

О. В. Андрющенко, І. В. Страшнова, Т. В. Іваниця,
Г. В. Ямборко, М. Б. Галкін, Г. В. Лісютін

Одеський національний університет імені І. І. Мечникова,
вул. Всеволода Змієнка, 2, м. Одеса, 65082, Україна,
e-mail: fabiyanska@ukr.net

ОЦІНКА АНТАГОНІСТИЧНОЇ АКТИВНОСТІ БАЦИЛ ЩОДО ФІТОПАТОГЕННИХ МІКРООРГАНІЗМІВ

Біологічний контроль фітопатогенів з використанням непатогенних представників бактерій, зокрема бацил, як основи біопрепаратів, є альтернативою хімічним пестицидам і реалізує напрям, пов'язаний з екологізацією агропромисловості. **Мета.** Оцінити антагоністичний потенціал бацил, виділених із різних природних джерел, щодо фітопатогенних мікроорганізмів. **Методи.** Антагоністичну активність 5-и ґрунтових штамів бацил (*Bacillus* spp. 6, 9, 13, 21, 50) та 6-и штамів, виділених із глибоководних донних осадов Чорного моря (*Bacillus subtilis* ONU 559, ONU 1125, *Bacillus pumilus* ONU 554, *Bacillus velezensis* ONU 553, *Paenibacillus larvae* ONU 1077, *Priestia megaterium* ONU 1085), проти колекційних і виділених із уражених злакових рослин фітопатогенних мікроорганізмів досліджено методом блоків. **Результати.** Під впливом бацил розміри зон відсутності росту колекційних штамів фітопатогенних бактерій коливалися від $16,5 \pm 0,2$ мм до $21,3 \pm 0,2$ мм, виділених із рослин – у межах $15,4 \pm 0,2$ мм – $18,2 \pm 0,2$ мм; для фітопатогенних грибів визначено у межах $15,6 \pm 0,2$ мм – $27,7 \pm 0,3$ мм (для колекційних штамів) і $14,0 \pm 0,1$ мм – $23,4 \pm 0,2$ мм (для виділених із рослин). Майже до усіх штамів фітопатогенних бактерій бацили проявили антагоністичну активність середнього ступеню, у 8,3% випадків штами, виділені із донних осадов, проявили активність високого ступеню до окремих колекційних штамів бактерій. Антагоністами середнього ступеню щодо колекційних і виділених із уражених рослин грибів виявилися 65,0% і 85,0%, відповідно, ґрунтових штамів бацил. Штами морських бацил проявили більший антагоністичний ефект проти грибів: 45,8% були високо активними до колекційних штамів і 33,3% – високо активними до виділених грибів. **Висновки.** Штами бацил, виділені із різних природних джерел, пригнічували ріст колекційних і виділених із уражених рослин фітопатогенних мікроорганізмів. Ступінь антагоністичної активності бацил оцінено як «середній» і «високий» у залежності від штаму патогену. Найкращий антагоністичний ефект виявив штам *B. subtilis* ONU 1125 із глибоководних донних осадов Чорного моря, що дає змогу рекомендувати його для подальших досліджень щодо з'ясування можливості розробки препарату для боротьби зі збудниками захворювань рослин.

Ключові слова: антагоністична активність, бацили, фітопатогенні мікроорганізми.

© О. В. Андрющенко, І. В. Страшнова, Т. В. Іваниця, Г. В. Ямборко, М. Б. Галкін, Г. В. Лісютін, 2025



З аеробних спороутворювальних бактерій, як основи біопрепаратів проти інфекційних уражень рослин, найбільш поширені представники бактерій відділу *Bacillota* [11, 18, 29].

Бактеріальні препарати на основі штамів бацил мають низку переваг: – висока антимікробна активність; – швидкий антагоністичний ефект; – здатність бацил до колонізації різних частин рослини та утворення біоплівки у ризосфері та на листовій поверхні; – чутливість патогенів до метаболітів бацил; – можливість використання на різних стадіях розвитку рослин, для обробки насіння та ґрунту [7, 16, 18, 24]. *Bacillus* spp. також можуть діяти як біодобрива або біостимулятори, сприяючи поглинанню рослинами певних поживних речовин із навколишнього середовища (фіксація азоту, солюбілізація фосфату), та/або забезпечуючи рослини певними сполуками (біосинтез рослинних гормонів) [14, 16].

Однак, для бацил, як і для інших мікроорганізмів, що є основою мікробних препаратів, з часом відмічається втрата початкових антагоністичних властивостей, фізіологічних особливостей, зміни морфологічних характеристик і колись активні штами можуть проявляти нижчу активність або взагалі її втрачати після тривалого зберігання та пересіву на штучні середовища. Тож пошук антагоністично активних штамів бактерій для створення препаратів для захисту рослин від фітопатогенів в рамках реалізації концепції органічного й екологічного агровиробництва залишається актуальним.

Морське середовище – це джерело величезної кількості різноманітних мікроорганізмів, серед яких ізоляти морських бацил належать до філогенетично та фенотипічно гетерогенних груп бактерій. Метаболічно морські штами бацил відрізняє від наземних здатність синтезувати унікальні біологічно активні сполуки [10, 31, 32]. Ізоляти морських *Bacillus* spp. утворюють структурно різноманітні класи вторинних метаболітів, таких як ліпопептиди, поліпептиди, макролактони, жирні кислоти, полікетиди, ліпоаміди та ізокумарини, що зумовлює їх використання для створення біопрепаратів різного призначення, у тому числі і для агровиробництва [15, 32]. А зважаючи на те, що штами морських *Bacillus* spp. швидко ростуть на різних середовищах навіть за стресових умов, легко утворюють стійкі спори, вони можуть бути корисними як ефективний засіб біоконтролю проти різних фітопатогенів [6].

Мета роботи: оцінити антагоністичний потенціал бацил, виділених із різних природних джерел, щодо фітопатогенних мікроорганізмів.

Матеріали і методи

Для дослідження антимікробної активності проти фітопатогенних мікроорганізмів використано штами бацил, які виділені із глибоководних донних осадов Чорного моря і ризосферної зони ґрунтів та зберігаються у колекції морських та корисних для біотехнології штамів мікроорганізмів Одеського національного університету імені І.І. Мечникова. У роботі було використано 5 ґрунтових штамів (*Bacillus* spp. 6, 9, 13, 21, 50) та 6 штамів, виділених із донних осадов (*Bacillus subtilis* ONU 559, ONU 1125, *Bacillus pumilus* ONU 554, *Bacillus velezensis* ONU 553, *Paenibacillus larvae* ONU 1077, *Priestia megaterium* ONU 1085), відібраних за результатами попередніх досліджень [3, 25, 26].



Фітопатогенні мікроорганізми були представлені штамами бактерій і грибів, які також зберігаються у Колекції морських та корисних для екологічної біотехнології штамів мікроорганізмів ОНУ імені І.І. Мечникова, і штамами, виділеними із уражених злакових культур. Використані колекційні штами фітопатогенних бактерій: *Pectobacterium carotovorum* ONU 318, ONU 320, ONU 321, ONU 525, *Ralstonia solanacearum* ONU 376, 377, ONU 378, ONU 386, *Agrobacterium radiobacter* ONU 310, ONU 440, *Allorhizobium vitis* ONU 479; колекційні штами фітопатогенних грибів: *Alternaria alternata* ONU F 23, *Aspergillus niger* ONU F 25, *Aspergillus flavus* ONU F 31, *Aspergillus terreus* ONU F 32, *Cladosporium cladosporioides* ONU F 26, *Fusarium oxysporum* ONU F 27, *Paecilomyces variotii* ONU F 28, *Penicillium expansum* ONU F 29. Виділені із уражених злакових рослин штами бактерій: *Xanthomonas arboricola* (4 штами), *Pectobacterium carotovorum* (1 штама); штами грибів: *Fusarium oxysporum* (30 штамів), *Sclerotinia sclerotiorum* (16 штамів), *Alternaria alternata* (3 штами).

