

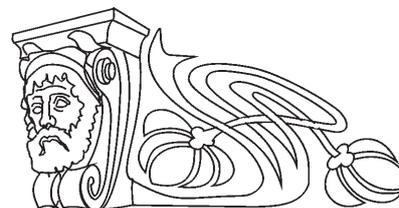


Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2022. Т. 22, вып. 1. С. 57–63  
*Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology*, 2022, vol. 22, iss. 1, pp. 57–63  
<https://ichbe.sgu.ru>

<https://doi.org/10.18500/1816-9775-2022-22-1-57-63>

Научная статья  
УДК 579.64:632

## Антагонистическая активность бактерий *Bacillus velezensis*



Д. Л. Басалаева<sup>1</sup>✉, М. И. Никельшпарг<sup>1</sup>, С. С. Евстигнеева<sup>2</sup>, Е. В. Глинская<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского, Россия, 410012, г. Саратов, ул. Астраханская, д. 83

<sup>2</sup>Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов, ФИЦ «Саратовский научный центр РАН», Россия, 410049, г. Саратов, просп. Энтузиастов, д. 13

Басалаева Дарья Леонидовна, студент биологического факультета, [dbasalaewa@yandex.ru](mailto:dbasalaewa@yandex.ru), <https://orcid.org/0000-0001-7228-6552>

Никельшпарг Матвей Ильич, студент биологического факультета, [matveynikel@yandex.ru](mailto:matveynikel@yandex.ru), <https://orcid.org/0000-0001-7197-7175>

Евстигнеева Стелла Сергеевна, младший научный сотрудник лаборатории биохимии, [stels20295@yandex.ru](mailto:stels20295@yandex.ru), <https://orcid.org/0000-0001-6789-7324>

Глинская Елена Владимировна, кандидат биологических наук, доцент кафедры микробиологии и физиологии растений, [elenavg-2007@yandex.ru](mailto:elenavg-2007@yandex.ru), <https://orcid.org/0000-0002-1675-5438>

**Аннотация.** Для борьбы с фитопатогенными бактериями и грибами разработано большое количество синтетических пестицидов, однако их использование экономически невыгодно и вредит окружающей среде. Целью настоящего исследования являлась оценка антагонистических свойств бактерий *Bacillus velezensis* HR13 по отношению к культурам фитопатогенных бактерий и грибов, а также способности к продукции циклических липопептидов, которые обладают противомикробной активностью. Показано, что штамм *B. velezensis* HR13 оказывает выраженное антагонистическое действие в отношении грибов – возбудителей инфекций растений: *Absidia corymbifera*, *Aspergillus flavus*, *A. niger*, *A. tubingensis*, *Fusarium oxysporum*, *F. equiseti*, *Phoma fungicola*, *Rhizopus* sp. Штамм *B. velezensis* HR13 не проявляет антагонизма по отношению к фитопатогенным грамотрицательным бактериям рода *Pseudomonas*. Проведена характеристика полученных циклических липопептидов методами тонкослойной хроматографии и Фурье-ИК-спектроскопии.

**Ключевые слова:** *Bacillus velezensis*, антагонистическая активность, циклические липопептиды

**Для цитирования:** Басалаева Д. Л., Никельшпарг М. И., Евстигнеева С. С., Глинская Е. В. Антагонистическая активность бактерий *Bacillus velezensis* // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2022. Т. 22, вып. 1. С. 57–63. <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2022-22-1-57-63>

Статья опубликована на условиях лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International (CC-BY 4.0)

Article

### Antagonistic activity of *Bacillus velezensis*

D. L. Basalaeva<sup>1</sup>✉, M. I. Nikelshparg<sup>1</sup>, S. S. Evstigneeva<sup>2</sup>, E. V. Glinskaya<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Saratov State University, 83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia

<sup>2</sup>Institute of Biochemistry and Physiology of Plants and Microorganisms, Saratov Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences (IBPPM RAS), 13 Entuziastov Ave., Saratov 410049, Russia

Daria L. Basalaeva, [dbasalaewa@yandex.ru](mailto:dbasalaewa@yandex.ru), <https://orcid.org/0000-0001-7228-6552>

Matvey I. Nikelshparg, [matveynikel@yandex.ru](mailto:matveynikel@yandex.ru), <https://orcid.org/0000-0001-7197-7175>

