

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ОДЕСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ІМЕНІ І. І. МЕЧНИКОВА

МІКРОБІОЛОГІЯ І БІОТЕХНОЛОГІЯ
MICROBIOLOGY & BIOTECHNOLOGY

Науковий журнал
Виходить 3 рази на рік
Заснований у липні 2006 року

№ 1(63)
2025

Одеса
ОНУ
2025

Засновник
Одеський національний університет імені І. І. Мечникова
Ідентифікатор у Реєстрі суб'єктів у сфері медіа: R30-01955
(Рішення Національної ради України з питань телебачення і радіомовлення № 1548 від 23.11.2023 р.)

ГОЛОВНИЙ РЕДАКТОР
В. О. Іваниця (Одеса, Україна)
ЗАСТУПНИК ГОЛОВНОГО РЕДАКТОРА
Т. О. Філіпова (Одеса, Україна)
ВІДПОВІДАЛЬНИЙ СЕКРЕТАР
Т. В. Бурлака (Одеса, Україна)

РЕДАКЦІЙНА КОЛЕГІЯ
А. Анадон (Мадрид, Іспанія), Л. Д. Варбанець (Київ, Україна), А. І. Вінніков (Дніпро, Україна),
Б. М. Галкін (Одеса, Україна), Г. О. Іутинська (Київ, Україна), Л. В. Капрельянц (Одеса, Україна),
І. К. Курдиш (Київ, Україна), І. П. Метеліцина (Одеса, Україна), Ф. Моцці (Тукуман, Аргентина),
І. І. Панчук (Чернівці, Україна), М. В. Патика (Київ, Україна), В. С. Підгорський (Київ, Україна),
Л. М. Сківка (Київ, Україна), Л. Ф. Суходуб (Суми, Україна), Ф. І. Товкач (Київ, Україна),
Н. Чанішвілі (Тбілісі, Грузія).

Науковий редактор випуску В. О. Іваниця

Прийняті до друку статті обов'язково рецензуються
Затверджено до друку Вченою радою
Одеського національного університету імені І. І. Мечникова

Відповідно до наказу МОН України № 1301 від 15.10.2019 р.
входить до Переліку наукових фахових видань України (категорія «Б»).

Видання реферується та індексується у таких базах даних: «Україніка наукова»,
Index Copernicus International Journals Master List, Наукова періодика України
(Національна бібліотека України імені В. І. Вернадського), Ulrich's Periodicals
Directory, Електронний архів-репозитарій Одеського національного університету
імені І. І. Мечникова, Наукова періодика України (journal.urau.ua), Google
Академія, BASE Search, CiteFactor, Advanced Sciences Index, ResearchBib, Наукова
електронна бібліотека e-LIBRARY, InfoBase Index.

Редактори: Т. В. Іваниця, І. В. Райко

Адреса редакції:
Одеський національний університет імені І. І. Мечникова,
вул. Всеволода Змієнка, 2, Одеса, 65082, Україна.
Тел.: +38 (048) 731-71-51, e-mail: journal.mbt@onu.edu.ua
<http://mbt.onu.edu.ua>

© Одеський національний університет
імені І. І. Мечникова, 2025

Establisher

Odesa I. I. Mechnikov National University.

Identifier in the Registry of Media: R30-01955

(Resolution of the National Council of Television and Radio Broadcasting of Ukraine No 1548 dated 23.11.2023)

EDITOR-IN-CHIEF

V. O. Ivanytsia (Odesa, Ukraine)

DEPUTY EDITOR-IN-CHIEF

T. O. Filipova (Odesa, Ukraine)

EXECUTIVE SECRETARY

T. V. Burlaka (Odesa, Ukraine)

EDITORIAL BOARD MEMBERS

A. Anadon (Madrid, Espana), N. Chanishvili (Tbilisi, Georgia), B. M. Galkin (Odesa, Ukraine), G. O. Iutynska (Kyiv, Ukraine), L. V. Kapreliants (Odesa, Ukraine), I. K. Kurdish (Kyiv, Ukraine), I. P. Metelitsyna (Odesa, Ukraine), F. Mozzi (Tucuman, Argentina), I. I. Panchuk (Chernivtsi, Ukraine), M. V. Patyka (Kyiv, Ukraine), V. S. Pidgorskyi (Kyiv, Ukraine), L. M. Skivka (Kyiv, Ukraine), L. F. Sukhodub (Sumy, Ukraine), F. I. Tovkach (Kyiv, Ukraine), L. D. Varbanets (Kyiv, Ukraine), A. I. Vinnikov (Dnipro, Ukraine).

Scientific Editor V. O. Ivanytsia

All articles accepted for publishing are subject to peer review

Approved for publishing by the Academic Council of

Odesa I. I. Mechnikov National University

As per Order of the Ministry of Education and Science of Ukraine No 1301 dated 15.10.2019 the journal is included in the List of Specialist Scientific Publications of Ukraine (Category "B").

The journal is abstracted and indexed in the following databases: "Ukrainica Scientific", Index Copernicus International Journals Master List, Scientific Periodicals of Ukraine (V. I. Vernadskyi National Library of Ukraine), Ulrich's Periodicals Directory, Scientific Periodicals of Ukraine (journal.urau.ua), Odesa I. I. Mechnikov National University's Electronic Archive-Repository, Google Scholar, BASE Search, CiteFactor, Advanced Sciences Index, ResearchBib, e-LIBRARY, InfoBase Index.

Editors: T. V. Ivanytsia, I. V. Raiko

A d d r e s s:

Odesa I. I. Mechnikov National University,

2 Vsevoloda Zmiiienka St, Odesa, 65082, Ukraine.

Tel.: +38 (048) 731-71-51, e-mail: journal.mbt@onu.edu.ua

<http://mbt.onu.edu.ua>

© Odesa I. I. Mechnikov
National University, 2025

ЗМІСТ

ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНІ ПРАЦІ

О. В. Андрющенко, І. В. Страшнова, Т. В. Іваниця, Г. В. Ямборко, М. Б. Галкін, Г. В. Лісютін ОЦІНКА АНТАГОНІСТИЧНОЇ АКТИВНОСТІ БАЦИЛ ЩОДО ФІТОПАТОГЕННИХ МІКРООРГАНІЗМІВ	6
Н. Ю. Васильєва, М. О. Кішинська, М. Д. Штеніков АНАЛІЗ КЛАСТЕРІВ БІОСИНТЕТИЧНИХ ГЕНІВ <i>BACILLUS PUMILUS</i> ONU 554 <i>IN SILICO</i>	25

ОГЛЯДОВІ ПРАЦІ

Л. А. Шевченко, Т. С. Сасіна АНТАГОНІСТИЧНИЙ ПОТЕНЦІАЛ БАКТЕРІЙ РОДУ <i>BACILLUS</i>	48
М. Д. Штеніков, Д. О. Марченко, В. В. Субота <i>BREVIBACILLUS REUSZERI</i> ЯК ПОТЕНЦІЙНИЙ РЕСУРС ДЛЯ ЕКОЛОГІЧНОГО СІЛЬСЬКОГО ГОСПОДАРСТВА	74
ІНФОРМАЦІЙНЕ ПОВІДОМЛЕННЯ ДЛЯ АВТОРІВ	88
АЛФАВІТНИЙ ПОКАЖЧИК СТАТЕЙ, ОПУБЛІКОВАНИХ У ЖУРНАЛІ «МІКРОБІОЛОГІЯ І БІОТЕХНОЛОГІЯ» У 2024 РОЦІ	95

CONTENTS

EXPERIMENTAL WORKS

O. V. Andriushchenko, I. V. Strashnova, T. V. Ivanytsia, G. V. Yamborko, M. B. Galkin, G. V. Lisiutin EVALUATION OF ANTAGONISTIC ACTIVITY OF BACILLI AGAINST PHYTOPATHOGENIC MICROORGANISMS	6
N. Yu. Vasylieva, M. O. Kishynska, M. D. Shtenikov ANALYSIS OF BIOSYNTHETIC GENE CLUSTERS OF <i>BACILLUS PUMILUS</i> ONU 554 <i>IN SILICO</i>	25

OBSERVATION ARTICLES

L. A. Shevchenko, T. S Sasina ANTAGONISTIC POTENTIAL OF BACTERIA OF THE GENUS <i>BACILLUS</i>	48
M. D. Shtenikov, D. O. Marchenko, V. V. Subota <i>BREVIBACILLUS REUSZERI</i> AS A POTENTIAL RESOURCE FOR SUSTAINABLE AGRICULTURE	74
INSTRUCTIONS FOR AUTHORS	88
ALPHABET INDEX OF PAPERS PUBLISHED IN THE JOURNAL “MICROBIOLOGY AND BIOTECHNOLOGY” IN 2024	95

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 cladosporoides* 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 штам); 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 штам 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 – штам 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 штамів 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	



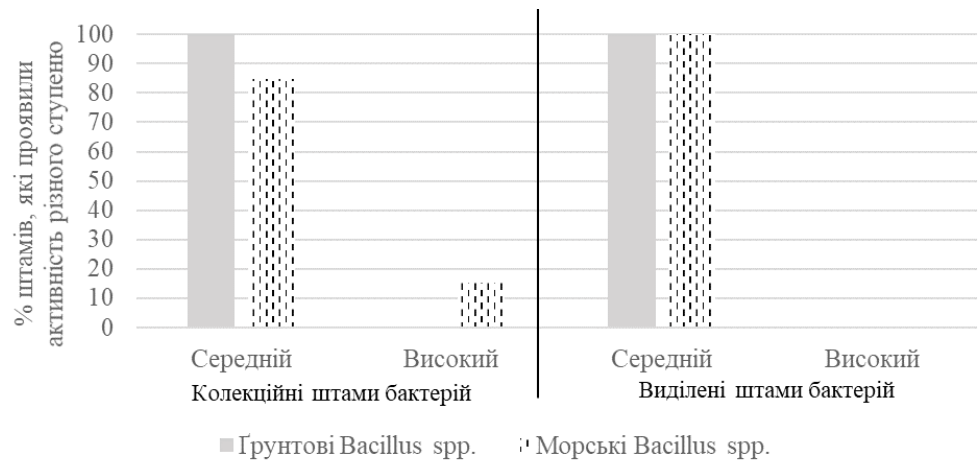


Рис. 1. Ступінь антагоністичної активності досліджених бацил щодо фітопатогенних бактерій

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).