Визначення антагоністичної активності проводили методом блоків. Для цього попереднє культивування штамів бацил здійснювали на агаризованому середовищі LB (LB agar (MILLER) for Microbiology (Merck), Darmstadt, Germany) протягом 48 год при температурі 28 ± 1 °C. Штами фітопатогенних бактерій культивували на живильному агарі (Nutrient Agar, Biolife Italiana S.r.l., Milan, Italy) протягом 24 год, грибів – на середовищі Сабура (Sabouraud Glucose Agar, Biolife Italiana S.r.l., Milan, Italy) протягом 10 діб при 28 ± 1 °C.

В день експерименту готували суспензії фітопатогенних мікроорганізмів у концентрації 1×10^9 КУО/мл. Титр перевіряли фотометрично. Кожний штама фітопатогену по 100 мкл висівали на поверхні середовищ об'ємом 20 мл поживного агару (бактерії) і Сабура (гриби) в чашках Петрі. Із 48-годинних культур бацил вирізали блоки діаметром 12 мм, які поміщали на щойно засіяні культурами фітопатогенів поверхні середовищ. На кожен засіяну чашку поміщали по 6 блоків бактерій-антагоністів.

Контролем були посіви штамів фітопатогенів на відповідні середовища. Інкубацію проводили при 28 ± 1 °C протягом 2 діб (бактерії) і 10 діб (гриби). Облік результатів здійснювали щоденно, вимірюючи зони відсутності росту фітопатогенів навколо блоків із бацилами [2]. Розміри зон обчислювали як різницю діаметрів зон відсутності росту та агарових блоків. Дослідження проведено в трьох повторях.

Ступінь антагоністичної активності бацил визначали за розмірами зон відсутності росту фітопатогенів: 0,0 мм – штама не активний, до 10,0 мм – слабоактивний, 10,1–20,0 мм – середньоактивний, більше 20,0 мм – високоактивний [1].

Аналіз отриманих результатів здійснено з використанням описової статистики за допомогою програми Microsoft Office Excel-2016.

Результати та їх обговорення

Дослідження антагоністичної активності 11 штамів бактерій відділу *Bacillota*, 5 із яких виділені із ризосферної зони ґрунтів, 6 – із глибоководних донних осадів Чорного моря, показало, що всі вони проявили антагоністич-



ний ефект проти штамів фітопатогенних мікроорганізмів: колекційних і виділених із уражених злакових рослин.

Отримані результати визначення розмірів зон відсутності росту окремих фітопатогенів за дії бацил наведено у таблицях 1–4.

Під впливом метаболітів бацил зони відсутності росту колекційних фітопатогенних бактерій, які були представлені штамми *Pectobacterium carotovorum*, *Ralstonia solanacearum*, *Agrobacterium radiobacter* і *Allorhizobium vitis*, коливалися від $16,5 \pm 0,2$ мм до $21,3 \pm 0,2$ мм.

Однозначно встановити найбільш вразливі і найбільш стійкі штамми колекційних фітопатогенних бактерій (навіть у межах одного виду) до метаболітів бацил виявилось не можливо, оскільки один і той самий штам фітопатогену за дії різних штамів бацил виявляв різну чутливість. Так, наприклад, зона відсутності росту *P. carotovorum* ONU 318 за впливу *Bacillus* sp. 6 склала $16,5 \pm 0,2$ мм, а за впливу *B. subtilis* ONU 1125 – $20,1 \pm 0,2$ мм; за впливу *Bacillus* sp. 21 зона відсутності росту *P. carotovorum* ONU 525 склала $16,9 \pm 0,2$ мм, а за впливу *B. pumilus* ONU 554 – $19,4 \pm 0,2$ мм. Щодо *R. solanacearum*, зони відсутності росту загалом були дещо більшими, порівнюючи із *P. carotovorum*, і коливалися від $18,0 \pm 0,2$ мм до $21,3 \pm 0,2$ мм. Штами *A. radiobacter* і *A. vitis* також пригнічувалися метаболітами бацил і зони відсутності їх росту визначені у діапазоні від $16,8 \pm 0,2$ мм до $20,0 \pm 0,2$ мм.

Штами фітопатогенних бактерій *Xanthomonas arboricola* і *Pectobacterium carotovorum*, виділені із уражених злакових рослин, загалом проявили дещо меншу чутливість до дії бацил, порівнюючи із колекційними штамми фітопатогенних бактерій (табл. 1, 2). Розміри зон відсутності росту визначені у межах $15,4 \pm 0,2$ мм – $18,2 \pm 0,2$ мм. Із усіх досліджених штам *P. carotovorum* W5 виявив найбільшу стійкість до метаболітів *Bacillus* (зони відсутності його росту коливалися від $15,4 \pm 0,2$ мм за впливу *Bacillus* sp. 50 до $17,2 \pm 0,2$ мм за впливу *B. subtilis* ONU 1125). Штами *X. arboricola* були чутливішими, про що свідчили розміри зон відсутності їх росту, які для штамів *X. arboricola* W1 і B4 були найбільшими за впливу *B. velezensis* ONU 553, *B. subtilis* ONU 559 і *B. subtilis* ONU 1125 (табл. 2).

Оцінюючи ступінь антагоністичної активності, відзначимо, що майже до усіх штамів фітопатогенних бактерій бацили проявили антагоністичну активність середнього ступеню, лише у 8,3% випадків штамми *Bacillus* spp., виділені із донних осадів, проявили активність високого ступеню до окремих колекційних штамів бактерій (рис. 1).

Досліджуючи антагоністичну активність проти фітопатогенних грибів, виявлено більший вплив метаболітів *Bacillus* spp. на колекційні штамми, ніж на штамми, виділені із уражених рослин (табл. 3, 4).

Також колекційні штамми грибів виявилися чутливішими до бацил, ніж колекційні штамми бактерій, натомість виділені із уражених рослин фітопатогенні гриби були дещо стійкіші до дії бацил, ніж виділені бактеріальні патогени (табл. 1–4).

Із колекційних штамів фітопатогенних грибів найбільшу стійкість до метаболітів бацил проявив штам *P. expansum* ONU F 29, розміри зон відсутності росту якого визначені у межах $15,6 \pm 0,2$ мм – $20,2 \pm 0,2$ мм за дії

Таблиця 1

Зони відсутності росту колекційних штамів фітопатогенних бактерій (мм) за впливу бацил

Table 1

Zones of growth absence of collection strains of phytopathogenic bacteria (mm) under the effect of bacilli

Штам бацил	<i>Pectobacterium carotovorum</i>				<i>Ralstonia solanacearum</i>				<i>Agrobacterium radiobacter</i>		<i>Allorhizobium vitis</i> ONU 479
	ONU 318	ONU 320	ONU 321	ONU 525	ONU 376	ONU 377	ONU 378	ONU 386	ONU 310	ONU 440	
6	16,5±0,2	17,4±0,2	17,8±0,2	17,0±0,2	19,8±0,2	19,0±0,2	18,6±0,2	19,6±0,2	16,8±0,2	17,4±0,2	17,2±0,2
9	17,2±0,2	17,2±0,2	18,2±0,2	17,8±0,2	19,0±0,2	19,2±0,2	18,5±0,2	19,4±0,2	17,0±0,2	17,8±0,2	17,0±0,2
13	17,4±0,2	17,4±0,2	18,0±0,2	17,6±0,2	18,8±0,2	18,5±0,2	19,0±0,2	18,4±0,2	17,6±0,2	18,0±0,2	17,2±0,2
21	17,8±0,2	16,5±0,2	17,4±0,2	16,9±0,2	18,0±0,2	18,0±0,2	19,0±0,2	18,4±0,2	17,8±0,2	17,8±0,2	17,0±0,2
50	17,4±0,2	17,0±0,2	17,4±0,2	18,0±0,2	18,8±0,2	18,0±0,2	18,6±0,2	18,8±0,2	16,8±0,2	17,4±0,2	17,4±0,2
<i>B. velezensis</i> ONU 553	19,8±0,2	20,0±0,2	17,4±0,2	18,6±0,2	20,4±0,2	20,8±0,2	19,2±0,2	19,8±0,2	18,2±0,2	18,6±0,2	18,6±0,2
<i>B. pumilus</i> ONU 554	19,3±0,2	19,8±0,2	18,0±0,2	19,4±0,2	19,4±0,2	20,2±0,2	20,2±0,2	19,4±0,2	17,8±0,2	17,8±0,2	17,0±0,2
<i>B. subtilis</i> ONU 559	19,7±0,2	18,0±0,2	18,2±0,2	18,2±0,2	19,5±0,2	20,4±0,2	19,0±0,2	19,8±0,2	19,0±0,2	17,4±0,2	19,2±0,2
<i>B. subtilis</i> ONU 1125	20,1±0,2	18,7±0,2	19,0±0,2	18,0±0,2	20,4±0,2	21,0±0,2	21,3±0,2	19,8±0,2	18,2±0,2	19,4±0,2	20,0±0,2
<i>P. larvae</i> ONU 1077	18,4±0,2	18,4±0,2	18,4±0,2	19,0±0,2	21,2±0,2	19,8±0,2	19,4±0,2	20,0±0,2	17,6±0,2	17,8±0,2	17,0±0,2
<i>P. megaterium</i> ONU 1085	17,2±0,2	18,8±0,2	18,0±0,2	18,6±0,2	18,6±0,2	19,0±0,2	19,4±0,2	19,4±0,2	17,0±0,2	17,4±0,2	17,5±0,2