Stella S. Evstigneeva, [stels20295@yandex.ru](mailto:stels20295@yandex.ru), <https://orcid.org/0000-0001-6789-7324>

Elena V. Glinskaya, [elenavg-2007@yandex.ru](mailto:elenavg-2007@yandex.ru), <https://orcid.org/0000-0002-1675-5438>

**Abstract.** A large number of synthetic pesticides have been developed to combat phytopathogenic bacteria and fungi, but their use is economically unprofitable and harms the environment. The aim of this study was to evaluate the antagonistic properties of *Bacillus velezensis* HR13 bacteria in relation to cultures of phytopathogenic bacteria and fungi, as well as the ability to produce cyclic lipopeptides, which have antimicrobial activity. It is shown that strain *B. velezensis* HR13 has a pronounced antagonistic effect against fungi that cause plant infections: *Absidia corymbifera*, *Aspergillus flavus*, *A. niger*, *A. tubingensis*, *Fusarium oxysporum*, *F. equiseti*, *Phoma fungicola*, *Rhizopus* sp. The strain *B. velezensis* HR13 does not show antagonism to phytopathogenic gram-negative bacteria of the genus *Pseudomonas*. A preparation of cyclic lipopeptide surfactin was obtained by thin-layer chromatography and Fourier-transform infrared spectroscopy.

**Keywords:** *Bacillus velezensis*, antagonistic activity, cyclic lipopeptides



**For citation:** Basalaeva D. L., Nikelshparg M. I., Evstigneeva S. S., Glinskaya E. V. Antagonistic activity of *Bacillus velezensis*. *Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology*, 2022, vol. 22, iss. 1, pp. 57–63 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2022-22-1-57-63>

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC-BY 4.0)

## Введение

Растения часто поражаются грибковыми и бактериальными инфекциями. Для борьбы с широким спектром возбудителей заболеваний растений разработаны специальные вещества – пестициды, однако их использование экономически невыгодно для сельского хозяйства и подчас губительно для окружающей среды. В связи с негативными последствиями использования синтетических пестицидов актуальной стала проблема разработки доступных и экологически безопасных эффективных биопрепаратов, направленных на предотвращение инфицирования растений фитопатогенными агентами.

Современная биотехнология ориентирована на создание микробных препаратов на основе бактерий рода *Bacillus*, которые известны своей способностью к подавлению роста фитопатогенных бактерий и грибов посредством продукции антимикробных соединений. Поскольку представители рода *Bacillus* характеризуются широким распространением, устойчивостью к негативным воздействиям среды, способностью утилизировать разнообразие источники углерода и азота и т.д., биопрепараты на их основе являются наиболее перспективными для повсеместного внедрения в сельское хозяйство [1].

В отрасли растениеводства бактерии *B. velezensis* являются биоконтролирующими организмами по отношению к плесневым грибам, поражающим растущие растения. По литературным данным, бактерии вида *B. velezensis* обладают антагонистическими свойствами по отношению к культурам *Botrytis cinerea*, *Pythium*, *Phytophthora*, *Sclerotinia*, *Penicillium* и *Alternaria alternata*, *Macrophomina phaseolina*, *Rhizoctonia solani*, а также к таким условно-патогенным бактериям, как *Proteus vulgaris*, *Pseudomonas aeruginosa* и некоторым штаммам *Escherichia coli* [2, 3].

Виды рода *Bacillus* известны способностью к синтезу огромного пула веществ, обладающих антимикробной активностью. Все эти вещества относятся к разным классам, имеют различное строение и механизмы действия. Общей чертой подобных соединений является подавляющее действие по отношению к различным бактериям, грибам, вирусам или простейшим. В исследованиях последних лет были получены данные о виде *B. velezensis*, отдельные штаммы которого продуцируют аминокликозиды,

экзополисахариды, фунгицидные антибиотики, циклотетрапептиды, циклические липопептиды и другие вторичные метаболиты, эффективные по отношению к различным патогенным микроорганизмам, в частности, по отношению к *Staphylococcus aureus*, *Alternaria panax*, *Clostridium coccodes*, *Fusarium oxysporum*, *Merizocera oryzae*, *Phytophthora capsici* и многим другим [4].