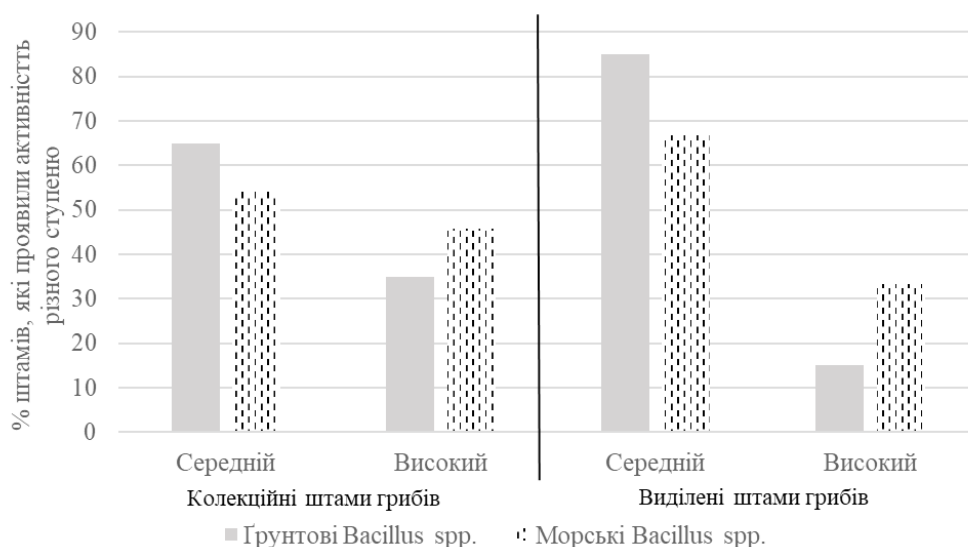


Рис. 2. Ступінь антагоністичної активності досліджених бацил щодо фітопатогенних грибів

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, $41^{\circ}32'670''\text{N}$ $37^{\circ}37'460''\text{E}$). 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.



Н. Ю. Васильєва, М. О. Кішинська, М. Д. ШтеніковОдеський національний університет імені І. І. Мечникова,
вул. Всеволода Змієнка, 2, м. Одеса, 65082, Україна
e-mail: tatkamic@onu.edu.ua**АНАЛІЗ КЛАСТЕРІВ БІОСИНТЕТИЧНИХ ГЕНІВ
BACILLUS PUMILUS ONU 554 *IN SILICO***

Метою роботи був поглиблений аналіз кластерів генів асоційованих з біосинтезом вторинних метаболітів (BGC) *Bacillus pumilus* ONU 554 з використанням біоінформатичних методів. **Методи.** Ідентифікацію виду проводили з використанням серверів TYGS, Comprehensive Genome Analysis (CGA) Service та KmerFinder-3.2; для розрахунку ANI використовували KBase. Гени антибіотикорезистентності шукали через сервер CARD. Аналіз наявності кластерів генів, бактеріоцинів за допомогою antiSMASH, Bagel4 та PRISM відповідно. **Результати.** Показано, що за результатами ідентифікації, філогенетичного аналізу та ДНК-ДНК-гібридизації (DDH), проведеної *in silico*, штаму *Bacillus pumilus* ONU 554 відноситься до групи *B. pumilus*. В геномі штаму виявлені послідовності, що ідентифіковані як профаги, CpG-острівці та CRISPR регіони. Ідентифіковано 15 кластерів біосинтетичних генів (BGC) з використанням інструментів antiSMASH, Bagel4 та PRISM. Показана наявність трьох кластерів генів бактеріоцинів в геномі *Bacillus pumilus* ONU 554, нерибосомних пептидсинтез та комбінованих кластерів, що складаються з нерибосомних пептидсинтез та полікетидсинтез I типу. **Висновки.** Підтверджена належність штаму *Bacillus pumilus* ONU 554 до групи *B. pumilus*. З використанням оновлених алгоритмів аналізу генома визначено більшу кількість кластерів біосинтетичних генів (BGC). Серед кластерів ідентифікованих з високим ступенем подібності були ліхенізин (BGC0000381), бацілізин (BGC0001184), бацілібактин (BGC0002695). Кластера фенгіцину (BGC0001095) та шизокіне-ни (BGC0002683) мали ступінь подібності в діапазоні від 53,0 до 60,0%. Виявлено CpG-острівці, CRISPR регіони, інші гени стійкості до антибіотиків. Отримані результати свідчать, що штаму *Bacillus pumilus* ONU 554 може бути перспективним для пошуку нових сполук з антимікробною та антифунгіцидною активністю.

Ключові слова: *Bacillus pumilus*, кластери генів, біоінформатичний аналіз.

Штами *Bacillus pumilus* стійкими до несприятливих умов, УФ радіації і хімічних речовин. Крім того, штами *B. pumilus* синтезують різноманітні ферменти які знаходять застосування в сільському господарстві, виробництві харчових продуктів, біоремедіації систем стічних вод, біодеградації забруднень навколишнього середовища та фармацевтиці як біоактивні сполуки [5, 17, 33]. Штаму *Bacillus pumilus* ONU 554, ізольований з Чорного моря проявив потуж-



ну антагоністичну активність [27] і був проаналізований біоінформатичними методами [1]. Метою роботи був поглиблений аналіз кластерів генів асоційованих з біосинтезом вторинних метаболітів (BGC) *Bacillus pumilus* ONU 554 з використанням біоінформатичних методів.

Матеріали та методи

Штам *Bacillus pumilus* ONU 554 був виділений з донних відкладень Чорного моря і депонований у Колекції морських і практично корисних мікроорганізмів Одеського національного університету імені І.І. Мечникова, а відповідна секвенована геномна послідовність була внесена до бази даних GenBank під інвентарним номером CP060799.1.

Анотація генома

Анотацію геному проводили за допомогою серверу PATRIC (Pathosystems Resource Integration Center) мережевого ресурсу BV-BRC (Bacterial and Viral Bioinformatics Resource Center – <https://www.bv-brc.org/>) [32].

Філогенетичний аналіз

Для визначення систематичного положення штаму було використано сервіс TYGS (Type (Strain) Genome Server – <https://tygs.dsmz.de/>) [23, 24]. Оцінка коректності топології дерева базувалася на середніх значеннях підтримки гілок та статистиці δ [16]. Середню ідентичність нуклеотидів (ANI) розраховували за допомогою калькулятора ANI на платформі KBase (<https://www.kbase.us/>). Для уточнення результатів використали Comprehensive Genome Analysis (CGA) Service на сервері BV-BRC, що ідентифікує найближчих родичів за вибраним геномом. Він вибирає найближчі еталонні та репрезентативні геноми за допомогою Mash/MinHash [25], а потім бере п'ять із глобальних родин білків BV-BRC [10], що є спільними для всіх вибраних геномів, щоб побудувати дерево на основі амінокислотного та нуклеотидного вирівнювання цих білків, які вирівнюються за допомогою MUSCLE [11], а RaxML [29] використовується для побудови дерева.

Ще одну перевірку на сервері Center for Genomic Epidemiology (<https://www.genomicepidemiology.org/>) проводили з використанням веб-сервера KmerFinder-3.2 (<https://cge.food.dtu.dk/services/KmerFinder/>) [14].

Виявлення плазмід, інсерційних елементів, мобільних елементів, генів антибіотикорезистентності та CRISPR–Cas

Мапу геному відображали за допомогою сервера CGView Server (<https://proksee.ca/>) [12]. Пошук плазмід, інсерційних елементів, а також CRISPR–Cas проводилися за допомогою PlasmidFinder – <https://cge.food.dtu.dk/services/PlasmidFinder> [8], ISEScan та CRISPRCasFinder – <https://crisprcas.i2bc.paris-saclay.fr/CrisprCasFinder> відповідно [18].

Веб-сервер PathogenFinderv.1.1 (<https://cge.food.dtu.dk/services/PathogenFinder/>) використовувався для оцінки патогенності *Bacillus pumilus* ONU 554 [9].

Пошук мобільних генетичних елементів, включаючи CpG-острівці та фагові ділянки в геномі *Bacillus pumilus* ONU 554, проводили за допомогою інструментів IslandViewer 4 (<https://www.pathogenomics.sfu.ca/islandviewer/>)



browse/) та PHASTEST (PHAge Search Tool with Enhanced Sequence Translation – <https://phastest.ca/>) [4].

Сервіс CARD (The Comprehensive Antibiotic Resistance Database – <https://card.mcmaster.ca/>) використали для пошуку генів антибіотикорезистентності за допомогою трьох різних алгоритмів, а саме ‘perfect’, ‘strict’ та ‘loose’ [3].

Ідентифікація кластерів генів асоційованих з біосинтезом вторинних метаболітів

Біоінформаційні інструменти antiSMASH («antibiotics and secondary metabolite analysis shell» (<https://antismash.secondarymetabolites.org/#!/start>) version 7.0.0 (алгоритм relaxed) [6] і BAGEL4 (<http://bagel.molgenrug.nl/>) [2, 31] та PRediction Informatics for Secondary Metabolites (<http://magarveylab.ca/prism/>) [27], використовували для пошуку генних кластерів (BGC), які беруть участь у синтезі полікетидів і бактеріоцинів.

Результати та їх обговорення

Загальна анотація геному *Bacillus pumilus* ONU 554

Геном *Bacillus pumilus* ONU 554 складається з однієї кільцевої хромосоми (3642544 п.н. – ідентифікатор CP060799.1), та однієї плазмиди pONU554 (95374 пар нуклеотидів – ідентифікатор CP060800.1). Вміст GC – пар у досліджуваного мікроорганізму складає 41,8%. Визначено наявність 3749 білок-кодуючих послідовностей ДНК (CDS), які були розподілені вздовж обох ланцюгів. Ідентифіковано 81 ген тРНК та 24 гени рРНК (8 генів 5S рРНК, 8 генів 23S рРНК та 8 генів 16S рРНК), а також знайдено 47 регіонів, що повторюються, одну ділянку CRISPR, одну фагову ділянку та 16 CpG-острівців (табл. 1, табл. 2, рис. 1).

За результатами аналізу на патогенність на сервері Center for Genomic Epidemiology (алгоритм PathogenFinder) штам *Bacillus pumilus* ONU 554 виявився не патогенним.

Зі знайдених CpG-острівців, вісім є ідентифікованими за допомогою хоча б одного методу. Чотири CpG-острівці були виявлені з використанням методу SIGI-HMM, а інші чотири – із застосуванням методу IslandPath-DIMOB (табл. 2).

Таким чином кожен з CpG-острівців був підтверджений двічі за різними алгоритмами пошуку. Присутність геномних острівців (GI) допомагає мікроорганізмам в адаптації, еволюції та перенесенні генів, що пов’язані з метаболізмом, стійкістю до антибіотиків [19].

Візуалізацію генома робили за допомогою сервера Proksee (рис. 2).