Зони відсутності росту виділених із уражених злакових рослин штавів фітопатогенних бактерій (мм) за впливу бацил

Таблиця 2

Table 2

Zones of growth absence of phytopathogenic bacterial strains isolated from affected cereal plants (mm) under the effect of bacilli

Штам бацил	<i>Xanthomonas arboricola</i>				<i>Pectobacterium carotovorum</i> W5
	W1	W2	B3	B4	
6	17,2±0,2	17,0±0,2	17,0±0,2	17,8±0,2	16,3±0,2
9	17,8±0,2	17,0±0,2	17,4±0,2	17,0±0,2	16,0±0,2
13	16,8±0,2	16,8±0,2	17,4±0,2	17,3±0,2	16,3±0,2
21	17,2±0,2	17,0±0,2	16,8±0,2	17,3±0,2	15,9±0,2
50	17,8±0,2	17,6±0,2	17,5±0,2	17,8±0,2	15,4±0,2
<i>B. velezensis</i> ONU 553	18,2±0,2	16,9±0,2	18,0±0,2	17,4±0,2	16,8±0,2
<i>B. pumilus</i> ONU 554	17,8±0,2	17,8±0,2	17,5±0,2	17,5±0,2	16,4±0,2
<i>B. subtilis</i> ONU 559	18,2±0,2	17,6±0,2	17,6±0,2	17,5±0,2	16,5±0,2
<i>B. subtilis</i> ONU 1125	18,0±0,2	17,6±0,2	17,4±0,2	18,2±0,2	17,2±0,2
<i>P. larvae</i> ONU 1077	17,2±0,2	17,2±0,2	17,8±0,2	17,0±0,2	16,0±0,2
<i>P. megaterium</i> ONU 1085	17,6±0,2	17,8±0,2	17,8±0,2	17,8±0,2	16,4±0,2



Таблиця 3

Зони відсутності росту колекційних штабів фітопатогенних грибів (мм) за впливу бацил

Table 3

Zones of growth absence of collection strains of phytopathogenic fungi (mm) under the effect of bacilli

Штам бацил	Штам колекційних грибів									
	ONU F 23	ONU F 25	ONU F 31	ONU F 32	ONU F 26	ONU F 27	ONU F 28	ONU F 29		
6	21,4±0,2	18,4±0,2	21,4±0,2	17,5±0,2	18,0±0,2	16,8±0,2	18,4±0,2	20,2±0,2		
9	22,2±0,2	19,5±0,2	20,6±0,2	16,0±0,2	17,8±0,2	17,4±0,2	17,4±0,2	20,0±0,2		
13	27,0±0,2	20,3±0,2	27,3±0,3	17,0±0,2	20,3±0,2	18,0±0,2	25,3±0,3	15,6±0,2		
21	22,3±0,2	20,0±0,2	17,8±0,2	16,4±0,2	18,3±0,2	17,4±0,2	20,0±0,2	17,4±0,2		
50	21,6±0,2	19,8±0,2	25,2±0,3	17,0±0,2	17,0±0,2	18,0±0,2	21,4±0,2	16,0±0,2		
<i>B. velezensis</i> ONU 553	22,0±0,2	18,3±0,2	21,0±0,2	17,0±0,2	18,3±0,2	18,3±0,2	23,7±0,2	16,3±0,2		
<i>B. pumilus</i> ONU 554	22,0±0,2	20,4±0,2	20,2±0,2	17,5±0,2	18,6±0,2	18,3±0,2	22,8±0,2	16,3±0,2		
<i>B. subtilis</i> ONU 559	21,8±0,2	20,8±0,2	23,8±0,2	18,0±0,2	18,0±0,2	18,0±0,2	25,3±0,3	16,0±0,2		
<i>B. subtilis</i> ONU 1125	22,3±0,2	21,0±0,2	25,4±0,3	18,3±0,2	18,3±0,2	19,0±0,2	27,7±0,3	16,7±0,2		
<i>P. larvae</i> ONU 1077	21,6±0,2	21,0±0,2	24,4±0,2	17,4±0,2	18,8±0,2	18,4±0,2	20,6±0,2	16,3±0,2		
<i>P. megaterium</i> ONU 1085	22,4±0,2	19,8±0,2	19,7±0,2	17,5±0,2	20,2±0,2	17,6±0,2	22,4±0,2	16,0±0,2		

Примітка: ONU F 23 – *Alternaria alternata* ONU F 23; ONU F 25 – *Aspergillus niger* ONU F 25; ONU F 31 – *Aspergillus flavus* ONU F 31; ONU F 32 – *Aspergillus terreus* ONU F 32; ONU F 26 – *Cladosporium cladosporioides* ONU F 26; ONU F 27 – *Fusarium oxysporum* ONU F 27; ONU F 28 – *Paecilomyces variotii* ONU F 28; ONU F 29 – *Penicillium expansum* ONU F 29

Note: ONU F 23 – *Alternaria alternata* ONU F 23; ONU F 25 – *Aspergillus niger* ONU F 25; ONU F 31 – *Aspergillus flavus* ONU F 31; ONU F 32 – *Aspergillus terreus* ONU F 32; ONU F 26 – *Cladosporium cladosporioides* ONU F 26; ONU F 27 – *Fusarium oxysporum* ONU F 27; ONU F 28 – *Paecilomyces variotii* ONU F 28; ONU F 29 – *Penicillium expansum* ONU F 29



Таблиця 4

Зони відсутності росту виділених із уражених злакових рослин штамів фітопатогенних грибів (мм) за впливу бацил

Table 4

Zones of growth absence of phytopathogenic fungal strains isolated from affected cereal plants (mm) under the effect of bacilli