Основную фракцию антимикробных веществ составляют циклические липопептиды – нерибосомально синтезируемые производные [5, 6]. К наиболее изученным циклическим липопептидам относятся сурфактин, итурин, фенгицин, бацилломицин и микосубтилин. Липопептиды привлекают внимание исследователей тем, что помимо антимикробной активности они обладают также противовирусными и противоопухолевыми свойствами и устойчивостью к высоким температурам [7].

## Материалы и методы

Исследования проводились в 2019–2021 гг. на кафедре микробиологии и физиологии растений Саратовского национального исследовательского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского (СГУ).

Объектом исследований являлся штамм *Bacillus velezensis* HR13, выделенный с поверхности листьев ястребинки могучей *Hieracium robustum* Fr. s. L., 1848 [8].

В качестве тест-культур в экспериментах по определению антагонистической активности были использованы грамотрицательные бактерии *Pseudomonas aeruginosa* V-31, *P. fluorescens* T-283, *P. putida* TSH-18, а также фитопатогенные грибы *Aspergillus flavus*, *A. niger*, *A. tubingensis*, *Fusarium oxysporum*, *F. tricinctum*, *F. equiseti*, *Phoma fungicola* и *Rhizopus* sp. из коллекции кафедры микробиологии и физиологии растений биологического факультета СГУ.

Культивирование бактерий осуществляли на плотной и жидкой среде ГРМ, а тест-культуры грибов культивировали на среде PDA.

Определение антагонистической активности исследуемых бактерий проводили методом агаровых блоков [9]. Исследуемый штамм и тест-культуры бактерий выращивали на плотной среде ГРМ при температуре 37 °С в течение 24–48 ч, а культуры грибов – на плотной среде PDA при температуре 28 °С в течение 4–5 сут. Из исследу-



емых тест-культур готовили взвеси в стерильной дистиллированной воде по стандарту мутности 10 ЕД и проводили посев газоном по 100 мкл взвеси каждой тест-культуры на поверхность среды. Далее вырезали агаровые блоки, которые с помощью стерильного скальпеля раскладывали на чашки Петри с газонами бактерий и грибов. Раскладывали по 3 блока на каждую чашку Петри на равном расстоянии друг от друга, плотно прижимая к поверхности среды. Посевы тест-культур бактерий инкубировали при 37 °С 24–48 ч, а посевы грибов – при 28 °С 3–5 сут. По окончании времени инкубации измеряли диаметры зон ингибирования роста тест-культур в миллиметрах (мм).

Для получения циклических липопептидов бактерии культивировали в жидкой питательной среде Ленди следующего состава: (рН 7,0–7,4) (г/л): глюкоза – 30,0; глутаминовая кислота – 5,0;  $MgSO_4 \times 7H_2O$  – 0,5; KCl – 0,5;  $KH_2PO_4$  – 1,0;  $MnSO_4$  – 0,005; дрожжевой экстракт – 1,0;  $CuSO_4 \times 5H_2O$  – 0,00016,  $FeSO_4 \times 7H_2O$  – 0,00015 на протяжении 48 ч при температуре 30 °С, после чего подвергали центрифугированию при 4400 об/мин в течение 30 мин. Культуральную жидкость обрабатывали 10 % HCl до значений рН 2,0, помещали в холодильник на ночь и затем центрифугировали (4400 об/мин, 30 мин). К сформированным осадкам добавляли метанол, встряхивали до полной гомогенизации и выдерживали при комнатной температуре на протяжении 1,5 ч. Полученный раствор центрифугировали (4400 об/мин, 30 мин) и собирали отдельно метанольный экстракт. Подобную процедуру обработки культуральной жидкости повторяли трижды. Объединенные метанольные экстракты концентрировали на ротационном испарителе [10]. В качестве контроля нами была использована чистая среда Ленди без бактерий, из которой с использованием вышеуказанных операций также были получены метанольные экстракты.

Для проведения тонкослойной хроматографии с экстрактами циклических липопептидов из культуральной жидкости бактерий использовали пластины с силикагелем ALUGRAM Xtra-sheets SIL G/UV254 с размером 5 × 20 см и толщиной слоя 0,2 мм («Macherey-Nagel», Германия). Система растворителей имела следующий состав: хлороформ, метанол и аммиак с соотношением 16,25 : 6,25 : 1 соответственно. Результаты разделения компонентов исследуемых экстрактов оценивали при УФ-облучении [11]. Сорбционные свойства системы в ТСХ характеризуются подвижностью  $R_f$  – относительной скоростью пере-

мещения компонентов в тонком слое. Величину  $R_f$  рассчитывали исходя из экспериментальных данных по формуле:

$$R_f = l_i / L,$$

где  $l_i$  – расстояние от стартовой линии до центра пятна,  $L$  – расстояние, пройденное растворителем от стартовой линии до границы фронта растворителя [12].

