Guo S, Tariq A, Liao J, Yang A, Jiang X, Yin Y, Shi Y, Li C, Pan J, Han D. Identification and Antagonistic Potential of *Bacillus atrophaeus* against Wheat Crown Rot Caused by *Fusarium pseudograminearum*. *Agronomy*. 2024;14(9):2135–2116. <https://doi.org/10.3390/agronomy14092135>
31. Hafeez FY, Yasmin S, Ariani D, Zafar Y. Plant growthpromoting bacteria as biofertilizer. *EDP Sciences/INRA*. 2006;26(2):143–150. <https://doi.org/10.1051/agro:2006007>
32. Hammami I, Rhouma A, Jaouadi B, Rebai A, Nesme X. Optimization and biochemical characterization of a bacteriocin from a newly isolated *Bacillus subtilis* strain 14B for biocontrol of *Agrobacterium* spp. strains. *Lett. Appl. Microbiol*. 2009;48(2):253–260. <https://doi.org/10.1111/j.1472-765X.2008.02524.x>
33. Hassall CH, Subtilin C. An Antibiotic Concentrate from *Bacillus subtilis*. *Nature*. 1948;161:317–318.
34. Hu LB, Zhang T, Yang ZM, Zhou W, Shi ZQ. Inhibition of fengycins on the production of fumonisin B1 from *Fusarium verticillioides*. *Lett Appl Microbiol*. 2009;48(1):84–9. <https://doi.org/10.1111/j.1472-765X.2008.02493.x>



35. Hu X, Boyer GL. Siderophore-mediated aluminum uptake by *Bacillus megaterium* ATCC 19213. *Appl Environ Microbiol.* 1996;62(11):4044–4048.
36. Iloabuchi K, Spiteller D. The Epiphyte *Bacillus* sp. G2112 Produces a Large Diversity of Nobilamide Peptides that Promote Biofilm Formation in *Pseudomonads* and *Mycobacterium aurum*. *Biomolecules.* 2024;14:1244. <https://doi.org/10.3390/biom14101244>
37. Ito T. Enzymatic determination of itoic acid, a *Bacillus subtilis* siderophore, and 2,3-dihydroxybenzoic acid. *Appl. Environ. Microbiol.* 1993;59(7):2343–2345.
38. Izquierdo-García LF, González-Almario A, Cotes AM, Moreno-Velandia CA. *Trichoderma virens* GI006 and *Bacillus velezensis* Bs006: a compatible interaction controlling *Fusarium* wilt of cape gooseberry. *Sci. Rep.* 2020;10(1):6857. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-63689-y>
39. Ji C, Zhang M, Kong Z, Chen X, Wang X, Ding W, Lai H, Guo Q. Genomic analysis reveals potential mechanisms underlying promotion of tomato plant growth and antagonism of soilborne pathogens by *Bacillus amyloliquefaciens* Ba13. *Microbiol Spectr.* 2021;9:e01615-21. <https://doi.org/10.1128/Spectrum.01615-21>
40. Innocenti G, Roberti R, Montanari M, Zakrisson E. Efficacy of microorganisms antagonistic to *Rhizoctonia cerealis* and their cell wall degrading enzymatic activities. *Mycol. Res.* 2003;107:421–427. <https://doi.org/10.1017/s0953756203007640>
41. Karuppiyah V, Sun J, Li T, Vallikkannu M, Chen J. Co-cultivation of *Trichoderma asperellum* GDFS1009 and *Bacillus amyloliquefaciens* 1841 causes differential gene expression and improvement in the wheat growth and biocontrol activity. *Front. Microbiol.* 2019;10(1068). <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01068>
42. Kenig M, Vandamme E, Abraham EP. The mode of action of bacilysin and anticapsin and biochemical properties of bacilysin-resistant mutants. *J. Gen. Microbiol.* 1976;94:46–54. <https://doi.org/10.1099/00221287-94-1-46>
43. Kloepper J, Ryu C, Zhang S. Induced systemic resistance and promotion of plant growth by *Bacillus* spp. *Phytopathology.* 2004;94:1259–1266.
44. Köhl J, Ravensberg W. Microbial bioprotectants for plant disease management, Burleigh Dodds Science Publishing, Cambridge, UK; 2022.