Штам бацил	Fusarium oxysporum								Sclerotinia sclerotiorum				Alternaria alternata W46
	B1	B5	B11	B16	B17	B22	B27	B30	B51	B63	W66		
6	17,7±0,2	14,0±0,1	18,4±0,2	17,7±0,2	20,3±0,2	14,3±0,1	18,0±0,2	19,3±0,2	20,2±0,2	19,8±0,2	21,4±0,2	14,0±0,1	
9	18,2±0,2	15,0±0,2	19,0±0,2	18,0±0,2	19,6±0,2	14,8±0,1	18,7±0,2	19,0±0,2	19,6±0,2	19,6±0,2	19,0±0,2	14,8±0,1	
13	19,7±0,2	15,7±0,2	21,7±0,2	19,7±0,2	20,3±0,2	16,0±0,2	18,3±0,2	19,3±0,2	18,4±0,2	21,0±0,2	19,3±0,2	15,2±0,2	
21	18,0±0,2	15,0±0,2	20,4±0,2	18,4±0,2	19,0±0,2	15,2±0,2	18,4±0,2	18,4±0,2	18,0±0,2	19,8±0,2	20,7±0,2	16,4±0,2	
50	16,5±0,2	15,2±0,2	20,0±0,2	19,0±0,2	21,0±0,2	14,8±0,1	18,4±0,2	19,3±0,2	18,0±0,2	18,4±0,2	18,4±0,2	14,8±0,1	
B. velezensis ONU 553	18,7±0,2	15,7±0,2	21,7±0,2	18,3±0,2	21,3±0,2	16,0±0,2	18,3±0,2	19,3±0,2	20,4±0,2	21,0±0,2	21,3±0,2	19,3±0,2	
B. pumilus ONU 554	18,0±0,2	15,7±0,2	20,8±0,2	18,3±0,2	20,9±0,2	16,4±0,2	17,5±0,2	19,7±0,2	19,8±0,2	19,8±0,2	20,6±0,2	19,0±0,2	
B. subtilis ONU 559	18,4±0,2	15,5±0,2	20,0±0,2	18,7±0,2	19,8±0,2	15,0±0,2	19,4±0,2	19,0±0,2	20,4±0,2	19,5±0,2	20,0±0,2	19,0±0,2	
B. subtilis ONU 1125	19,0±0,2	15,7±0,2	21,7±0,2	22,3±0,2	21,3±0,2	18,0±0,2	20,0±0,2	19,7±0,2	22,3±0,2	23,4±0,2	23,0±0,2	19,7±0,2	
P. larvae ONU 1077	18,7±0,2	15,0±0,2	19,8±0,2	21,8±0,2	19,5±0,2	16,7±0,2	19,4±0,2	19,5±0,2	19,8±0,2	21,0±0,2	21,2±0,2	18,2±0,2	
P. megaterium ONU 1085	18,7±0,2	15,2±0,2	20,2±0,2	21,6±0,2	20,3±0,2	16,7±0,2	18,5±0,2	18,5±0,2	20,3±0,2	21,0±0,2	21,0±0,2	19,4±0,2	



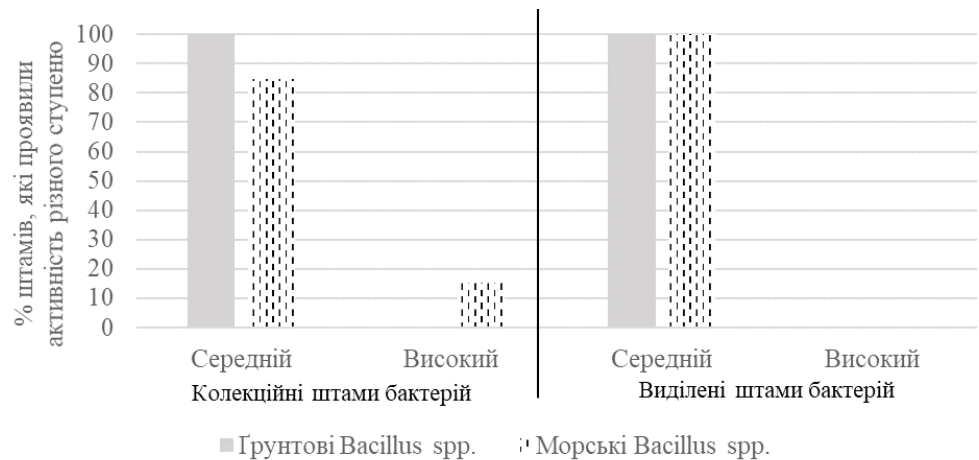


Рис. 1. Ступінь антагоністичної активності досліджених бацил щодо фітопатогенних бактерій

Fig. 1. The level of antagonistic activity of the studied bacilli against phytopathogenic bacteria

грунтових *Bacillus* spp. і у межах $16,0 \pm 0,2$ мм – $16,7 \pm 0,2$ мм за дії бацил із донних осади. Зони відсутності росту штамів *A. terreus* ONU F 32 і *C. cladosporoides* ONU F 26 визначені у межах від $16,0 \pm 0,2$ мм за дії ґрунтового *Bacillus* sp. 9 до $20,2 \pm 0,2$ мм за дії морського штаму *P. megaterium* ONU 1085. Найбільшу чутливість до впливу метаболітів бацил як ґрунтового, так і морського походження проявили *A. alternata* ONU F 23, *A. niger* ONU F 25 і *P. variotii* ONU F 28, зони відсутності росту яких майже в усіх випадках перевищували 20,0 мм.

Усі досліджені бацили проявили антагоністичну активність середнього ступеню щодо колекційного штаму *F. oxisporum* ONU F 27. При цьому розміри зон відсутності росту за дії бацил, виділених із донних осади, коливалися від $17,6 \pm 0,2$ мм (за дії *P. megaterium* ONU 1085) до $19,0 \pm 0,2$ мм (за дії *B. subtilis* ONU 1125), а за дії бацил із ризосферної зони ґрунту – від $16,8 \pm 0,2$ мм (за дії *Bacillus* sp. 6) до $18,0 \pm 0,2$ мм (за дії *Bacillus* spp. 13 і 50).

Штами *F. oxisporum*, виділені із уражених злакових рослин, порівнюючи із колекційним штамом, у більшості своїй, були стійкіші до метаболітів як ґрунтових, так і морських бацил (табл. 3, 4). Найменші зони відсутності росту ($14,0 \pm 0,1$ мм) визначено для штаму *F. oxisporum* B5 за впливу *Bacillus* sp. 6, у той же час для штаму *F. oxisporum* B11 встановлено найбільший розмір зони відсутності росту ($21,7 \pm 0,2$ мм) за впливу трьох штамів бацил (*Bacillus* sp. 13, *B. velezensis* ONU 553 і *B. subtilis* ONU 1125). Зауважимо, що ці штамів бацил були менш активними щодо колекційного *F. oxisporum* ONU F 27 (табл. 3). Із виділених фузарій найстійкішим до дії бацил був штам *F. oxisporum* B5, розмір зон відсутності росту якого не перевищував 16,0 мм, найчутливішим – *F. oxisporum* B16 (розміри зон відсутності росту якого коливалися від $17,7 \pm 0,2$ мм до $21,8 \pm 0,2$ мм).

Чутливість виділених із уражених рослин штамів *S. sclerotiorum* загалом була дещо більшою, ніж фузарій, але також залежала від штаму пато-



гена і штаму антагоніста. Найменші зони відсутності росту цих патогенів рослин визначені у межах $18,0 \pm 0,2$ мм (для штаму *S. sclerotiorum* B51 за дії ґрунтових *Bacillus* spp. 21 і 50), найбільша зона – $23,4 \pm 0,2$ мм (для штаму *S. sclerotiorum* B63 за дії морського *B. subtilis* ONU 1125). Виділений із рослин штам *A. alternata* W46 виявив більшу чутливість до бацил, виділених із донних осадів: за дії метаболітів *B. subtilis* ONU 1125 зона відсутності його росту була найбільшою і становила $19,7 \pm 0,2$ мм. У той же час найбільший розмір зони відсутності росту цього штаму за дії ґрунтового *Bacillus* sp. 21 становив $16,4 \pm 0,2$ мм.

Оцінюючи ступінь активності щодо грибів, зауважимо, що всі досліджені штами *Bacillus* (як і у випадку фітопатогенних бактерій) були антагоністами середнього і високого ступенів (рис. 2).