Для регистрации ИК-фурье-спектров экстракты липопептидов лиофильно высушивали. Полученные образцы тщательно гомогенизировали с навеской КВг в агаровой ступке и формировали таблетки под прессом с помощью пресс-формы, оснащенной мембранным насосом. ИК-спектры регистрировали на ИК-фурье-спектрометре, снабженным поглотителем паров воды и углекислого газа, в режиме пропускания, суммируя и усредняя не менее 64 отдельных сканов с разрешением 4 см<sup>-1</sup>. Управление спектрометром и обработку спектров осуществляли с помощью программы OMNIC (версия 8.2.0.387).

Эксперименты проводили в трех биологических и трех аналитических повторностях. Результаты экспериментов подвергали статистической обработке. Данные представлены в виде средних значений, доверительные интервалы определяли для 95% уровня значимости.

### Результаты и их обсуждение

В результате определения антагонистической активности было выяснено, что исследуемый штамм не подавлял рост грамотрицательных бактерий *P. aeruginosa* V-31, *P. fluorescens* T-283, *P. putida* TSH-18, а также грибов *F. tricinctum*. Исследуемый штамм *B. velezensis* HR13 проявлял ярко выраженные ингибирующие свойства по отношению к культурам *Absidia corymbifera*, *Aspergillus flavus*, *A. niger*, *A. tubingensis*, *Fusarium oxysporum*, *F. equiseti*, *Phoma fungicola*, *Rhizopus* sp. (рис. 1).

Количественная оценка ингибирования роста тест-культур бактериями штамма *B. velezensis* HR13 свидетельствовала о том, что антагонистический эффект в наибольшей степени проявлялся в случае культур *F. oxysporum* и *A. flavus* – 32 и 29 мм, соответственно (таблица).

Полученные результаты указывают на избирательное действие бактерий *B. velezensis* HR13 по отношению к различным бактериальным и грибным культурам. Как оказалось, данный штамм не подавляет рост грамотрицательных бактерий. Этот факт может быть обусловлен механизмом действия антибиотиков, продуцируемых *B. velezensis* HR13, который, вероятно, направлен на повреждение клеточ-

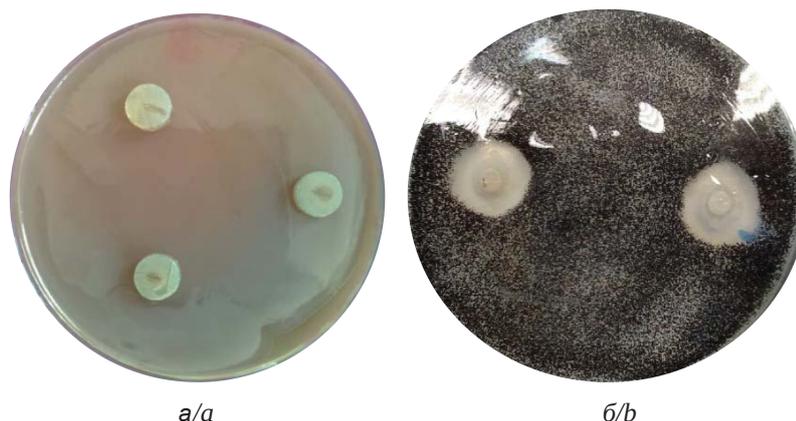


Рис. 1. Антагонизм бактерий *B. velezensis* HR13 в отношении к тест-культурам бактерий и грибов: а – *P. putida* TSH-18; б – *A. niger*  
 Fig. 1. Antagonism of bacteria *B. velezensis* HR13 in relation to test cultures of bacteria and fungi: а – *P. putida* TSH-18; б – *A. niger*

**Диаметр зоны подавления ( $M \pm m, p < 0,05$ ) бактериями *B. velezensis* 13 тест-культур бактерий и грибов**

**Table. The diameter of the suppression zone ( $M \pm m, p < 0,05$ ) by bacteria *B. velezensis* 13 test cultures of bacteria and fungi**