45. Korzh YuV, Dragovoz IV, Avdeeva LV. Lytic Exoenzymes of Soil Strains of *Bacillus* Representatives and Manifestations of their Biological Activity. *Mikrobiol. Z.* 2021;83(4):54–62. <https://doi.org/10.15407/microbiolj83.04.054>
46. Kumar P, Khare S, Dubey RC. Diversity of Bacilli from Disease Suppressive Soil and their Role in Plant Growth Promotion and Yield Enhancement. *New York Science Journal.* 2012;5(1):90–111.
47. Lahlali R, Peng G, McGregor L, Gossen B, Hwang S, McDonald M. Mechanisms of the biofungicide Serenade (*Bacillus subtilis* QST713) in suppressing clubroot. *Biocontr. Sc. Technol.* 2011;21:1351–1362. <https://doi.org/10.1080/09583157.2011.618263>



48. Le Mire G, Siah A, Brisset M-N, Gaucher M, Deleu M, Jijakli M. Surfactin protects wheat against *Zymoseptoria tritici* and activates both salicylic acid- and jasmonic acid-dependent defense responses. *Agriculture*. 2018;8(1):1–14. <https://doi.org/10.3390/agriculture8010011>
49. Li XY, Wang YH, He YQ. Diversity and active mechanism of fengycin-type cyclopeptides from *Bacillus subtilis* XF-1 against *Plasmodiophora brassicae*. *J. Microbiol. Biotechnol.* 2013;23:313–321. <https://doi.org/10.4014/jmb.1208.08065>
50. Lim SM., Yoon M, Choi GJ, Choi YH, Jang KS, Shin TS, Park HW, Yu NH, Kim YH, Kim JC. Diffusible and volatile antifungal compounds produced by an antagonistic *Bacillus velezensis* G341 against various phytopathogenic fungi. *Plant Pathol. J.* 2017;33(5):488–498. <https://doi.org/10.5423/PPJ.OA.04.2017.0073>
51. Lin C, Tsai CH, Chen PY, Wu CY, Chang YL, Yang YL, Chen YL. Biological control of potato common scab by *Bacillus amyloliquefaciens* Ba01. *PLoS ONE*. 2018;13(4):e0196520. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0196520>
52. Liu G, Kong Y, Fan Y, Geng C, Peng D, Sun M. Whole-genome sequencing of *Bacillus velezensis* LS69, a strain with a broad inhibitory spectrum against pathogenic bacteria. *J. Biotechnol.* 2017;249:20–24. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2017.03.018>
53. Liu Y, Feng H, Fu R, Zhang N, Du W, Shen Q, Zhang R. Induced rootsecreted D-galactose functions as a chemoattractant and enhances the biofilm formation of *Bacillus velezensis* SQR9 in an McpA-dependent manner. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2020;104(2):785–797. <https://doi.org/10.1007/s00253-019-10265-8>
54. Lizárraga-Sánchez GJ, Leyva-Madrigal KY, Pánchez-Peña S, Quiroz-Figueroa FR, Maldonado-Mendoza IE. *Bacillus cereus* sensu lato strain B25 controls maize stalk and ear rot in Sinaloa, Mexico. *Field Crops Res.* 2015;76:11–21. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.02.015>
55. Lugtenberg B, Kamilova F. Plant-Growth-Promoting Rhizobacteria. *Annu. Rev. Microbiol.* 2009;63:541–556. <https://doi.org/10.1146/annurev.micro.62.081307.162918>
56. Ma X, Zou D, Ji A, Jiang C, Zhao Z, Ding X, Han Z, Bao P, Chen K, Ma A, Wei X. Identification of a Novel Chitinase from *Bacillus paralicheniformis*: Gene Mining, Sequence Analysis, and Enzymatic Characterization. *Foods*. 2024;13(11),1777: <https://doi.org/10.3390/foods13111777>
57. Mari M, Guizzardi M, Pratella GC. Biological control of gray mold in pears by antagonistic bacteria. *Biol. Control*. 1996;7:30–37.