Таксономічне положення *Bacillus pumilus* ONU 554

Для уточнення систематичного положення *Bacillus pumilus* ONU 554 було використано комплекс узгоджених між собою методів. Згідно із результатами філогенетичного аналізу на сервісі TYGS *Bacillus pumilus* ONU 554 є близьким родичем штаму *Bacillus pumilus* NCTC 10337 (NZ_LT906438.1), ізольованого з донних відкладень мангрових зарослей у Саудівської Аравії [26] та референтного штаму *Bacillus pumilus* ATCC 7061 (рис. 3).

Отриманий висновок, базувався на підставі попарних порівнянь між набором геномів з використанням GBDP і точних міжгеномних відстаней, виве-



Таблиця 1

Загальні характеристики геному *Bacillus pumilus* ONU 554

Table 1

General characteristics of the *Bacillus pumilus* ONU 554 genome

Показники	Властивості	Статистика
Статистика геному	Контиги	1
	Довжина геному	3642544
	Вміст GC	41,78
	Контиг L50	1
Геномні характеристики	CDS	3749
	tRNA	81
	Регіони, що повторюються	47
	rRNA	24
Характеристики білків	Гіпотетичні білки	733
	Білки з функціональними призначеннями	3016
	Білки з призначенням EC-номерів	922
	Білки з призначенням GO	767
	Білки з призначенням шляхів	680
	Білки з призначенням підсистем	1074
	Білки з призначенням родоспецифічної родини PATRIC (PLfam)	3629
	Білки з призначенням міжродової родини PATRIC (PGfam)	3617
Спеціальні гени	Фактор вірулентності (PATRIC_VF)	2
	Фактор вірулентності (Victors)	2
	Транспортер(TCDB)	68
	Лікарська мішень (DrugBank)	21
	Лікарська мішень (TTD)	1
	Резистентність до антибіотиків (PATRIC)	41
	Резистентність до антибіотиків (CARD)	2
	Резистентність до антибіотиків (NDARO)	2

дених за формулою відстані d5 [22]. Для кожного було розраховано 100 реплік відстані. Цифрові значення DDH та довірчі інтервали розраховували з використанням рекомендованих налаштувань GGDC 4.0 [22, 23]. Усі результати порівнянь, отримані за формулою 5 dDDH, були вищими за видовий поріг (> 70%) [5].



Таблиця 2

Характеристика CpG-острівців у геномі *Bacillus pumilus* ONU 554

Table 2

Characteristics of CpG islands in the genome of *Bacillus pumilus* ONU 554

№ CpG-острівця	Початок послідовності	Кінець послідовності	Довжина послідовності (п.н.)	Метод прогнозування
Island 1	591687	596050	4363	Predicted by at least one method
Island 2	1711843	1718753	6910	Predicted by at least one method
Island 3	2254521	2258700	4179	Predicted by at least one method
Island 4	2631604	2635747	4143	Predicted by at least one method
Island 5	2671766	2681125	9359	Predicted by at least one method
Island 6	2691723	2707,393	15670	Predicted by at least one method
Island 7	2714020	2736640	22620	Predicted by at least one method
Island 8	3553224	3568250	10026	Predicted by at least one method
Island 1	591687	596050	4363	SIGI– HMM
Island 2	1711843	1718753	6910	SIGI– HMM
Island 3	2254521	2258700	4179	SIGI– HMM
Island 8	3553224	3568250	10026	SIGI– HMM
Island 4	2631604	2635747	4143	IslandPath– DIMOB
Island 5	2671766	2681125	9359	IslandPath– DIMOB
Island 6	2691723	2707393	15670	IslandPath– DIMOB
Island 7	2714020	2736640	22620	IslandPath– DIMOB

За результатами ідентифікації штаму за допомогою ресурсу BV-BRC (Comprehensive Genome Analysis (CGA) Service) показано, що штам *Bacillus pumilus* ONU 554 є максимально подібним до штаму *Bacillus pumilus* SAFR-032 (NC_009848.4), який було виділено на заводі зі складання космічних кораблів у Лабораторії реактивного руху НАСА (рис. 4).

Порівняльний аналіз геному через веб-сервер KmerFinder-3.2 (Center for Genomic Epidemiology) показав високу ідентичність *Bacillus pumilus* ONU 554 до штамів *Bacillus pumilus* EB138 (NZ_CP081199.1), ізолюваного з коріандру посівного, *Bacillus pumilus* BIM B-171 (NZ_CP085037.1), ізолюваного з дерново-підзолистих ґрунтів та *Bacillus pumilus* 3-19 (NZ_CP054310.1), ізолюваного з ґрунту.





Рис. 1. Результат пошуку CpG-острівців у геномі *Bacillus pumilus* ONU 554 з використанням серверу IslandViewer 4

Fig. 1. The result of searching for CpG- islands in the genome of *Bacillus pumilus* ONU 554 using the IslandViewer 4 serve



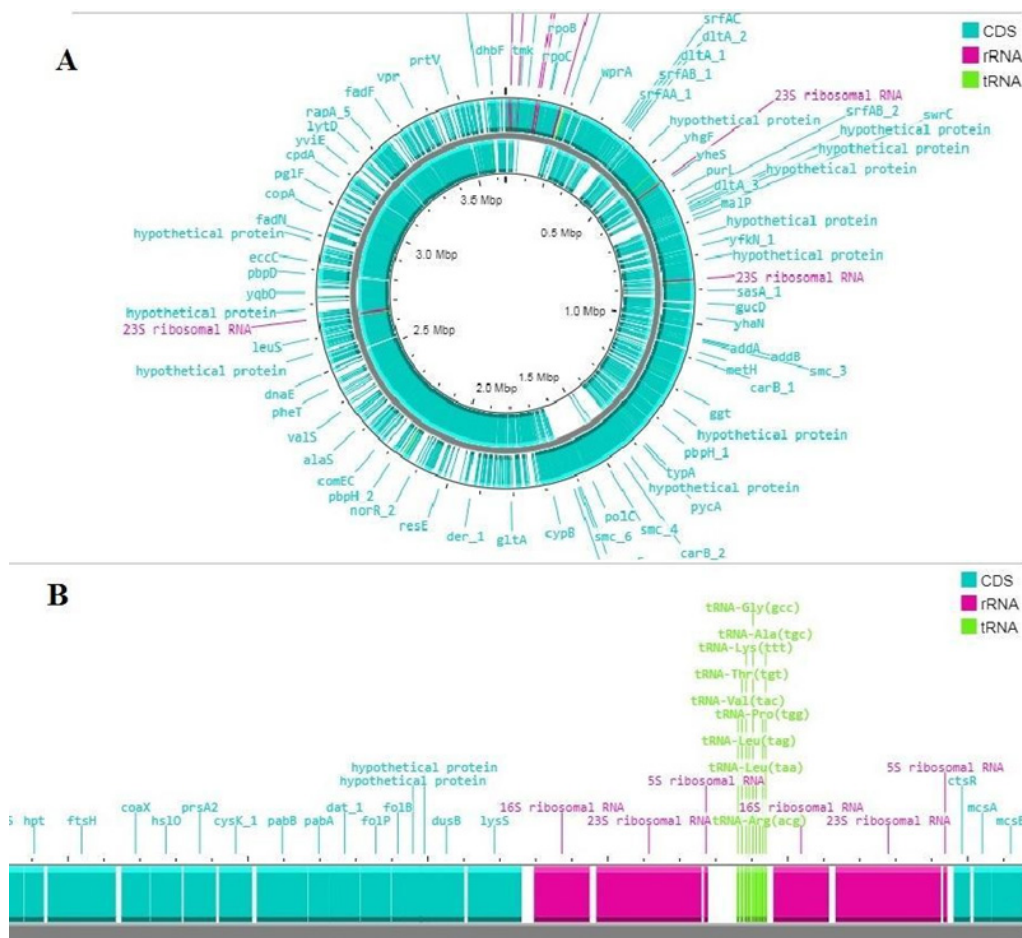


Рис. 2. Мапа, що ілюструє хромосому генома *Bacillus pumilus* ONU 554
(отримана за допомогою Proksee, А – кільцева хромосома,
В – збільшена ділянка хромосоми)

Fig. 2. A map illustrating the chromosome of the genome of *Bacillus pumilus* ONU 554
(obtained using Proksee, A is a circular chromosome,
B is an magnified enlarged section of the chromosome)

Для проведення розрахунку середньої нуклеотидної ідентичності між геномами використали інструмент FastANI на сервері KBase. Визначено, що максимальний показник ANI зафіксовано між штамом *Bacillus pumilus* ONU 554 і штамами *Bacillus pumilus* 3-19 (99,54%) та *Bacillus pumilus* EB138 (98,35%), що за рекомендованими пороговими значеннями OrthoANI [20] свідчать, про високу спорідненість між штамми.

Подальший аналіз показав присутність в геномі *Bacillus pumilus* ONU 554 однієї послідовності CRISPR, що локалізується в регіоні від 1149014 до 1149147 нуклеотида в геномі. У цій послідовності наявні 2 спейсерних регіони (рис. 5).



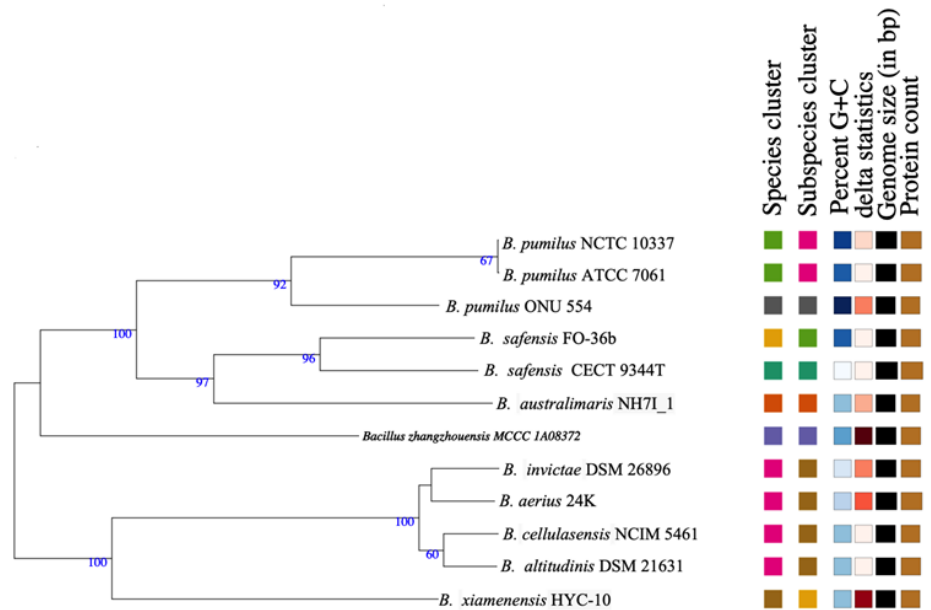


Рис. 3. Дендрограма філогенетичних зв'язків *Bacillus pumilus* ONU 554, побудована на основі ДНК–ДНК гібридизації повного геному