Тест-культура / Test culture	Диаметр зоны ингибирования роста, мм / Diameter of the growth inhibition zone, mm
<i>P. aeruginosa</i> V-31	0
<i>P. fluorescens</i> T-283	0
<i>P. putida</i> TSH-18	0
<i>Aspergillus flavus</i>	29,1 ± 4,6
<i>A. niger</i>	18,2 ± 2,8
<i>A. tubingensis</i>	25,0 ± 5,7
<i>Fusarium oxysporum</i>	32,1 ± 5,5
<i>F. tricinctum</i>	0
<i>F. equiseti</i>	18,3 ± 3,3
<i>Phoma fungicola</i>	21,7 ± 3,3
<i>Rhizopus</i> sp.	15,8 ± 4,9

ной стенки грамположительных бактерий. Поскольку бактерии *B. velezensis* HR13 не влияют на рост гриба *F. tricinctum*, который поражает различные сельскохозяйственные культуры, вызывая фузариоз, применение данного штамма для борьбы с этим фитопатогенным грибом будет неэффективным [13].

Таким образом, исследуемый штамм бактерий *B. velezensis* HR13 может быть использован в составе различных биопрепаратов в качестве агента биологического контроля ряда

патогенных грибов, вызывающих заболевания сельскохозяйственных культур.

Поскольку для ранее изученных штаммов бактерий *B. velezensis* была продемонстрирована продукция сурфактинов [4, 14], нами был выполнен поиск веществ липопептидной природы в культуральной жидкости штамма *B. velezensis* HR13. В соответствии с методикой выделения сурфактинов были получены метанольные экстракты, компоненты которых разделяли методом ТСХ. В качестве контрольного образца был использован метанольный экстракт, полученный из питательной среды Ленди без бактерий. В результате разделения исследуемого экстракта на хроматограмме были обнаружены три фракции с различными значениями  $R_f$ : 0,16; 0,32; 0,47. В случае вытяжки из чистой среды Ленди соединений липопептидной природы обнаружить не удалось, что служит подтверждением микробного происхождения выявленных фракций в изучаемом экстракте. В работе [12] были представлены значения  $R_f$  сурфактина бактерий *B. subtilis* ИБ-17 и коммерческого стандарта («Sigma», США), которые составляли 0,184. Поскольку на величину  $R_f$  влияют качество и активность сорбента, его влажность, толщина слоя, природа растворителей, постановка эксперимента, в частности способ нанесения пробы и метод детектирования, не исключено, что полученная нами фракция с  $R_f = 0,16$  соответствует циклическому липопептиду сурфактину. Наличие двух дополнительных фракций в исследуемом образце может быть обусловлено присутствием нескольких изоформ выделенного липопептида, либо следствием его недостаточной очистки от других компонентов, отличных по строению от сурфактинов (рис. 2).

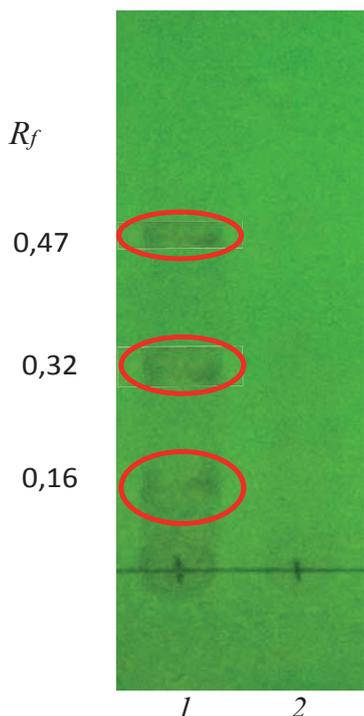


Рис. 2. Результаты ТСХ экстракта из культуральной жидкости бактерий *B. velezensis* HR13 (1) и вытяжки из чистой среды Ленди (2)

Fig. 2. Results of TLC extract from the culture fluid of bacteria *B. velezensis* HR13 (1) and extracts from the pure medium of Lendi (2)