58. May JJ, Wendrich TM, Marahiel MA. The *dhb* Operon of *Bacillus subtilis* Encodes the Biosynthetic Template for the Catecholic Siderophore 2,3-Dihydroxybenzoate-Glycine-Threonine Trimeric Ester Bacillibactin. *Journal of Biological Chemistry*. 2001;276(10):7209–7217. <https://doi.org/10.1074/jbc.M009140200>
59. Medeot DB, Fernandez M, Morales G.M, Jofré E. Fengycins From *Bacillus amyloliquefaciens* MEP₂18 Exhibit Antibacterial Activity by Producing



- Alterations on the Cell Surface of the Pathogens *Xanthomonas axonopodis* pv. *vesicatoria* and *Pseudomonas aeruginosa* PA01. *Front. Microbiol.* 2020;10(3107):1–12. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.03107>
60. Miljković D, Marinković J, Balešević-Tubić S. The significance of *Bacillus* spp. in disease suppression and growth promotion of field and vegetable crops. *Microorganisms*. 2020;8(7):1–19. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8071037>
61. Moyne AL, Cleveland TE, Tuzun S. Molecular characterization and analysis of the operon encoding the antifungal lipopeptide bacillomycin D. *FEMS Microbiol. Lett.* 2004;234:43–49. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2004.tb09511.x>
62. Mubarik RE, Ambarsari NR, Wahyudi AT. Antagonistic activity of glucanolytic bacteria *Bacillus subtilis* W3.15 against *Fusarium oxysporum* and its enzyme characterization. *Biodiversitas*. 2021;22:4067–4077. <https://doi.org/10.13057/biodiv/d220956>
63. Ongena M, Jourdan E, Adam A, Paquot M, Brans A, Joris B, Arpigny JL, Thonart P. Surfactin and fengycin lipopeptides of *Bacillus subtilis* as elicitors of induced systemic resistance in plants. *Environ. Microbiol.* 2007;9(4):1084–1090. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2006.01202.x>
64. Palazzinia JM, Dunlap CA, Bowmanc MJ, Chulze SN. *Bacillus velezensis* RC 218 as a biocontrol agent to reduce *Fusarium* head blight and deoxynivalenol accumulation: Genome sequencing and secondary metabolite cluster profiles. *Microbiological Research*. 2016;192:30–36.
65. Park M, Kim C, Yang J, Lee H, Shin W, Kim S, Sa T. Isolation and characterization of diazotrophic growth promoting bacteria from rhizosphere of agricultural crops of Korea. *Microbiol Res.* 2005;160:127–133. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2004.10.003>
66. Patel S, Rahul SN. Role of microbial insecticides in insect pest management. *Pop Kheti*. 2020;8:88–92.
67. Peng G, Zhao X, Li Y, Wang R, Huang Y, Qi G. Engineering *Bacillus velezensis* with high production of acetoin primes strong induced systemic resistance in *Arabidopsis thaliana*. *Microbiol. Res.* 2019;227:1–12. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2019.126297>
68. Putri RE, Mubarik, NR, Ambarsari L, Wahyudi A. Antagonistic activity of glucanolytic bacteria *Bacillus subtilis* W3.15 against *Fusarium oxysporum* and its enzyme characterization. *Biodiversitas*. 2021;22 (9):4067–4077. <https://doi.org/10.13057/biodiv/d220956>
69. Qi G, Zhu F, Du P, Yang X, Qiu D, Yu Z, Chen J, Zhao X. Lipopeptide induces apoptosis in fungal cells by a mitochondria-dependent pathway. *Peptides*. 2010;31(11):1978–1986. <https://doi.org/10.1016/j.peptides.2010.08.003>
70. Raafat, M. M., Ali-Tammam, M., & Ali, A. E. Quorum quenching activity of *Bacillus cereus* isolate 30b confers antipathogenic effects in *Pseudomonas aeruginosa*. *Infect. Drug Resist.* 2019;12:1583–1596. <https://doi.org/10.2147/IDR.S182889>
71. Romero D, de Vicente A, Rakotoaly RH, Dufour SE, Veening JW, Arrebola E, Cazorla FM, Kuipers OP, Paquot M, Pérez-García A. The iturin and