Fig. 3. Dendrogram of phylogenetic relationships of the *Bacillus pumilus* strain ONU 554, constructed on the basis of DNA–DNA hybridization of the whole genome

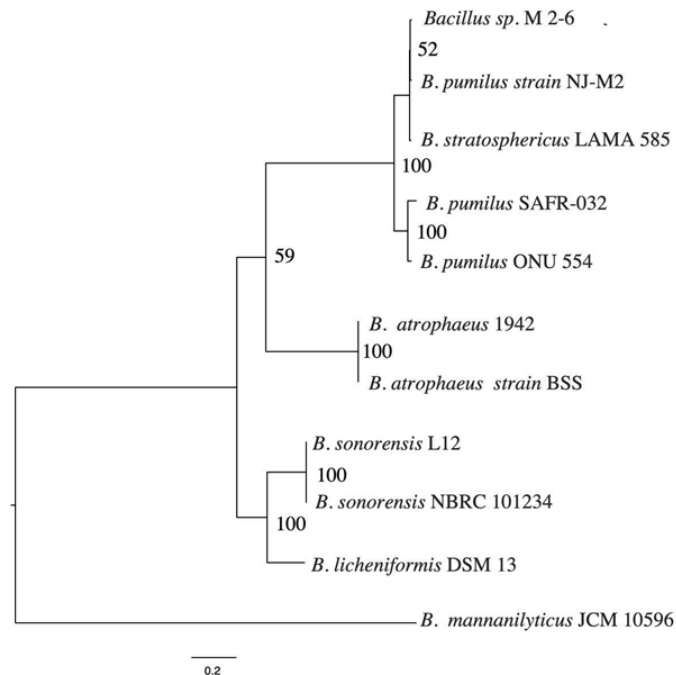


Рис. 4. Дендрограма філогенетичних зв'язків *Bacillus pumilus* ONU 554, побудована на основі Comprehensive Genome Analysis ресурсу BV-BRC

Fig. 4. Dendrogram of phylogenetic relationships of the *Bacillus pumilus* strain ONU 554, constructed based on the Comprehensive Genome Analysis of the BV-BRC resource

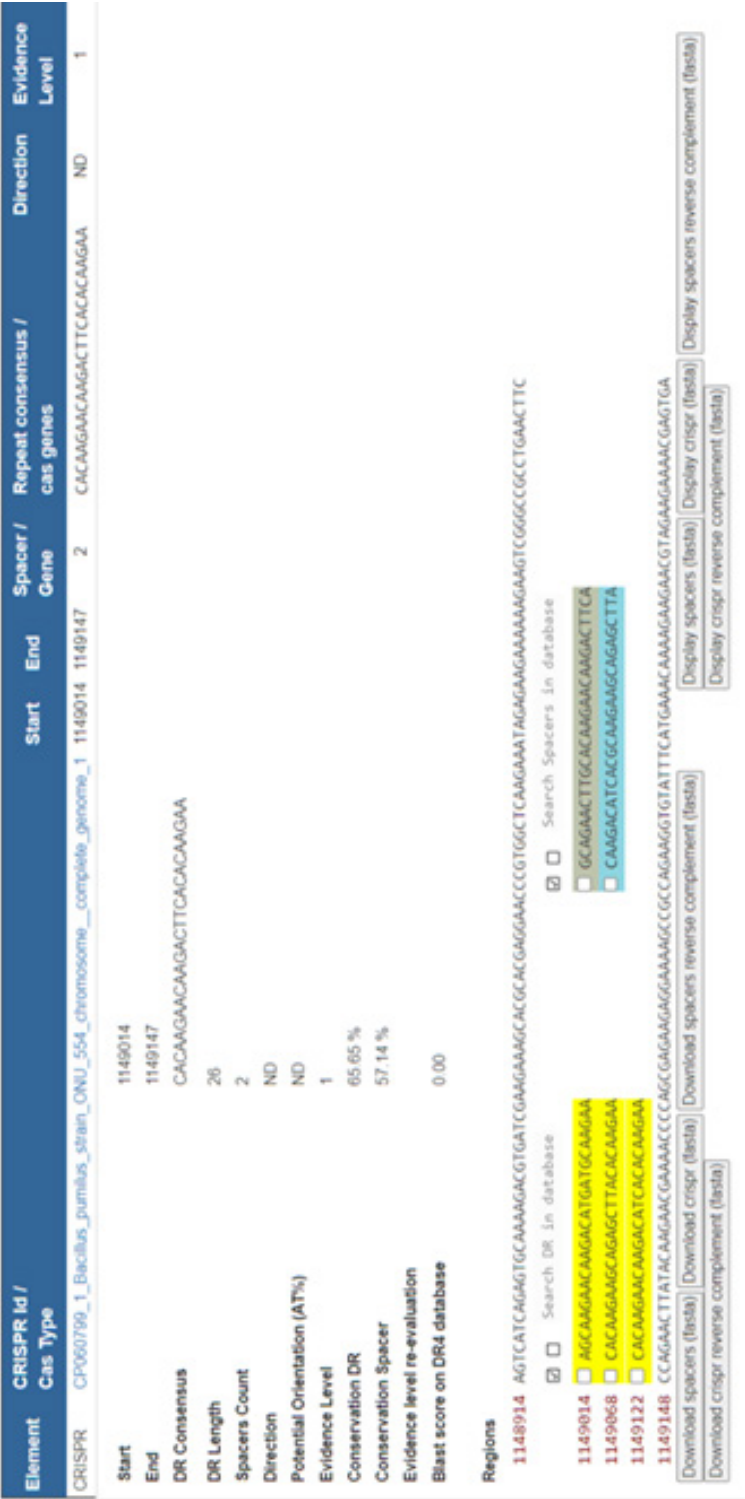


Рис. 5. CRISPR–Cas regions *Bacillus pumilus* ONU 554

Fig. 5. CRISPR–Cas regions of *Bacillus pumilus* ONU 554

Локуси генів антибіотикорезистентності

Серед знайдених були гени кластеру генів стійкості до глікопептидів *vanG*, а саме гени *vanT* та *vanY* [7]; ген *FosBx1*, що є геном стійкості до фосфоміцину [30]; гени *qacG* та *qacJ*, що відносяться до системи ефлюксного насосу із мультирезистентністю [15]. Ген *qacG* відповідає за стійкість до бензалконію хлориду та етидію броміду, а ген *qacJ* за стійкість до сполук четвертинного амонію. Ген *cat86* відноситься до хлорамфеніколацетилтрансфераз [13] (рис. 6).

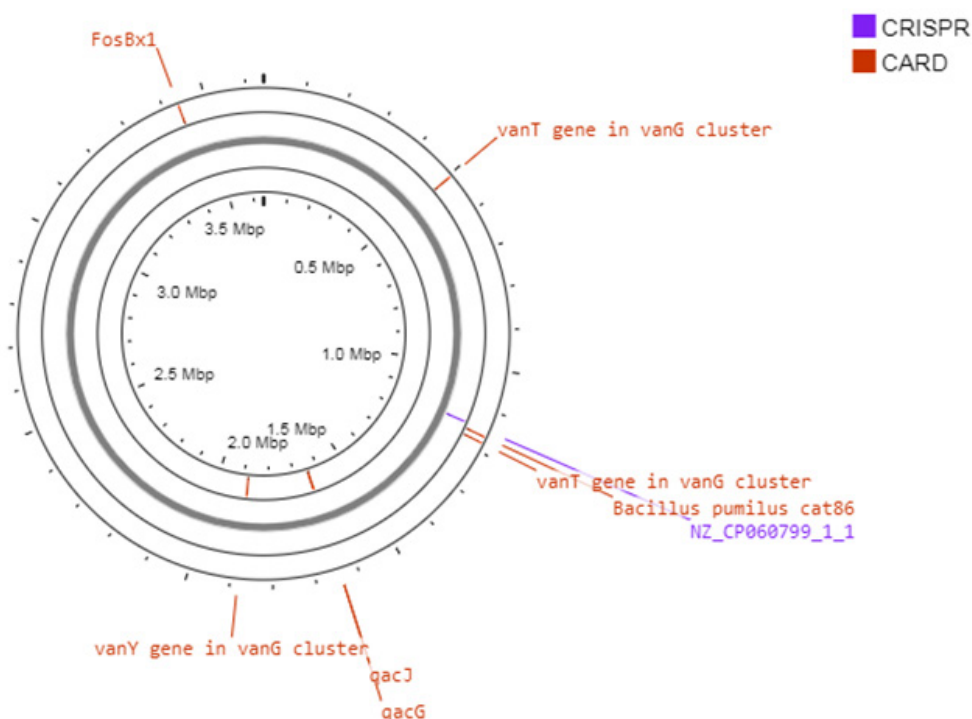


Рис. 6. Розташування генів антибіотикорезистентності та CRISPR–Cas регіону, що були ідентифіковані в геномі *Bacillus pumilus* ONU 554 (мапа отримана за допомогою Proksee)

Fig. 6. Location of antibiotic resistance genes and CRISPR–Cas region identified in the genome of *Bacillus pumilus* ONU 554 (map obtained using Proksee)

Фагові вставки

Геном *Bacillus pumilus* ONU 554 містить одну фагову вставку, що складається з 3737 генів (з них 74 фагових gena) (рис. 7). Регіон з фаговою вставкою локалізовано з 2662087 по 2748716 нуклеотид в геномі. Переважаючими в тому регіоні є послідовності фагів *Bacillus phage* vB_BtS_B83 (NC_048762) та *Bacillus phage* vB_BtS_BMBtp14 (NC_048640.1). Менш представлені послідовності *Brevibacillus phage* Osiris (NC_028969.1) та *Aeribacillus phage* AP45 (NC_048651.1).



Fig. 7. The region of the phage insertion in the genome of *Bacillus pumilus* ONU 554 found PHASTEST

Кластери генів вторинних метаболітів в геномі *Bacillus pumilus* ONU 554

Кластери генів асоційованих з біосинтезом вторинних метаболітів у геномі *Bacillus pumilus* ONU 554 були визначені з використанням інструментів антиSMASH [21], PRISM [28] та серверу Bagel4 [2].

Загалом, з використанням різних біоінформатичних програм, було виявлено 15 різноманітних регіонів, що кодують біосинтетичні кластери генів. Серед них три регіони відповідають за синтез бактеріоцинів – Pumilarin, UviB та Closticin_574 (табл. 3).