Для уточнения природы соединений, которые удалось обнаружить с помощью ТСХ в лиофильно высушенных метанольных экстрактах, полученных из культуральной жидкости *B. velezensis* HR13, нами была проведена ИК-спектроскопия. Полученный ИК-спектр выявил наличие полос поглощения, характерных для пептидов при  $3305\text{ см}^{-1}$  (валентные колебания связи N–H), при  $1643\text{ см}^{-1}$  (амид I) и при  $1548\text{ см}^{-1}$  (амид II) (рис. 3). Присутствие валентных колебаний связи C=O при  $1727\text{ см}^{-1}$ , вероятно, обусловлено дикарбоновыми аминокислотами (аспарагиновой и/или глутаминовой кислотами) в составе сурфактинов. Полосы поглощения при  $2956\text{--}2924$  и  $2869\text{ см}^{-1}$  (валентные колебания связи C–H), а также при  $1463$  и  $1377\text{ см}^{-1}$  (деформационные колебания групп  $\text{--CH}_3$  и  $\text{--CH}_2\text{--}$ ) указывают на наличие алифатических цепей, которые выступают как структурная основа липопептидов. Таким образом, данные ИК-спектроскопии подтвердили предположение о возможной липопептидной структуре веществ, продуцируемых исследуемым штаммом в культуральную жидкость.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что исследуемый штамм *B. velezensis* HR13 продуцирует соединения липопептидной природы.

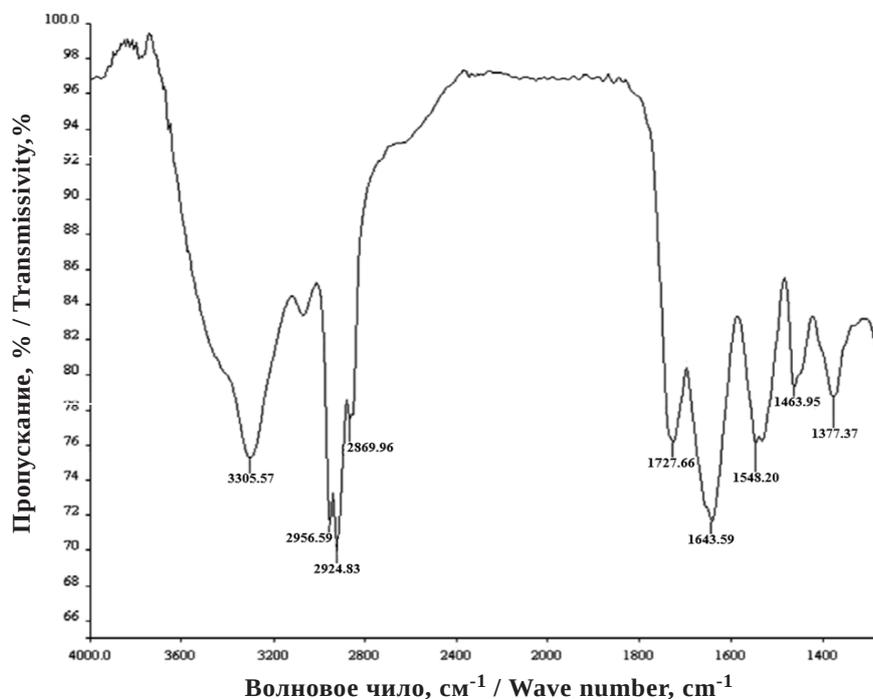


Рис. 3. ИК-фурье-спектр экстракта, полученного из культуральной жидкости бактерий *B. velezensis* HR13

Fig. 3. The IR-Fourier spectrum of the extract obtained from the culture fluid of bacteria *B. velezensis* HR13



## Заключение

Результаты исследований впервые показали, что штамм *B. velezensis* HR13 оказывает выраженное антагонистическое действие в отношении ряда возбудителей инфекций растений: *Absidia corymbifera*, *Aspergillus flavus*, *A. niger*, *A. tubingensis*, *Fusarium oxysporum*, *F. equiseti*, *Phoma fungicola*, *Rhizopus* sp.

Штамм *B. velezensis* HR13 не проявляет антагонизма по отношению к грамотрицательным бактериям и не влияет на рост гриба возбудителя фузариоза *F. tricinctum*, который поражает различные сельскохозяйственные культуры.