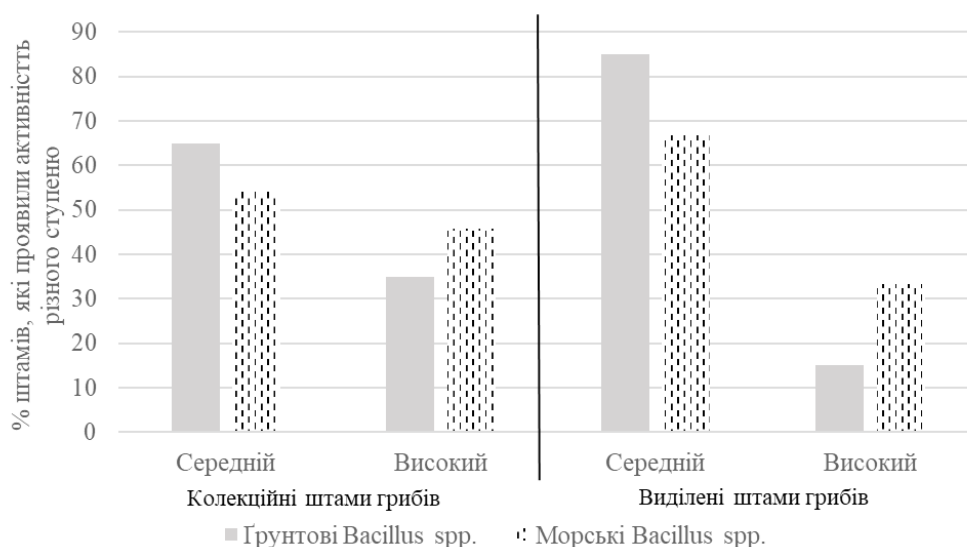


Рис. 2. Ступінь антагоністичної активності досліджених бацил щодо фітопатогенних грибів

Fig. 2. The level of antagonistic activity of the studied bacilli against phytopathogenic fungi

Як видно із наведених на рис. 2 даних, 65,0% ґрунтових штамів бацил є антагоністами середнього ступеню щодо колекційних штамів грибів і 85,0% – антагоністами середнього ступеню щодо виділених із уражених рослин грибів. У цей же час 54,2% штамів морських бацил були середньоактивними до колекційних штамів грибів і 66,7% – середньоактивними до виділених грибів.

Із усіх досліджених найкращу активність до фітопатогенів грибової і бактеріальної природи виявив штам *B. subtilis* ONU 1125, виділений к.б.н., с.н.с. Штеніковим М. Д. із донних осадів, відібраних на глибині 1537 м (станція 233, $41^{\circ}32'670''N$ $37^{\circ}37'460''E$). За впливу метаболітів цього штаму розміри зон відсутності росту колекційних штамів фітопатогенних бактерій коливалися у межах $18,0 \pm 0,2$ мм – $21,3 \pm 0,2$ мм, грибів – $16,7 \pm 0,2$ мм – $27,7 \pm 0,3$ мм,

виділених із уражених рослин штамів бактерій – $17,2 \pm 0,2$ мм – $18,2 \pm 0,2$ мм, штамів грибів – $18,0 \pm 0,2$ мм – $23,4 \pm 0,2$ мм.

Механізми біоконтролю, за допомогою яких *Bacillus* spp. беруть участь у захисті рослин від патогенів, досить різноманітні і включають синтез антимікробних сполук (антибіотиків, позаклітинних ферментів, сидерофорів та летких сполук), конкуренцію за поживні речовини, місця мешкання, а також індукцію системної резистентності у рослин [33, 34]. *Bacillus* spp. можуть продукувати велику кількість різних вторинних метаболітів, включаючи антимікробні ліпопептиди, пептиди, полікетиди, літичні ферменти, летючі речовини, які ефективні проти рослинних патогенів. Функціональні гени при цьому можуть становити приблизно 5–10% усього геному [6, 23, 27].

Сильну антимікробну активність виявляють штами *Bacillus* spp., які утворюють нерибосомно синтезовані ліпопептиди і пептиди. Ліпопептиди бацил складаються з ліпідного хвоста, який зв'язаний з коротким лінійним або циклічним олігопептидом. Механізми біосинтезу ліпопептидів дуже складні, каталізуються нерибосомними пептидними синтетазами, великими ферментними комплексами з модульною структурою, де кожен модуль відповідає за включення певної амінокислоти. Молекули відомих ліпопептидів містять від 4 до 16 амінокислотних залишків у L- або D- конфігураціях. Кількість і склад ліпопептидів, що продукуються *Bacillus*, визначається і залежить від природи патогена [13, 19]. У бацил найкраще вивчені циклічні ліпопептиди, які в основному включають: (1) родину сурфактинів із властивостями поверхнево-активних речовин, їх можна виділити зі штамів *B. subtilis*, *B. velezensis*, *B. amyloliquefaciens*, *B. pumilus* і *B. licheniformis*; (2) родину ітуринів із значною протигрибковою активністю (наприклад, проти *Fusarium graminearum* і *F. oxysporum*), включаючи ітурин A/D/E, бациломіцин D/F/L, мікосубтилін і моджавензин, які зазвичай продукуються *B. subtilis*, *B. velezensis* і *B. amyloliquefaciens*; (3) родину фенгіцинів, які також проявляють протигрибкову дію (наприклад, проти *F. oxysporum* і *Phytophthora parasitica*). Загальний антимікробний механізм ліпопептидів полягає в проникненні через клітинну мембрану та утворенні агрегатів з фосфоліпідами, через що змінюється проникність клітинної мембрани патогенів [22, 28]. Тоді як виділені і досліджені ліпопептиди є більш активними щодо фітопатогенних грибів часто проявляючи синергічний ефект, полікетиди відомі своєю активністю щодо фітопатогенних бактерій. Полікетиди – це великий клас природних продуктів, що утворюються безперервними реакціями конденсації нижчих карбонових кислот під час біокаталізу полікетидсинтаз [9]. Наприклад, дифіцидин, що продукується *B. velezensis* FZB42, пригнічував *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* та *X. oryzae* pv. *oryzicola* шляхом значного зменшення експресії генів, пов'язаних з вірулентністю патогенів, поділом клітин і синтезом клітинної стінки/білка [20]. Крім того, штами *Bacillus* spp. також продукують гібридні полікетид-нерибосомні пептидні метаболіти з антимікробною активністю, наприклад, бацилаєн (синтезується *B. subtilis*), який інгібує широкий спектр бактерій [5, 8].

Антимікробна активність *Bacillus* spp. також може бути зумовлена синтезом гідролітичних ферментів, таких як хітинази, хітозанази, глюканази, целюлази, ліпази і протеази. Ці ферменти ефективно гідролізують основні ком-



поненти клітинних стінок грибкових патогенів, тим самим пригнічуючи їх ріст [4, 34].

Крім контактно-залежних протимікробних метаболітів, *Bacillus* spp. також утворює леткі органічні сполуки, які можуть дистанційно пригнічувати патогенні мікроорганізми. Найбільш ефективними є 2-нонанон, 2-деканон, 2-пропанон, бензальдегід, 1,2-бензотіазол-3(2H)-он та 1,3-бутадієн [12, 30].

За результатами публікацій іноземних фахівців, ізоляти морських *Bacillus* spp., порівняно із ізолятами, виділеними із наземних джерел, утворюють структурно різноманітніші класи вторинних метаболітів, такі як ліпопептиди, поліпептиди, макролактони, жирні кислоти, полікетиди, ліпоаміди та ізокумарини [15, 32]. Ці структурно універсальні сполуки виявляють широкий спектр біологічної активності з новими механізмами дії та мають великий потенціал для розробки ефективних стратегій управління для боротьби з фітопатогенами біораціональними методами [17, 21, 32].

Отримані результати щодо визначення антагоністичної активності бацил, виділених із різних природних джерел, проти фітопатогенних мікроорганізмів вказують на їх потенціал у боротьбі зі збудниками хвороб рослин. Усі досліджені штами бацил пригнічували ріст колекційних і виділених фітопатогенів, проявляючи активність середнього і високого ступенів у залежності від штаму патогена. Найкращий антагоністичний ефект виявив штам *B. subtilis* ONU 1125, виділений із глибоководних донних осадів Чорного моря, за дії метаболітів якого розміри зон відсутності росту колекційних штамів фітопатогенних бактерій і грибів визначені у межах $18,0 \pm 0,2$ мм – $21,3 \pm 0,2$ мм і $16,7 \pm 0,2$ мм – $25,4 \pm 0,3$ мм, штамів бактерій і грибів із уражених злакових рослин – $17,2 \pm 0,2$ мм – $18,0 \pm 0,2$ мм і $15,7 \pm 0,2$ мм – $23,4 \pm 0,2$ мм, відповідно. Штам *B. subtilis* ONU 1125 можемо рекомендувати для подальших досліджень щодо з'ясування можливості його застосування в агровиробництві.