Таблиця 3

Послідовності бактеріоцинів, знайдені у геномі *Bacillus pumilus* ONU 554

Table 3

Bacterocin sequences found in the genome of *Bacillus pumilus* ONU 554

Послідовність бактеріоцинів	Початок	Кінець	Клас	Мікроорганізм, що має подібний бактеріоцин
CP0607991.0.AOI_01	2252591	2272912	Pumilarin (W8QY45)	<i>Bacillus subtilis</i> (strain 168)
CP0607991.0.AOI_02	2713932	2734121	UviB (P15936)	<i>Clostridium perfringens</i>
CP0607991.0.AOI_03	3293027	3313906	Closticin_574 (Q8GCU9)	<i>Bacillus subtilis</i> (strain 168); <i>Bacillus pumilus</i> (strain SAFR-032)

Більшість знайдених кластерів відносяться до нерибосомних пептидсинтез або до комбінованого кластеру нерибосомна пептидсинтезаза/полікетидсинтезаза I типу. Серед ідентифікованих продуктів можна виділити бацилізин, бацилібактин, субтилін, фенгіцин, ліхенізин та цвіттерміцин А. Причому високий показник подібності було отримано при ідентифікації кластерів ліхенізин (BGC0000381), бацилізин (BGC0001184) та бацилібактин (BGC0002695). Інші ідентифіковані кластери мають показник подібності з кластерами генів асоційованих з біосинтезом вторинних метаболітів на рівні від 60% та менше. Узагальнені результати аналізу організації визначених кластерів генів асоційованих з біосинтезом наведено на рисунку 8 та таблиці 4.

Результати пошуку кластерів біосинтетичних генів в геномі штаму *Bacillus pumilus* ONU 554 з використанням серверу PRISM співпали з попередніми [1] частково (табл. 5). По-перше сервер PRISM ідентифікував лише 7 кластерів біосинтетичних генів, по-друге принциповою відмінністю є ідентифікація кластеру ComX.

ComX – це пептид, що бере участь в регуляції компетентності бактерій і продукції поверхнево-активної речовини в *Bacillus subtilis*. Також відомо, що пептид, що кодується цим кластером бере участь в регуляції системи кворум сенсинг.



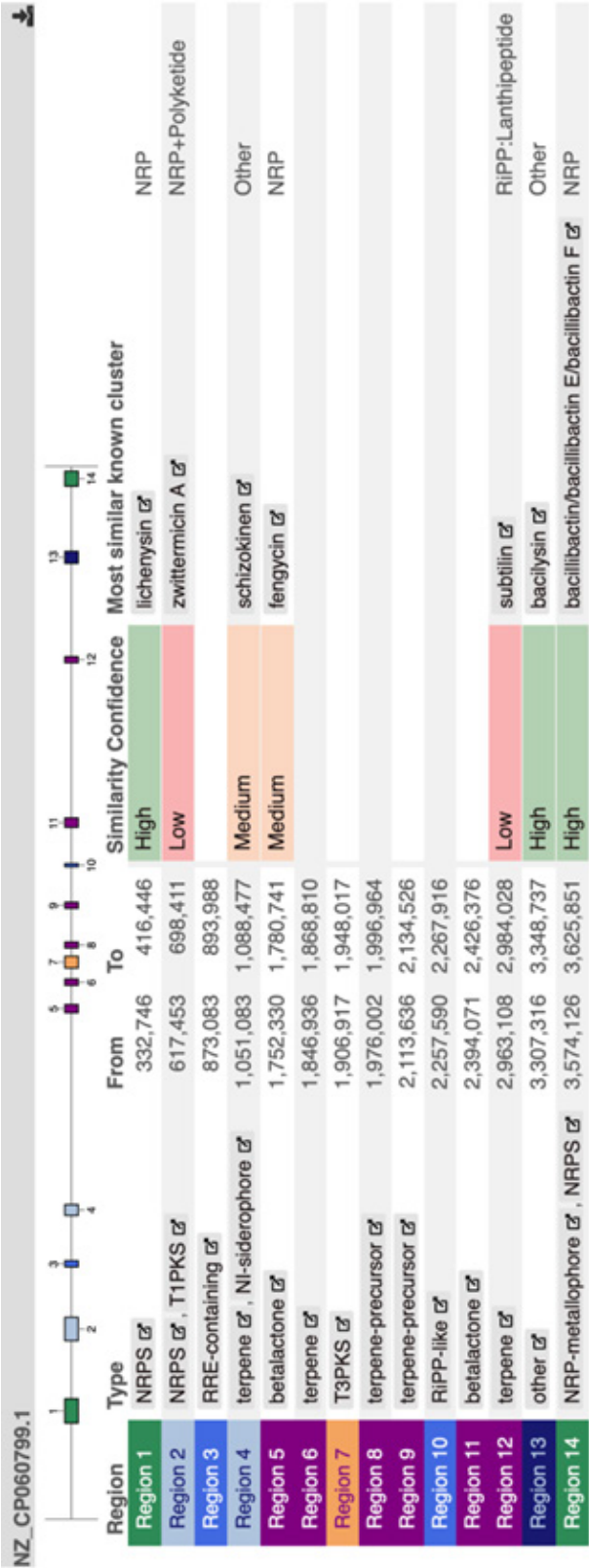


Рис. 8. Кластери генів *Bacillus pumilus* ONU 554, знайдені за допомогою сервера antiSMASH

Fig. 8. Gene clusters of *Bacillus pumilus* ONU 554 found using the antiSMASH server

Таблиця 4

Кластери генів, ідентифіковані в геномі *Bacillus pumilus* ONU 554, за допомогою сервера antiSMASH

Table 4

Gene clusters identified in the genome of *Bacillus pumilus* ONU 554 using the antiSMASH server

Region	Тип кластеру	Розмір кластеру (п.н.)	Найбільш відомий подібний кластер	Тип продукту, що синтезується	Ступінь подібності (%)	Кластер зустрічається у:
1	NRPS	83,701	Ліхенізін (BGC0000381)	Нерибосомна пептидсингетаз	85	<i>Bacillus licheniformis</i> DSM 13 = ATCC 14580
2	NRPS, T1PKS	80,959	Цвіттерміцин А (BGC0001059)	Нерибосомна пептидсингетаз, полікетидсингетаз I типу	18	<i>Bacillus cereus</i>
3	RRE- element containing cluster	20,906	не визначено	не визначено	–	–
4	terpene, NI- siderophore	37,395	Шизокінен (BGC0002683)	Ферменти біосинтезу терпеноїдів та сидерофорів	60	<i>Nostoc sp.</i> PCC 7120
5	betalactone	28,412	Фенгіцин (BGC0001095)	Нерибосомна пептидсингетаз	53	<i>Bacillus velezensis</i> FZB42
6	terpene	21,875	не визначено	не визначено	–	–
7	T3PKS	41,101	не визначено	не визначено	–	–
8	terpene-precursor	20,963	не визначено	не визначено	–	–
9	terpene-precursor	20,891	не визначено	не визначено	–	–
10	RiPP- like	10,327	не визначено	не визначено	–	–
11	betalactone	32,306	не визначено	не визначено	–	–
12	terpene	20,921	Субілін (BGC0000559)	RiPP: лантипептид	23	<i>Bacillus subtilis subsp. spizizenii</i> ATCC 6633
13	інші	41,422	Бацілізін (BGC0001184)	інші	85	<i>Bacillus velezensis</i> FZB42
14	NRP- metallophore, NRPS	51,726	Бацілібактин (BGC0002695)	Нерибосомна пептидсингетаз	80	<i>Bacillus sp.</i> WMMC1349



Таблиця 5

Кластери генів, ідентифіковані в геномі *Bacillus pumilus* ONU 554,
за допомогою програми PRISM

Table 5

Gene clusters identified in the genome of *Bacillus pumilus* ONU 554 using
the PRISM program

Регіон	Тип кластеру	Тип продукту, що синтезується	Найбільш відомий подібний кластер
1	NRPS	Нерибосомна пептидсинтетаза	Ліхенізин (BGC0000381)
2	NRPS, T1PKS	Полікетид, нерибосомальний пептид	Цвіттерміцин А (BGC0001059)
3	NI– siderophore	Ферменти біосинтезу терпеноїдів та сидерофорів	Шизокінен (BGC0002683)
4	Bacteriocin	Бактеріоцин	Субтилін (BGC0000559)
5	ComX	не визначено	не визначено
6	інші	інші	Бацілізин (BGC0001184)
7	NRPS	Нерибосомна пептидсинтетаза	Бацілібактин (BGC0002695)

Слід відмітити, що при аналізі геному програмою antiSMASH, був ідентифікований регіон (2257590 – 2267916), що кодує бактеріоцин (рис. 9). При аналізі результатів за базою MiBIG ця послідовність є подібною до кластера, що кодує ентероцин AS–48, але цей кластер не був ідентифікований (табл. 4) у зв'язку з низьким показником ідентичності. За результатами аналізу через сервер Bagel4 знайдено кластер, що кодує пуміларин (2,252,591 – 2,272,912), та є аналогом ентероцину AS–48.

Тому, скоріш за все, цей кластер можна ідентифікувати як кластер бактеріоцину, що кодує пуміларин. Два інші кластери генів, ідентифіковані сервером Bagel4 (табл. 3) іншими програмами не були повторно ідентифіковані.

Таким чином, аналіз геному *Bacillus pumilus* ONU 554 показав деякі відмінності порівняно з попередніми результатами [1], а саме: визначено 8 CrG-острівців, наявність детермінант резистентності не тільки до хлорамфеніколацетилтрансферазам (*cat-86*), але й до глікопептидів, фосфоміцину, бензалконію хлориду та етидію броміду та сполук четвертинного амонію; наявність однієї послідовності CRISPR, підтверджено наявність одної ділянки з фаговою вставкою, збільшено кількість ідентифікованих кластерів генів асоційованих з біосинтезом вторинних метаболітів.