С использованием тонкослойной хроматографии и фурье-ИК-спектроскопии был фракционирован и охарактеризован образец циклического липопептида бактерий *B. velezensis* HR13, структура которого в настоящее время проходит стадию изучения. Перспективным вектором использования подобного липопептида может служить разработка на его основе антимикробных препаратов широкого спектра внедрения.

## Список литературы

1. Teixeira G. M., Mosela M., Nicoletto M. L. A., Ribeiro R. A., Hungria A. S., Goncales L. S. A., Pereira U. P., Oliveira A. G. de. Genomic insight into the antifungal activity and plant growth-promoting ability in *Bacillus velezensis* CMRP 4490 // *Front Microbiol.* 2021. № 11. P. 1–14. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.618415>
2. Roh J. Y., Liu Q., Choi J. Y., Wang Y., Shim H. J., Xu H. G., Choi G. J., Kim J. C., Je Y. H. Construction of a recombinant *Bacillus velezensis* strain as an integrated control agent against plant diseases and insect pests // *J. Microbiol. Biotechnol.* 2009. № 19 (10). P. 1223–1229. <https://doi.org/10.4014/jmb.0902.065>
3. 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. № 33 (5). P. 488–498. <https://doi.org/10.5423/PPJ.OA.04.2017.0073>
4. Идиятов И. И., Валиуллин Л. Р., Галлямова С. Р., Бирюля В. В., Никитин А. И. Поиск антагониста микромицета *Fusarium sporotrichioides* // *Аграрный вестник Урала.* 2018. № 3 (170). С. 10–20.
5. Romero D., Vincente A. de, Rakotoaly R. H., Dufour S. E., Veening J. W., Arrebola E., Carorla 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. № 20. P. 430–440. <https://doi.org/10.1094/MPMI-20-4-0430>

6. Ongena M., Jasques P. *Bacillus* lipopeptides: versatile weapons for plant disease biocontrol // *Trends Microbiol.* 2008. № 16 (3). P. 115–125. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2007.12.009>
7. Мелентьев А. И., Кузьмина Л. Ю., Курченко В. П. Циклические липопептиды – перспективный биотехнологический продукт // *Перспективы и проблемы развития биотехнологии в рамках единого экономического пространства стран Содружества : материалы междунар. науч. конф. Минск : РИВШ, 2005. С. 140–141.*
8. Басалаева Д. Л., Шестакова А. С., Никельшпарг М. И., Глинская Е. В. Антагонистические свойства бактерий *Bacillus velezensis* // *Живые системы – 2019 : сборник научных статей.* Саратов : Амирит, 2019. С. 171–173.
9. Иркитова А. Н., Каган Я. Р., Соколова Г. Г. Сравнительный анализ методов определения антагонистической активности молочнокислых бактерий // *Известия Алтайского государственного университета.* 2012. № 3-1 (75). С. 41–44.
10. Chen L., Chong X. Y., Zhang Y. Y., Lv Y. Y., Hu Y. S. Genome shuffling of *Bacillus velezensis* for enhanced surfactin production and variation analysis // *Curr. Microbiol.* 2020. № 77 (1). P. 71–78. <https://doi.org/10.1007/s00284-019-01807-4>
11. Яковлева О. В. Аэробные спорообразующие бактерии рода *Bacillus* Cohn продуценты поверхностно активных веществ : дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2004. 117 с.
12. Гиндуллина Т. М., Дубова Д. М. Хроматографические методы анализа. Томск : Издательство Томского политехнического университета, 2010. 80 с.
13. Басалаева Д. Л., Евстигнеева С. С., Никельшпарг М. И., Глинская Е. В. *Bacillus velezensis* – перспективный агент в борьбе с возбудителями болезней растений // *Исследования молодых учёных в биологии и экологии – 2021 : сборник научных статей.* Саратов : Амирит, 2021. С. 32–33.
14. Adeniji A. A., Aremu O. S., Babalola O. O. Selecting lipopeptide-producing, *Fusarium*-suppressing *Bacillus* spp.: Metabolomic and genomic probing of *Bacillus velezensis* NWUMFkBS 10.5 // *Microbiology Open.* 2019. № 8 (6). P. 1–21. <https://doi.org/10.1002/mbo3.742>