**O. V. Andriushchenko, I. V. Strashnova, T. V. Ivanytsia,
G. V. Yamborko, M. B. Galkin, G. V. Lisiutin**

Odesa I. I. Mechnikov National University,
2 Vsevoloda Zmiiienka St, Odesa, 65082, Ukraine,
e-mail: fabiyanska@ukr.net

EVALUATION OF ANTAGONISTIC ACTIVITY OF BACILLI AGAINST PHYTOPATHOGENIC MICROORGANISMS

Summary

Biological control of phytopathogens using non-pathogenic bacterial representatives, in particular bacilli, as the basis of biological preparations, is an alternative to chemical pesticides and implements a goal related to the greening of agricultural production. Aim. To evaluate the antagonistic potential of bacilli isolated from various natural sources against phytopathogenic microorganisms. *Methods.* The antagonistic activity of 5 soil strains of bacilli (*Bacillus* spp. 6, 9, 13, 21, 50) and 6 strains isolated from deep-sea bottom sediments of the Black Sea (*Bacillus subtilis* ONU 559, ONU 1125, *Bacillus pumilus* ONU 554, *Bacillus*



velezensis ONU 553, *Paenibacillus larvae* ONU 1077, *Priestia megaterium* ONU 1085) against collection phytopathogenic microorganisms and microorganisms isolated from affected cereal plants was studied by the block method. **Results.** Under the effect of bacilli, the sizes of zones of growth absence of collection strains of phytopathogenic bacteria ranged from 16.5 ± 0.2 mm to 21.3 ± 0.2 mm, isolated from affected plants – within 15.4 ± 0.2 mm – 18.2 ± 0.2 mm; for phytopathogenic fungi it was determined within 15.6 ± 0.2 mm – 27.7 ± 0.3 mm (for collection strains) and 14.0 ± 0.1 mm – 23.4 ± 0.2 mm (for isolated from affected plants). Bacilli showed antagonistic activity of average level almost to all strains of phytopathogenic bacteria, in 8.3% of cases, bacilli strains isolated from bottom sediments showed activity of high level to some collection strains of bacteria. 65.0% and 85.0% of soil bacilli strains, were moderately antagonistic to the collection fungi and isolated fungi from affected plants, respectively. Marine bacilli strains showed a greater antagonistic effect against fungi: 45.8% were highly active to the collection strains and 33.3% were highly active to the isolated fungi. **Conclusions.** *Bacillus* strains isolated from various natural sources inhibited the growth of phytopathogenic microorganisms: collection and isolated from affected plants. The level of antagonistic activity of the bacilli was evaluated as "average" and "high" depending on the pathogen strain. The best antagonistic effect was shown by the *B. subtilis* ONU 1125 strain from deep-sea bottom sediments of the Black Sea, what allows us to recommend it for further research to clarify the possibility of developing a preparation to combat plant disease pathogens.

Key words: antagonistic activity, bacilli, phytopathogenic microorganisms.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Гончар А.М. *Bacillus subtilis*: характеристика біологічних властивостей та особливості мікробно-рослинної взаємодії в ризосфері пшениці озимої: дис. ... доктора філософії: 201 «Агрономія» (20 «Аграрні науки та продовольство»). – Київ, 2023. – 215 с.
2. Страшнова І.В., Потапенко К.С., Коротаєва Н.В., Лісютін Г.В., Метеліцина І.П. Антагоністичні властивості чорноморських стрептоміцетів, виділених із обростань черепашнику і мідій // Мікробіологія і біотехнологія – 2022. – № 3 (56). – Р. 6–23. [http://dx.doi.org/10.18524/2307-4663.2022.3\(56\).268585](http://dx.doi.org/10.18524/2307-4663.2022.3(56).268585)
3. Штеніков М.Д., Зінченко О.Ю., Болдирева В.В. Антагоністична активність морських бактерій родів *Bacillus*, *Priestia* і *Paenibacillus* різних термотипів // Мікробіологія і біотехнологія. – 2022. – Т. 55 (2). – С. 50–65. [http://dx.doi.org/10.18524/2307-4663.2022.2\(55\).261778](http://dx.doi.org/10.18524/2307-4663.2022.2(55).261778)
4. Ajuna H.B., Lim H.-I., Moon J.-H., Won S.-J., Choub V. et al. The prospect of hydrolytic enzymes from *Bacillus* species in the biological control of pests and diseases in forest and fruit tree production // Int. J. Mol. Sci. – 2023. – Vol. 24. – P. 1–25. <https://doi.org/10.3390/ijms242316889>
5. Ajuna H.B., Lim H.-I., Moon J.-H., Won S.-J., Choub V. et al. The prospect of antimicrobial peptides from *Bacillus* species with biological control potential against insect pests and diseases of economic importance in agriculture, forestry and fruit tree production // Biotechnology and Biotechnological equipment. – 2024. – Vol. 38 (1). – P. 1–31. <https://doi.org/10.1080/13102818.2024.2312115>



6. Blanco C.X., Cundon C., Bonino M.P., Sanin M. S., Bentancor A. The complex and changing genus *Bacillus*: a diverse bacterial powerhouse for many applications // *Bacteria*. – 2024. – Vol. 3. – P. 256–270. <https://doi.org/10.3390/bacteria3030017>
7. Butt H., Bastas K.K. Biochemical and molecular effectiveness of *Bacillus* spp. in disease suppression of horticultural crops (chapter 15) // *Sustainable Horticulture. Microbial Inoculants and Stress Interaction Developments in Applied Microbiology and Biotechnology*. – 2022. – P. 461–494. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-91861-9.00010-0>
8. 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. – Vol. 10. – P. 1–19. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00302>
9. Chen X., Li X., Zhang G., Wang C., Li C. Application of synthetic biology to the biosynthesis of polyketides // *Synthetic Biology and Engineering*. – 2024. – Vol. 2 (3). – P. 10012. <https://doi.org/10.35534/sbe.2024.10012>
10. Comba-González N.B., Chaves-Moreno D., Santamaría-Vanegas J., Montoya-Castaño D. A pan-genomic assessment: delving into the genome of the marine epiphyte *Bacillus altitudinis* strain 19_A and other very close *Bacillus* strains from multiple environments // *Heliyon*. – 2024. – Vol. 10 (7). – P. e27820. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e27820>
11. Fira D., Dimkić I., Berić T., Lozo J., Stanković S. Biological control of plant pathogens by *Bacillus* species // *Journal of Biotechnology*. – 2018. – Vol. 285 (10). – P. 44–55. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2018.07.044>
12. Grahovac J., Pajčin I., Vlajkov V. *Bacillus* VOCs in the context of biological control // *Antibiotics*. – 2023. – Vol. 12. – P. 1–40. <https://doi.org/10.3390/antibiotics12030581>
13. Hazarika D.J., Goswami G., Gautam T., Parveen A., Das P., Barooah M., Chandra R. Lipopeptide mediated biocontrol activity of endophytic *Bacillus subtilis* against fungal phytopathogens // *BMC Microbiol.* – 2019. – V. 19. – P. 1–13. <https://doi.org/10.1186/s12866-019-1440-8>
14. Luo L., Zhao C., Wang E., Raza A., Yin C. *Bacillus amyloliquefaciens* as an excellent agent for biofertilizer and biocontrol in agriculture: an overview for its mechanisms // *Microbiological Research*. – 2022. – Vol. 259. – P. 127016. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-91861-9.00010-0>
15. Ma Z.W., Zhang S.Y., Zhang S.H., Wu G.Y., Shao Y. et al. Isolation and characterization of a new cyclic lipopeptide surfactin from a marine-derived *Bacillus velezensis* SH-B74 // *J. Antibiot.* – 2020. – Vol. 73. – P. 863–886. <https://doi.org/10.1038/s41429-020-0347-9>
16. Mahapatra S., Yadav R., Ramakrishna W. *Bacillus subtilis* impact on plant growth, soil health and environment // *Journal of Applied Microbiology*. – 2022. – Vol. 132. – P. 3543–3562. <https://doi.org/10.1111/jam.15480>
17. Maldonado-Ruiz K., Pedroza-Islas R., Pedraza-Segura L. Blue biotechnology: marine bacteria bioproducts // *Microorganisms*. – 2024. – Vol. 12. – P. 1–23. <https://doi.org/10.3390/microorganisms12040697>