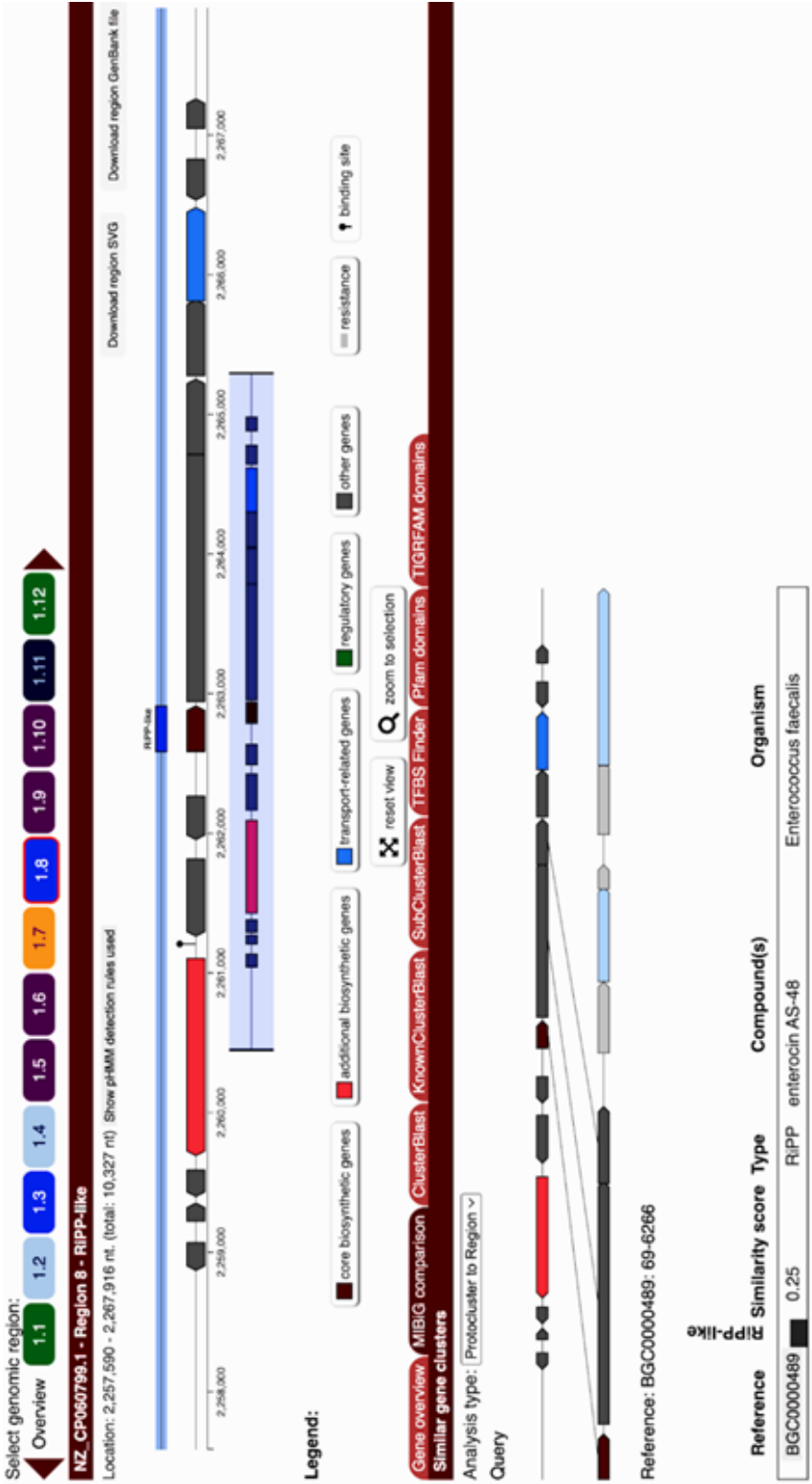


Рис. 9. Кластер генів, ідентифікованих за допомогою програми antiSMASH, який ймовірно кодує біосинтез бактеріоцину пуміліну
Fig. 9. Gene cluster identified using the antiSMASH program, which likely encodes the biosynthesis of the bacteriocin pumilin



Проведений аналіз покращує розуміння властивостей штаму, що проявляється через фенотипові ознаки та полегшує молекулярно-генетичний аналіз штаму *Bacillus pumilus* ONU 554, який може бути потенційним продуцентом нових сполук з вираженою біологічною активністю.

N. Yu. Vasylieva, M. O. Kishynska, M. D. Shtenikov

Odesa I. I. Mechnikov National University,
2 Vsevoloda Zmiienka St, Odesa, 65082, Ukraine,
e-mail: tatkamic@onu.edu.ua

ANALYSIS OF BIOSYNTHETIC GENE CLUSTERS OF *BACILLUS PUMILUS* ONU 554 *IN SILICO*

Summary

The aim of the work was an in-depth analysis of gene clusters associated with the biosynthesis of secondary metabolites (BGC) of *Bacillus pumilus* ONU 554 based on bioinformatics approach. **Methods.** Identification of species was performed with tools of TYGS server; Comprehensive Genome Analysis (CGA) Service and KmerFinder-3.2 servers; KBase was used to calculate ANI. Antibiotic resistance genes were searched through the CARD server. Analysis of the presence of gene clusters associated with the biosynthesis of secondary metabolites, bacteriocin, using antiSMASH, PRISM and Bagel4 respectively. **The results.** It was shown that according to the results of identification, phylogenetic analysis and DNA-DNA hybridization (DDH) performed in silico the *Bacillus pumilus* ONU 554 strain belongs to the *B. pumilus* group. Sequences identified as possible phages, CpG islands and CRISPR regions were found in the genome of our strain. 15 biosynthetic gene clusters (BGC) were identified using antiSMASH, PRISM and Bagel4 servers. The presence of three bacteriocin gene clusters in the genome of *Bacillus pumilus* ONU 554, nonribosomal peptide synthetases and combined clusters of nonribosomal peptide synthetase/polyketide synthetase type I were shown. **Conclusions.** The affiliation of *Bacillus pumilus* ONU 554 to the *B. pumilus* group was confirmed. Using updated genome analysis algorithms, a larger number of biosynthetic gene clusters (BGC) were identified. Among the clusters identified with a high degree of similarity were lichenisin (BGC0000381), bacillisin (BGC0001184), bacillibactin (BGC0002695). The fengycin (BGC0001095) and schizokinins (BGC0002683) clusters had a degree of similarity ranging from 53.0 to 60.0 %. Updated results on the detection of CpG-islands, CRISPR regions, and antibiotic resistance genes. The obtained results indicate that the *Bacillus pumilus* ONU 554 strain is promising for use in the field of "Blue Biotechnology" for the development of new drugs with antimicrobial and antifungal activity.

Key words: *Bacillus pumilus*, biosynthetic gene clusters (BGC), bioinformatic analysis.



СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Іваниця В.О., Штеніков М.Д., Остапчук А.М., Васильєва Н.Ю., Калиновський Й. Сіквенс геному *Bacillus pumilus* опу 554, ізольованого з глибоководних донних відкладень Чорного моря //Мікробіологія і біотехнологія. – 2020. – № 3. – С. 46–57.
DOI: [http://dx.doi.org/10.18524/2307-4663.2020.3\(50\).219362](http://dx.doi.org/10.18524/2307-4663.2020.3(50).219362)
2. Agrawal P., Amir S., Barua D., Mohanty D. RiPPMiner-Genome: A Web Resource for Automated Prediction of Crosslinked Chemical Structures of RiPPs by Genome Mining // J Mol Biol. – 2021. – V. 433(11). – Article: 166887. doi: 10.1016/j.jmb.2021.166887.
3. Alcock B., Huynh W., Chalil R., Smith K.W., Raphenya A.R., Wlodarski M.A., Edalatmand A., Petkau A., Syed S.A., Tsang K.K., Baker S.J.C., Dave M., McCarthy M.C., Mukiri K.M., Nasir J.A., Golbon B., Imtiaz H., Jiang X., Kaur K., Kwong M., Liang Z.C., Niu K.C., Shan P., Yang J.Y.J., Gray K.L., Hoad G.R., Jia B., Bhando T., Carfrae L.A., Farha M.A., French S., Gordzevich R., Rachwalski K., Tu M.M., Bordeleau E., Dooley D., Griffiths E., Zubyk H.L., Brown E.D., Maguire F., Beiko R.G., Hsiao W.W.L., Brinkman F., Domselaar G.V., McArthur A.G. CARD 2023: expanded curation, support for machine learning, and resistome prediction at the Comprehensive Antibiotic Resistance Database // Nucleic Acids Research. – 2023. – V. 51. – D690–D699. DOI: 10.1093/nar/gkac920.
4. Arndt D., Grant J.R., Marcu A., Sajed T., Pon A., Liang Y., Wishart D.S. PHASTER: a better, faster version of the PHAST phage search tool// Nucleic Acids Res. – 2016. – V. 44(1). – P. 16–21. DOI: 10.1093/nar/gkw387
5. Bach E., Rangel C.P., Ribeiro I.D.A., Passaglia L.M.P. Pangenome analyses of *Bacillus pumilus*, *Bacillus safensis*, and *Priestia megaterium* exploring the plant-associated features of bacilli strains isolated from canola. //Mol Genet Genomics. – 2022. – V. 297(4). – P. 1063–1079.
DOI: 10.1007/s00438-022-01907-0.
6. Blin K., Shaw S., Augustijn H.E., Reitz Z.L., Biermann F., Alanjary M., Fetter A., Terlouw B.R., Metcalf W.W., Helfrich E.J.N., van Wezel G.P., Medema M.H., Webber T. antiSMASH 7.0: new and improved predictions for detection, regulation, chemical structures and visualization // Nucleic Acids Research. – 2023. – V. 5(51). –P. W46–W50. DOI: 10.1093/nar/gkad344
7. Boyd D.A., Du T., Hizon R., Kaplen B., Murphy T., Tyler S., Brown S., Jamieson F., Weiss K., Mulvey MR. VanG-type vancomycin-resistant *Enterococcus faecalis* strains isolated in Canada // Antimicrob Agents Chemother. – 2006. – V. 50(6). – P. 2217–2221. doi: 10.1128/AAC.01541-05.
8. Carattoli A., Zankari E., Garcia-Fernandez A., Voldby Larsen M., Lund O., Villa L., Aarestrup F., Hasman H. In silico detection and typing of plasmids using PlasmidFinder and plasmid multilocus sequence typing. // Antimicrob. Agents Chemother. – 2014. – V. 58. – P. 3895–3903.
DOI: 10.1128/AAC.02412-13.
9. Cosentino S., Voldby L.M., Møller A.F., Lund O. PathogenFinder-distinguishing friend from foe using bacterial whole genome sequence data // PLoS One. – 2013. – V. 8(10). – Article: e77302.
doi: 10.1371/journal.pone.0077302..