## References

1. Teixeira G. M., Mosela M., Nicoletto M. L. A., Ribeiro R. A., Hungria A. S., Goncales L. S. A., Pereira U. P., Oliveira A. G. de. Genomic insight into the antifungal activity and plant growth-promoting ability in *Bacillus velezensis* CMRP 4490. *Front Microbiol.*, 2021, no. 11, pp. 1–14. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.618415>
2. Roh J. Y., Liu Q., Choi J. Y., Wang Y., Shim H. J., Xu H. G., Choi G. J., Kim J. C., Je Y. H. Construction of a recombinant *Bacillus velezensis* strain as an integrated control agent against plant diseases and insect pests. *J. Microbiol. Biotechnol.*, 2009, no. 19 (10), pp. 1223–1229. <https://doi.org/10.4014/jmb.0902.065>



3. 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, no. 33 (5), pp. 488–498. <https://doi.org/10.5423/PPJ.OA.04.2017.0073>
4. Idiyatov I. I., Valiullin L. R., Gallyamova S. R., Biryulya V. V., Nikitin A. I. Antifungal activity of *Fusarium sporotrichioides* antagonists. *Agrarnyi vestnik Urala*, 2018, no. 3 (170), pp. 10–20 (in Russian).
5. Romero D., Vincente A. de, Rakotoaly R. H., Dufour S. E., Veening J. W., Arrebola E., Carorla 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, no. 20, pp. 430–440. <https://doi.org/10.1094/MPMI-20-4-0430>
6. Ongena M., Jasques P. *Bacillus* lipopeptides: versatile weapons for plant disease biocontrol. *Trends Microbiol.*, 2008, no. 16 (3), pp. 115–125. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2007.12.009>
7. Melent'ev A. I., Kuz'mina L. Iu., Kurchenko V. P. Cyclic lipopeptides are a promising biotechnological product. In: *Prospects and problems of biotechnology development within the common economic space of the Commonwealth countries: materials of the sci. conf.* Minsk, RIVSh Publ., pp. 140–141 (in Russian).
8. Basalaeva D. L., Shestakova A. S., Nikelshparg M. I., Glinskaya E. V. The antagonistic properties of *Bacillus velezensis*. In: *Zhivyye sistemy – 2019: sbornik nauchnykh statey* [Living systems – 2019: collection of scientific articles]. Saratov, Amirit Publ., 2019, pp. 171–173 (in Russian).
9. Irkitova A. N., Kagan Ja. R., Sokolova G. G. Comparative analysis of the methods to define antagonistic activity of lactic bacteria. *Izvestiia Altai State University*, 2012, no. 3-1 (75), pp. 41–44 (in Russian).
10. Chen L., Chong X. Y., Zhang Y. Y., Lv Y. Y., Hu Y. S. Genome shuffling of *Bacillus velezensis* for enhanced surfactin production and variation analysis. *Curr. Microbiol.*, 2020, no. 77 (1), pp. 71–78. <https://doi.org/10.1007/s00284-019-01807-4>
11. Yakovleva O. V. *Aerobic spore-forming bacteria of the genus Bacillus Cohn producers of surfactants*. Diss. Cand. Sci. (Biol.). Ufa, 2004. 117 p. (in Russian).
12. Gindullina T. M., Dubova D. M. *Khromatograficheskie metody analiza* [Chromatographic methods of analysis]. Tomsk, Izdatel'stvo Tomskogo politekhnicheskogo universiteta, 2010. 80 p. (in Russian).
13. Basalaeva D. L., Evstigneeva S. S., Nikelshparg M. I., Glinskaya E. V. *Bacillus velezensis* – is a promising agent in the fight against plant pathogens. In: *Issledovaniia molodykh uchenykh v biologii i ekologii – 2021: sbornik nauchnykh statey* [Research of young scientists in biology and ecology – 2021: collection of scientific articles]. Saratov, Amirit Publ., 2021, pp. 32–33 (in Russian).
14. Adeniji A. A., Aremu O. S., Babalola O. O. Selecting lipopeptide-producing, *Fusarium*-suppressing *Bacillus* spp.: Metabolomic and genomic probing of *Bacillus velezensis* NWUMFkBS 10.5. *Microbiology Open*, 2019, no. 8 (6), pp. 1–21. <https://doi.org/10.1002/mbo3.742>

Поступила в редакцию 02.09.21; одобрена после рецензирования 06.10.21; принята к публикации 22.10.21  
 The article was submitted 02.09.21; approved after reviewing 06.10.21; accepted for publication 22.10.21