18. Miljaković D., Marinković J., Balešević-Tubiš S. The significance of *Bacillus* spp. in disease suppression and growth promotion of field and vegetable crops // Microorganisms. – 2020. – Vol. 8. – P. 1–19. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8071037>
19. Ntushelo K., Ledwaba L.K., Rauwane M.E., Adebo O.A., Njobeh P.B. The mode of action of *Bacillus* species against *Fusarium graminearum*, tools for investigation, and future prospects // Toxins (Basel). – 2019. – Vol. 11 (10). – P. 1–14. <https://doi.org/10.3390/toxins11100606>
20. Rabbee M.F., Baek K.-H. Detection of antagonistic compounds synthesized by *Bacillus velezensis* against *Xanthomonas citri* subsp. *citri* by metabolome and RNA sequencing // Microorganisms. – 2023. – Vol. 11 (6). – P. 1–12. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11061523>
21. Rathod K., Rana S., Dhandhukia P., Thakker J. N. Marine *Bacillus* as a potent biocontrol agent against *Fusarium oxysporum* f. sp. *ciceris* // Plant Stress. – 2023. – Vol. 10 (4). – P. 100289. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2023.100289>
22. Ruiz V.V., Gamboa G.G.T., Rodriguez V.E.D., Cota P.F.I., Santoyo G., de los Santos-Villalobos S. Lipopeptides produced by biological control agents of the genus *Bacillus*: a review of analytical tools used for their study // Rev. Mex. Cienc. Agric. – 2020. – Vol. 11. – P. 419–432. <https://doi.org/10.29312/remexca.v11i2.2191>
23. Salazar B., Ortiz A., Keswani C., Minkina T., Mandzhieva S. et al. *Bacillus* spp. as bio-factories for antifungal secondary metabolites: innovation beyond whole organism formulations // Microb. Ecol. – 2023. – Vol. 86 (1). – P. 1–24. <https://doi.org/10.1007/s00248-022-02044-2>
24. Shen Y., Yang H., Lin Z., Chu L., Pan X. et al. Screening of compound-formulated *Bacillus* and its effect on plant growth promotion // Front. Plant Sci. – 2023. – Vol. 14. – P. 1174583. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1174583>
25. Shtenikov M.D., Ostapchuk A.M., Ivanytsia V.O. Antagonistic activity of endosporeforming bacteria of deep water the Black Sea sediments // Microbiology and Biotechnology. – 2018. – Vol. 43 (3). – P. 82–89. [http://dx.doi.org/10.18524/2307-4663.2018.3\(43\).142582](http://dx.doi.org/10.18524/2307-4663.2018.3(43).142582)
26. Strashnova I.V., Andriuschenko O.V. Antimicrobial activity of soil bacilli against phytopathogenic microorganisms isolated from affected cereal plants // Microbiology and Biotechnology. – 2023. – Vol. 58 (2). – P. 6–16. [http://dx.doi.org/10.18524/2307-4663.2023.2\(58\).286959](http://dx.doi.org/10.18524/2307-4663.2023.2(58).286959)
27. Su Y., Liu C., Fang H., Zhang D. *Bacillus subtilis*: a universal cell factory for industry, agriculture, biomaterials, and medicine // Microb. Cell Factories. – 2020. – Vol. 19. – P. 1–12. <https://doi.org/10.1186/s12934-020-01436-8>
28. Valenzuela R.V., Gándara-Ledezma A., Villarreal-Delgado M.F., Villa-Rodríguez E.D., Parra-Cota F.I. et al. Regulation, biosynthesis, and extraction of *Bacillus*-derived lipopeptides and its implications in biological control of phytopathogens // Stresses. – 2024. – Vol. 4. – P. 107–132. <https://doi.org/10.3390/stresses4010007>
29. Villarreal-Delgado M.F., Villa-Rodríguez E.D., Cira-Chávez L.A., Estrada-Alvarado M.I., Parra-Cota F.I., Santos-Villalobos S. de Los. The genus *Bacillus* as a biological control agent and its implications in the agricultural



- biosecurity // Rev. mex. fitopatol. – 2018. – Vol. 36 (1). – P. 95–130.
<https://doi.org/10.1016/j.btre.2024.e00852>
30. Wang Q., Zhang K., Yu L., Lin Q., Zhou W. Volatile organic compounds produced by *Bacillus* sp. strain R2 inhibit *Aspergillus flavus* growth *in vitro* and in unhulled rice // Foods. – 2024. – Vol. 13. – P. 1–14.
<https://doi.org/10.3390/foods13182898>
 31. Wu Q. H., Throckmorton K., Maity M., Chevrette M. G., Braun D. R. et al. Bacillibactins E and F from a Marine Sponge-Associated *Bacillus* sp. // J. Nat. Prod. – 2021. – Vol. 84 (1). – P. 136–141.
<https://doi.org/10.1021/acs.jnatprod.0c01170>
 32. Xiao S., Chen N., Chai Z., Zhou M., Xiao C. et al. Secondary metabolites from marine-derived *Bacillus*: a comprehensive review of origins, structures, and bioactivities // Mar. Drugs. – 2022. – Vol. 20. – P. 1–31.
<https://doi.org/10.3390/md20090567>
 33. Yi Y.-J., Yin Y.-N., Yang Y.-A., Liang Y.-Q., Shan Y.-T. et al. Antagonistic activity and mechanism of *Bacillus subtilis* XZ16-1 suppression of wheat powdery mildew and growth promotion of wheat // Biological Control and Microbial Ecology. – 2022. – Vol. 112. – P. 2476–2485.
<https://doi.org/10.1094/PHYTO-04-22-0118-R>
 34. Zhang N., Wang Z., Shao J., Xu Z., Liu Y. et al. Biocontrol mechanisms of *Bacillus*: improving the efficiency of green agriculture: minireview // Microbial Biotechnology. – 2023. – Vol. 16. – P. 2250–2263.
<https://doi.org/10.1111/1751-7915.14348>

REFERENCES

1. Honchar AM. *Bacillus subtilis*: kharakterystyka biolohichnykh vlastyvostei ta osoblyvosti mikrobno-roslynnoi vzaiemodii v ryzosferi pshenytsi ozymoi: dys. ... doktora filosofii: 201 Ahronomiia (20 Ahrarni nauky ta prodovols tvo). Kyiv, 2023; 215 p. [in Ukrainian].
2. Strashnova IV, Potapenko KS, Korotaeva NV, Lisyutin GV, Metelitsyna IP. Antagonistic activity of the Black Sea streptomycetes isolated from the fouling of shell rock and mussels. *Microbiology and biotechnology*. 2022; 3(56): 6–23. [in Ukrainian]. [https://doi.org/10.18524/2307-4663.2022.3\(56\).268585](https://doi.org/10.18524/2307-4663.2022.3(56).268585)
3. Shtenikov MD, Zinchenko OY, Boldyreva VV. Antagonistic activity of marine bacteria of *Bacillus*, *Priestia* and *Paenibacillus* genera of different thermotypes. *Microbiology and Biotechnology*. 2022;55(2):50–65. [in Ukrainian]. [https://doi.org/10.18524/2307-4663.2022.2\(55\).261778](https://doi.org/10.18524/2307-4663.2022.2(55).261778)
4. Ajuna HB, Lim H-I, Moon J-H, Won S-J, Choub V et al. The prospect of hydrolytic enzymes from *Bacillus* species in the biological control of pests and diseases in forest and fruit tree production. *Int. J. Mol. Sci.* 2023;24:1–25. <https://doi.org/10.3390/ijms242316889>
5. Ajuna HB, Lim H-I, Moon J-H, Won S-J, Choub V et al. The prospect of antimicrobial peptides from *Bacillus* species with biological control potential against insect pests and diseases of economic importance in agriculture, forestry and fruit tree production. *Biotechnology and Biotechnological equipment*. 2024;38(1):1–31. <https://doi.org/10.1080/13102818.2024.2312115>