10. Davis J.J., Gerdes S., Olsen G.J., Olson R., Pusch G.D., Shukla M., Vonstein V., Wattam A.R., Yoo H. PATtyFams: Protein Families for the Microbial Genomes in the PATRIC Database // *Front Microbiol.* – 2016. – V. 7. – Article:118. doi: 10.3389/fmicb.2016.00118.
11. Edgar R.C. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput // *Nucleic Acids Res.* – 2004. – V. 32(5). – P. 1792–1797. doi: 10.1093/nar/gkh340.
12. Grant J.R., Enns E., Marinier E., Mandal A., Herman E.K., Chen C., Graham M., Van Domselaar G., Stothard P. Proksee: in-depth characterization and visualization of bacterial genomes // *Nucleic Acids Research.* – 2023. – V. 51(W1). – P. W484–W492. DOI: 10.1093/nar/gkad326.
13. Harwood C.R., Williams D.M., Lovett P.S. Nucleotide sequence of a *Bacillus pumilus* gene specifying chloramphenicol acetyltransferase // *Gene.* – 1983. – V. 24(2-3). – P. 163–169. doi: 10.1016/0378-1119(83)90076-8.
14. Hasman H., Saputra D., Sicheritz-Ponten T., Lund O., Svendsen C.A., Frimodt-Møller N., Aarestrup F.M. Rapid whole-genome sequencing for detection and characterization of microorganisms directly from clinical samples // *J Clin Microbiol.* – 2014. – V. 52(1). – P. 139–146. doi: 10.1128/JCM.02452-13.
15. Heir E., Sundheim G., Holck A.L. The qacG gene on plasmid pST94 confers resistance to quaternary ammonium compounds in staphylococci isolated from the food industry // *J Appl Microbiol.* – 1999. – V. 86(3). – P. 378–388. doi: 10.1046/j.1365-2672.1999.00672.x.
16. Holland B.R., Huber K.T., Dress A., Moulton V. Delta plots: A tool for analyzing phylogenetic distance data // *Mol. Biol. Evol.* – 2002. – V. 19. – P. 2051–2059. DOI: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a004030
17. Iqbal S., Vollmers J., Janjua H.A. Genome Mining and Comparative Genome Analysis Revealed Niche-Specific Genome Expansion in Antibacterial *Bacillus pumilus* Strain SF-4 // *Genes (Basel).* – 2021. – V. 12(7). – Article:1060. doi: 10.3390/genes12071060.
18. Koonin E.V., Makarova K.S., Zhang F. Diversity, classification and evolution of CRISPR-Cas systems // *Curr Opin Microbiol.* – 2017. – V. 37. – P. 67–78. doi: 10.1016/j.mib.2017.05.008.
19. Langille M.G., Hsiao W.W., Brinkman F.S. Detecting genomic islands using bioinformatics approaches // *Nat Rev Microbiol.* – 2010. – V. 8(5). – P. 373–382. doi: 10.1038/nrmicro2350.
20. Lee I., Kim Y.O., Park S.C., Chun J. OrthoANI: an improved algorithm and software for calculating average nucleotide identity // *Int J Syst Evol Microbiol.* – 2016. – V. 66. – P. 1100–1103 DOI: 10.1099/ijsem.0.000760
21. Medema M.H., Blin K., Cimermancic P., De Jager V., Zakrzewski P., Fischbach M.A., Weber T., Takano E., Breitling R. antiSMASH: Rapid identification, annotation and analysis of secondary metabolite biosynthesis gene clusters in bacterial and fungal genome sequences // *Nucleic Acids Res.* – 2011. – V. 39. – P. 339–346 DOI: 10.1093/nar/gkr466
22. Meier–Kolthoff J.P., Auch A.F., Klenk H.–P., Göker M. Genome sequence–based species delimitation with confidence intervals and improved



- distance functions // BMC Bioinformatics. – 2013. – V. 14. – Article:60. DOI: 10.1186/1471-2105-14-60.
23. Meier-Kolthoff J.P., Sardà Carbasse J., Peinado-Olarte R.L., Göker M. TYGS and LPSN: a database tandem for fast and reliable genome-based classification and nomenclature of prokaryotes // Nucleic Acid Res. – 2022. – V. 50. – P. D801–D807. DOI: 10.1093/nar/gkab902.
24. Meier-Kolthoff J.P., Göker M. TYGS is an automated high-throughput platform for state-of-the-art genome-based taxonomy // Nat Commun. – 2019. – V. 10(1). – P. 1-10. DOI: 10.1038/s41467-019-10210-3
25. Ondov B.D., Treangen T.J., Melsted P., Mallonee A.B., Bergman N.H., Koren S, Phillippy A.M. Mash: fast genome and metagenome distance estimation using MinHash // Genome Biol. – 2016. – 17(1). – Article:132. doi: 10.1186/s13059-016-0997-x
26. Qureshi K.A., Seroor M., Al-Masabi A., Saykhan M.A., Mutairi Y.A., Elhassan G.O., Khan R.A. Bio-characterizations of some marine bacterial strains isolated from mangrove sediment samples of four major cities of Saudi Arabia // J. Environ. Biol. – 2020. – V. 41. – P. 1003–1012 DOI: 10.22438/jeb/41/5/MRN-1317
27. Shtenikov M.D., Ostapchuk A.M., Ivanytsia V.O. Antagonistic activity of endosporeforming bacteria of deep water the Black sea sediments // Мікробіологія і біотехнологія. – 2018. – № 3. – С. 82–89 DOI: [http://dx.doi.org/10.18524/2307-4663.2018.3\(43\).142582](http://dx.doi.org/10.18524/2307-4663.2018.3(43).142582)
28. Skinnider M.A., Dejong C.A., Rees P.N., Johnston C.W., Li H., Webster A.L.H., Wyatt M.A., Magarvey N.A. Genomes to natural products: PRediction Informatics for Secondary Metabolomes (PRISM) // Nucleic Acids Research. – 2015. – V. 43(20). – P. 9645–9662. DOI: 10.1093/nar/gkv1012.
29. Stamatakis A. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies // Bioinformatics. – 2014. – V. 30(9). – P. 1312–1313. doi: 10.1093/bioinformatics/btu033.
30. Thompson M.K., Keithly M.E., Harp J., Cook P.D., Jagessar K.L., Sulikowski G.A., Armstrong R.N. Structural and chemical aspects of resistance to the antibiotic fosfomycin conferred by FosB from *Bacillus cereus* // Biochemistry. – 2013. – V. 52(41). – P. 7350–62. doi: 10.1021/bi4009648.
31. van Heel A. J., Jong A., Song C., Viel J.H., Kok J., Kuipers O.P., BAGEL4: a user-friendly web server to thoroughly mine RiPPs and bacteriocins // Nucleic Acids Research. – 2018. – V. 46(W1). – P. 278–281. DOI: 10.1093/nar/gky383
32. Wattam A.R., Brettin T., Davis J.J., Gerdes S., Kenyon R., Machi D. Assembly, Annotation, and Comparative Genomics in PATRIC, the All Bacterial Bioinformatics Resource Center // Comparative Genomics. Methods Mol Biol. 2018. – P. 79–101.
33. Ziganshina E.E., Mohammed W.S., Shagimardanova E.I., Shigapova L.H., Ziganshin A.M. Draft genome sequence of *Bacillus pumilus* strain EZ-C07 isolated from digested agricultural wastes // BMC Res Notes. – 2018. V. 11(1). – Article:606. doi: 10.1186/s13104-018-3710-1



REFERENCES

1. Ivanytsia VO, Shtenikov MD, Ostapchuk AM, Vasylieva NYu, Kalynovsky Y. Sequencing of the genome *Bacillus pumilus* ONU 554 isolated from deep water sediments of Black Sea. *Microbiology and Biotechnology*. 2020;3:46–57. [https://doi.org/10.18524/2307-4663.2020.3\(50\).219362](https://doi.org/10.18524/2307-4663.2020.3(50).219362)
2. Agrawal P, Amir S, Deepak, Barua D, Mohanty D. RiPPMiner-Genome: A Web Resource for Automated Prediction of Crosslinked Chemical Structures of RiPPs by Genome Mining. *J Mol Biol*. 2021;433(11):166887. <https://doi.org/10.1016/j.jmb.2021.166887>.
3. Alcock B, Huynh W, Chalil R, Smith KW, Raphenya AR, Wlodarski MA, Edalatmand A, Petkau A, Syed SA, Tsang KK, Baker SJC, Dave M, McCarthy MC, Mukiri KM, Nasir JA, Golbon B, Imtiaz H, Jiang X, Kaur K, Kwong M, Liang ZC, Niu KC, Shan P, Yang JYJ, Gray KL, Hoad GR, Jia B, Bhando T, Carfrae LA, Farha MA, French S, Gordzevich R, Rachwalski K, Tu MM, Bordeleau E, Dooley D, Griffiths E, Zubyk HL, Brown ED, Maguire F, Beiko RG, Hsiao WWL, Brinkman F, Domselaar GV, McArthur AG. CARD 2023: expanded curation, support for machine learning, and resistome prediction at the Comprehensive Antibiotic Resistance Database. *Nucleic Acids Research*. 2023;51:D690–D699. <https://doi.org/10.1093/nar/gkac920>.
4. Arndt D, Grant JR, Marcu A, Sajed T, Pon A, Liang Y, Wishart DS. PHASTER: a better, faster version of the PHAST phage search tool. *Nucleic Acids Res*. 2016;44(1):16–21. <https://doi.org/10.1093/nar/gkw387>
5. Bach E, Rangel CP, Ribeiro IDA, Passaglia LMP. Pangenome analyses of *Bacillus pumilus*, *Bacillus safensis*, and *Priestia megaterium* exploring the plant– associated features of bacilli strains isolated from canola. *Mol Genet Genomics*. 2022;297(4):1063–1079. <https://doi.org/10.1007/s00438-022-01907-0>
6. Blin K, Shaw S, Augustijn HE., Reitz ZL, Biermann F, Alanjary M, Fetter A, Terlouw BR, Metcalf WW, Helfrich EJN, van Wezel GP, Medema MH, Webber T. antiSMASH 7.0: new and improved predictions for detection, regulation, chemical structures and visualization. *Nucleic Acids Research*. 2023;51(1):W46–W50. <https://doi.org/10.1093/nar/gkad344>
7. Boyd DA, Du T, Hizon R, Kaplen B, Murphy T, Tyler S, Brown S, Jamieson F, Weiss K, Mulvey MR. VanG-type vancomycin-resistant *Enterococcus faecalis* strains isolated in Canada. *Antimicrob Agents Chemother*. 2006; 50(6):2217–2221. <https://doi.org/10.1128/AAC.01541-05>
8. Carattoli A., Zankari E., Garcia– Fernandez A., Voldby Larsen M., Lund O., Villa L., Aarestrup F., Hasman H. In silico detection and typing of plasmids using PlasmidFinder and plasmid multilocus sequence typing. *Antimicrob. Agents Chemother*. 2014;58:3895–3903. <https://doi.org/10.1128/AAC.02412-13>
9. Cosentino S, Voldby Larsen M, Møller Aarestrup F, Lund O. PathogenFinder–distinguishing friend from foe using bacterial whole genome sequence data. *PLoS One*. 2013;8(10):e77302. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077302>