- fengycin families of lipopeptides are key factors in antagonism of *Bacillus subtilis* toward *Podosphaera fusca*. *Mol Plant Microbe Interact.* 2007;20(4):430–40. <https://doi.org/10.1094/MPMI-20-4-0430>
72. Ruiu L. Plant-growth-promoting bacteria (PGPB) against insects and other agricultural pests. *Agronomy.* 2020;10(6):1–12. <https://doi.org/10.3390/agronomy10060861>
 73. Saber WIA, Ghoneem KM, Al-Askar AA, Rashad YM, Ali AA, Rashad EM. Chitinase production by *Bacillus subtilis* ATCC 11774 and its effect on biocontrol of *Rhizoctonia* diseases of potato. *Acta Biol. Hung.* 2015;66(4):436–448. <https://doi.org/10.1556/018.66.2015.4.8>
 74. Saechow S, Thammasittirong A, Kittakoo P, Prachya S, Thammasittirong SN. Antagonistic Activity against Dirty Panicle Rice Fungal Pathogens and Plant Growth-Promoting Activity of *Bacillus amyloliquefaciens* BAS23. *J Microbiol Biotechnol.* 2018;28(9):1527–1535. <https://doi.org/10.4014/jmb.1804.04025>
 75. Samada LH, Tambunan USF. Biopesticides as promising alternatives to chemical pesticides: a review of their current and future status. *Online J Biol Sci.*, 2020;20:66–76. <https://doi.org/10.3844/ojbsci.2020.66.76>
 76. Sarwar A, Hassan MN, Imran M, Iqbale M, Majeed S, Brader G, Sessitsch A, Hafeez FY. Biocontrol activity of surfactin A purified from *Bacillus* NH-100 and NH-217 against rice bakanae disease. *Microbiological Research.* 2018;209:1–13. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.01.006>
 77. Scholz R, Vater J, Budiharjo A, Wang Z, He Y, Dietel K, Schwecke T, Herfort S, Lasch P, Borriss R. Amylocyclicin, a novel circular bacteriocin produced by *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42. *J. Bacteriol.* 2014;196(10):1842–1852. <https://doi.org/10.1128/JB.01474-14>
 78. Seydlova G, Svobodova J. Review of surfactin chemical properties and the potential biomedical applications. *Cent. Eur. J. Med.* 2008;312:123–133. <https://doi.org/10.2478/s11536-008-0002-5>
 79. Shen Y, Li J, Xiang J, Wang J, Yin K, Liu Q. Isolation and identification of a novel protein elicitor from a *Bacillus subtilis* strain BU412. *AMB Express.* 2019;9(1):117. <https://doi.org/10.1186/s13568-019-0822-5>
 80. US Food and Drug Administration, 2010. Guidance for Industry and FDA: Advisory Levels for Deoxynivalenol (DON) in Finished Products for Human Consumption and Grains By-products Used for Animal Feed. US Food and Drug Administration, Silver Spring MD, USA.
 81. Wang JQ, Yang F, Yang PL, Liu J, Lv ZH. Microbial Reduction of Zearalenone by a new Isolated *Lysinibacillus* sp. ZJ-2016-1. *World Mycotoxin J.* 2018;11:571–578. <https://doi.org/10.3920/WMJ2017.2264>
 82. Wang N, Liu M, Guo L, Yang X, Qiu D. A novel protein elicitor (PeBA1) from *Bacillus amyloliquefaciens* NC6 induces systemic resistance in tobacco. *Int. J. Biol. Sci.* 2016;12(6):757–767. <https://doi.org/10.7150/ijbs.14333>
 83. Wang T, Liu XH, Wu MB, Ge S. Molecular insights into the antifungal mechanism of Bacilysin. *J. Mol. Model.* 2018;24:118. <https://doi.org/10.1007/s00894-018-3645-4>



84. Wu Q, Ni M, Dou K, Tang J, Ren J, Yu C, Chen J. Co-culture of *Bacillus amyloliquefaciens* accC11060 and *Trichoderma asperellum* GDFS1009 enhanced pathogen-inhibition and amino acid yield. *Microb. Cell Fact.* 2018;17(1):155. <https://doi.org/10.1186/s12934-018-1004-x>
85. Zhang D, Yu S, Yang Y, Zhang J, Zhao D, Pan Y, Fan S, Yang Z, Zhu J. Antifungal effects of volatiles produced by *Bacillus subtilis* against *Alternaria solani* in potato. *Front. Microbiol.* 2020;11(1196):1196. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01196>

Стаття надійшла до редакції 18.02.2025 р.