6. Blanco CX, Cundon C, Bonino MP, Sanin MS, Bentancor A. The complex and changing genus *Bacillus*: a diverse bacterial powerhouse for many applications. *Bacteria*. 2024;3:256–270.
<https://doi.org/10.3390/bacteria3030017>
7. Butt H, Bastas KK. Biochemical and molecular effectiveness of *Bacillus* spp. in disease suppression of horticultural crops (chapter 15) // *Sustainable Horticulture. Microbial Inoculants and Stress Interaction Developments in Applied Microbiology and Biotechnology*. 2022;461–494.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-323-91861-9.00010-0>
8. 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;10:1–19.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00302>
9. Chen X, Li X, Zhang G, Wang C, Li C. Application of synthetic biology to the biosynthesis of polyketides. *Synthetic Biology and Engineering*. 2024;2(3):10012. <https://doi.org/10.35534/sbe.2024.10012>
10. Comba-González NB, Chaves-Moreno D, Santamaría-Vanegas J, Montoya-Castaño D. A pan-genomic assessment: delving into the genome of the marine epiphyte *Bacillus altitudinis* strain 19_A and other very close *Bacillus* strains from multiple environments. *Heliyon*. 2024;10(7):e27820.
<https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e27820>
11. Fira D, Dimkić I, Berić T, Lozo J, Stanković S. Biological control of plant pathogens by *Bacillus* species. *Journal of Biotechnology*. 2018;285(10):44–55. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2018.07.044>
12. Grahovac J, Pajčin I, Vlajkov V. *Bacillus* VOCs in the context of biological control. *Antibiotics*. 2023;12:1–40.
<https://doi.org/10.3390/antibiotics12030581>
13. Hazarika DJ, Goswami G, Gautam T, Parveen A, Das P, Barooah M, Chandra R. Lipopeptide mediated biocontrol activity of endophytic *Bacillus subtilis* against fungal phytopathogens. *BMC Microbiol.* 2019;19:1–13.
<https://doi.org/10.1186/s12866-019-1440-8>
14. Luo L, Zhao C, Wang E, Raza A, Yin C. *Bacillus amyloliquefaciens* as an excellent agent for biofertilizer and biocontrol in agriculture: an overview for its mechanisms. *Microbiological Research*. 2022;259:127016.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-323-91861-9.00010-0>
15. Ma ZW, Zhang SY, Zhang SH, Wu GY, Shao Y et al. Isolation and characterization of a new cyclic lipopeptide surfactin from a marine-derived *Bacillus velezensis* SH-B74. *J. Antibiot.* 2020;73:863–886.
<https://doi.org/10.1038/s41429-020-0347-9>
16. Mahapatra S, Yadav R, Ramakrishna W. *Bacillus subtilis* impact on plant growth, soil health and environment. *Journal of Applied Microbiology*. 2022;132:3543–3562. <https://doi.org/10.1111/jam.15480>
17. Maldonado-Ruiz K, Pedroza-Islas R, Pedraza-Segura L. Blue biotechnology: marine bacteria bioproducts. *Microorganisms*. 2024;12:1–23.
<https://doi.org/10.3390/microorganisms12040697>



18. 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;8:1–19.
<https://doi.org/10.3390/microorganisms8071037>
19. Ntushelo K, Ledwaba LK, Rauwane ME, Adebo OA, Njobeh PB. The mode of action of *Bacillus* species against *Fusarium graminearum*, tools for investigation, and future prospects. *Toxins (Basel)*. 2019;11(10):1–14.
<https://doi.org/10.3390/toxins11100606>
20. Rabbee MF, Baek K-H. Detection of antagonistic compounds synthesized by *Bacillus velezensis* against *Xanthomonas citri* subsp. *citri* by metabolome and RNA sequencing. *Microorganisms*. 2023;11(6):1–12.
<https://doi.org/10.3390/microorganisms11061523>
21. Rathod K, Rana S, Dhandhukia P, Thakker JN. Marine *Bacillus* as a potent biocontrol agent against *Fusarium oxysporum* f. sp. *ciceris*. *Plant Stress*. 2023;10(4):100289. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2023.100289>
22. Ruiz VV, Gamboa GGT, Rodriguez VED, Cota PFI, Santoyo G, de los Santos-Villalobos S. Lipopeptides produced by biological control agents of the genus *Bacillus*: a review of analytical tools used for their study. *Rev. Mex. Cienc. Agric.* 2020;11:419–432.
<https://doi.org/10.29312/remexca.v11i2.2191>
23. Salazar B, Ortiz A, Keswani C, Minkina T, Mandzhieva S et al. *Bacillus* spp. as bio-factories for antifungal secondary metabolites: innovation beyond whole organism formulations. *Microb. Ecol.* 2023;86(1):1–24.
<https://doi.org/10.1007/s00248-022-02044-2>
24. Shen Y, Yang H, Lin Z, Chu L, Pan X et al. Screening of compound-formulated *Bacillus* and its effect on plant growth promotion. *Front. Plant Sci.* 2023;14:1174583. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1174583>
25. Shtenikov MD, Ostapchuk AM, Ivanytsia VO. Antagonistic activity of endosporeforming bacteria of deep water the Black Sea sediments. *Microbiology and Biotechnology*. 2018;43(3):82–89.
[http://dx.doi.org/10.18524/2307-4663.2018.3\(43\).142582](http://dx.doi.org/10.18524/2307-4663.2018.3(43).142582)
26. Strashnova IV, Andriuschenko OV. Antimicrobial activity of soil bacilli against phytopathogenic microorganisms isolated from affected cereal plants. *Microbiology and Biotechnology*. 2023;58(2):6–16.
[http://dx.doi.org/10.18524/2307-4663.2023.2\(58\).286959](http://dx.doi.org/10.18524/2307-4663.2023.2(58).286959)
27. Su Y, Liu C, Fang H, Zhang D. *Bacillus subtilis*: a universal cell factory for industry, agriculture, biomaterials, and medicine. *Microb. Cell Factories*. 2020;19:1–12. <https://doi.org/10.1186/s12934-020-01436-8>
28. Valenzuela RV, Gándara-Ledezma A, Villarreal-Delgado MF, Villa-Rodríguez ED, Parra-Cota FI et al. Regulation, biosynthesis, and extraction of *Bacillus*-derived lipopeptides and its implications in biological control of phytopathogens. *Stresses*. 2024;4:107–132.
<https://doi.org/10.3390/stresses4010007>
29. Villarreal-Delgado MF, Villa-Rodríguez ED, Cira-Chávez LA, Estrada-Alvarado MI, Parra-Cota FI, Santos-Villalobos S de Los. The genus *Bacillus*



- as a biological control agent and its implications in the agricultural biosecurity. *Rev. mex. fitopatol.* 2018;36(1):95–130.
<https://doi.org/10.1016/j.btre.2024.e00852>
30. Wang Q, Zhang K, Yu L, Lin Q, Zhou W. Volatile organic compounds produced by *Bacillus* sp. strain R2 inhibit *Aspergillus flavus* growth *in vitro* and in unhulled rice. *Foods*. 2024;13:1–14.
<https://doi.org/10.3390/foods13182898>
31. Wu QH, Throckmorton K, Maity M, Chevrette MG, Braun DR et al. Bacillibactins E and F from a Marine Sponge-Associated *Bacillus* sp. *J. Nat. Prod.* 2021;84(1):136–141. <https://doi.org/10.1021/acs.jnatprod.0c01170>
32. Xiao S, Chen N, Chai Z, Zhou M, Xiao C et al. Secondary metabolites from marine-derived *Bacillus*: a comprehensive review of origins, structures, and bioactivities. *Mar. Drugs*. 2022;20:1–31.
<https://doi.org/10.3390/md20090567>
33. Yi Y-J, Yin Y-N, Yang Y-A, Liang Y-Q, Shan Y-T et al. Antagonistic activity and mechanism of *Bacillus subtilis* XZ16-1 suppression of wheat powdery mildew and growth promotion of wheat. *Biological Control and Microbial Ecology*. 2022;112:2476–2485.
<https://doi.org/10.1094/PHYTO-04-22-0118-R>
34. Zhang N, Wang Z, Shao J, Xu Z, Liu Y et al. Biocontrol mechanisms of *Bacillus*: improving the efficiency of green agriculture: minireview. *Microbial Biotechnology*. 2023;16:2250–2263.
<https://doi.org/10.1111/1751-7915.14348>

Стаття надійшла до редакції 07.04.2025 р.