10. Davis JJ, Gerdes S, Olsen GJ, Olson R, Pusch GD, Shukla M, Vonstein V, Wattam AR, Yoo H. PATtyFams: Protein Families for the Microbial Genomes in the PATRIC Database. *Front Microbiol.* 2016;7:118. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00118>
11. Edgar RC. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Res.* 2004;32(5):1792–1797. <https://doi.org/10.1093/nar/gkh340>
12. Grant JR, Enns E, Marinier E, Mandal A, Herman EK, Chen C, Graham M, Van Domselaar G, Stothard P. Proksee: in–depth characterization and visualization of bacterial genomes. *Nucleic Acids Research.* 2023;51(W1):W484–W492. <https://doi.org/10.1093/nar/gkad326>
13. Harwood CR, Williams DM, Lovett PS. Nucleotide sequence of a *Bacillus pumilus* gene specifying chloramphenicol acetyltransferase. *Gene.* 1983;24(2–3):163–169. [https://doi.org/10.1016/0378-1119\(83\)90076-8](https://doi.org/10.1016/0378-1119(83)90076-8)
14. Hasman H, Saputra D, Sicheritz-Ponten T, Lund O, Svendsen CA, Frimodt-Møller N, Aarestrup FM. Rapid whole-genome sequencing for detection and characterization of microorganisms directly from clinical samples. *J Clin Microbiol.* 2014;52(1):139–146. <https://doi.org/10.1128/JCM.02452-13>
15. Heir E, Sundheim G, Holck AL. The qacG gene on plasmid pST94 confers resistance to quaternary ammonium compounds in staphylococci isolated from the food industry. *J Appl Microbiol.* 1999;86(3):378–388. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2672.1999.00672.x>
16. Holland BR, Huber KT, Dress A, Moulton V. Delta plots: A tool for analyzing phylogenetic distance data. *Mol. Biol. Evol.* 2002;19:2051–2059. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a004030>
17. Iqbal S, Vollmers J, Janjua HA. Genome Mining and Comparative Genome Analysis Revealed Niche-Specific Genome Expansion in Antibacterial *Bacillus pumilus* Strain SF-4. *Genes (Basel).* 2021;12(7):1060. <https://doi.org/10.3390/genes12071060>
18. Koonin EV, Makarova KS, Zhang F. Diversity, classification and evolution of CRISPR-Cas systems. *Curr Opin Microbiol.* 2017;37:67–78. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2017.05.008>
19. Langille MG, Hsiao WW, Brinkman FS. Detecting genomic islands using bioinformatics approaches. *Nat Rev Microbiol.* 2010;8(5):373–382. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2350>
20. Lee I, Kim YO, Park SC, Chun J. OrthoANI: an improved algorithm and software for calculating average nucleotide identity. *Int J Syst Evol Microbiol.* 2016;66:1100–1103. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.000760>
21. Medema MH, Blin K, Cimermancic P, De Jager V, Zakrzewski P, Fischbach MA, Weber T, Takano E, Breitling R. antiSMASH: Rapid identification, annotation and analysis of secondary metabolite biosynthesis gene clusters in bacterial and fungal genome sequences. *Nucleic Acids Res.* 2011;39:339–346. <https://doi.org/10.1093/nar/gkr466>
22. Meier-Kolthoff JP, Auch AF, Klenk H-P, Göker M. Genome sequence-based species delimitation with confidence intervals and improved distance functions. *BMC Bioinformatics.* 2013;14:A.60. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-14-60>



23. Meier-Kolthoff JP, Sardà Carbasse J, Peinado-Olarte RL, Göker M. TYGS and LPSN: a database tandem for fast and reliable genome– based classification and nomenclature of prokaryotes. *Nucleic Acid Res.* 2022;50:D801–D807. <https://doi.org/10.1093/nar/gkab902>
24. Meier-Kolthoff JP, Göker M. TYGS is an automated high-throughput platform for state-of-the-art genome-based taxonomy. *Nat Commun.* 2019;10(1):1–10. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-10210-3>
25. Ondov BD, Treangen TJ, Melsted P, Mallonee AB, Bergman NH, Koren S, Phillippy AM. Mash: fast genome and metagenome distance estimation using MinHash. *Genome Biol.* 2016;17(1):132. <https://doi.org/10.1186/s13059-016-0997-x>
26. Qureshi KA, Seroor M, Al-Masabi A, Saykhan MA, Mutairi YA, Elhassan GO, Khan RA. Bio-characterizations of some marine bacterial strains isolated from mangrove sediment samples of four major cities of Saudi Arabia J. *Environ. Biol.* 2020;41:1003–1012. <https://doi.org/10.22438/jeb/41/5/MRN-1317>
27. Shtenikov MD, Ostapchuk AM, Ivanytsia VO. Antagonistic activity of endosporeforming bacteria of deep water the Black sea sediments *Мікробіологія і біотехнологія.* 2018;3:82–89. [https://doi.org/10.18524/2307-4663.2018.3\(43\).142582](https://doi.org/10.18524/2307-4663.2018.3(43).142582)
28. Skinnider MA, Dejong CA, Rees PN, Johnston CW, Li H, Webster ALH, Wyatt MA, Magarvey NA. Genomes to natural products: PRediction Informatics for Secondary Metabolomes (PRISM). *Nucleic Acids Research.* 2015;43(20):9645–9662. <https://doi.org/10.1093/nar/gkv1012>
29. Stamatakis A. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics.* 2014;30(9):1312–1313. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu033>
30. Thompson MK, Keithly ME, Harp J, Cook PD, Jagessar KL, Sulikowski GA, Armstrong RN. Structural and chemical aspects of resistance to the antibiotic fosfomycin conferred by FosB from *Bacillus cereus*. *Biochemistry.* 2013;52(41):7350–7362. <https://doi.org/10.1021/bi4009648>
31. van Heel AJ, Jong Ade, Song C, Viel JH, Kok J, Kuipers O P, BAGEL4: a user-friendly web server to thoroughly mine RiPPs and bacteriocins. *Nucleic Acids Research.* 2018;46(W1):278–281. <https://doi.org/10.1093/nar/gky383>
32. Wattam AR, Brettin T, Davis JJ, Gerdes S, Kenyon R, Machi D. Assembly, Annotation, and Comparative Genomics in PATRIC, the All Bacterial Bioinformatics Resource Center. *Comparative Genomics. Methods Mol Biol.* 2018:79–101.
33. Ziganshina EE, Mohammed WS, Shagimardanova EI, Shigapova LH, Ziganshin AM. Draft genome sequence of *Bacillus pumilus* strain EZ-C07 isolated from digested agricultural wastes. *BMC Res Notes.* 2018;11(1):606. <https://doi.org/10.1186/s13104-018-3710-1>

Стаття надійшла до редакції 14.04.2025 р.



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).

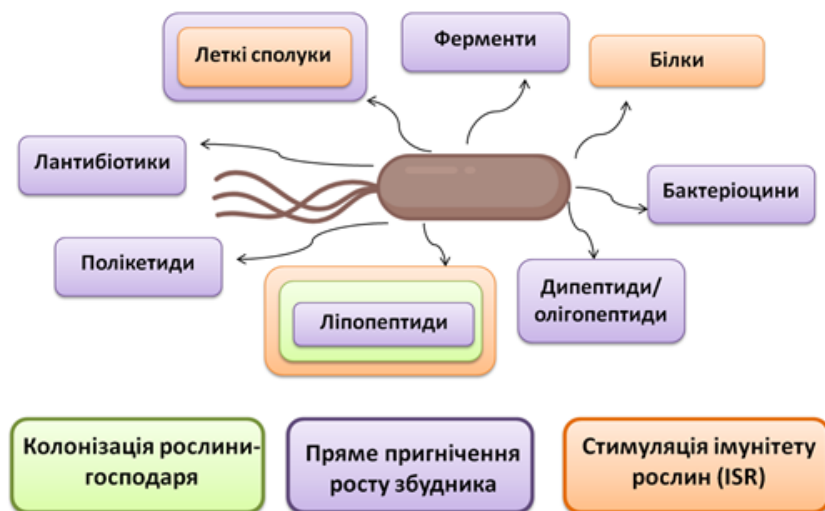


Рис.1. Вплив різних біологічно активних вторинних метаболітів на три основні механізми захисту рослин шляхом: колонізації та конкуренції за екологічну нішу/субстрат (позначено зеленим кольором); прямого пригнічення росту патогена (фіолетовий колір); стимуляції ISR (помаранчевий колір) [44]

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).

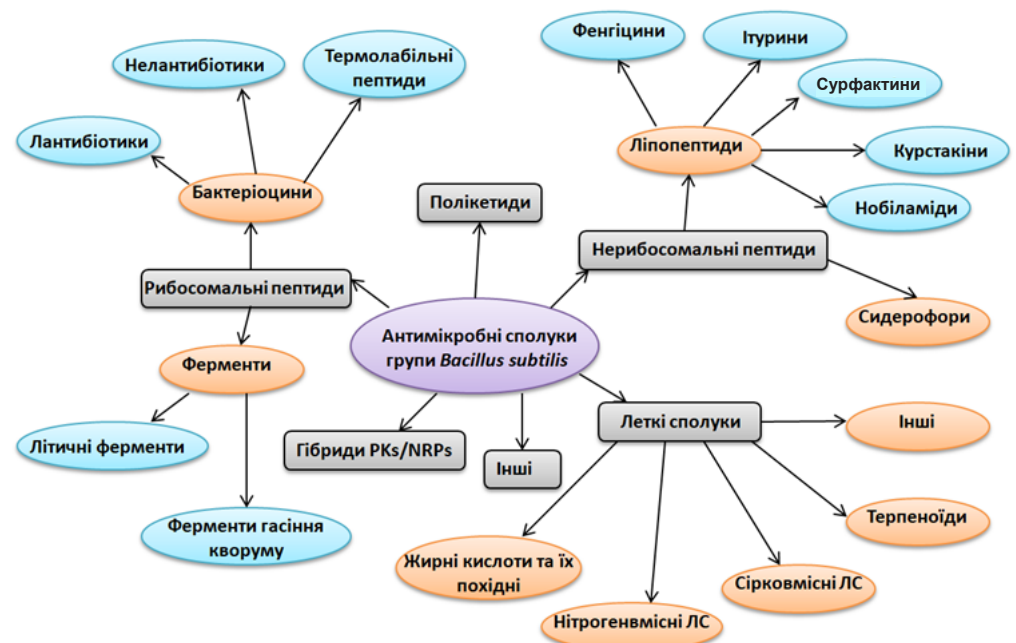


Рис. 2. Класи антимікробних молекул з групи *B. subtilis*
(джерело: [9], доповнено авторами)

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, проявлять 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 фумонізу, 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 -глюканази, хітинази, протеази, ксиланази тощо. Продукування 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.

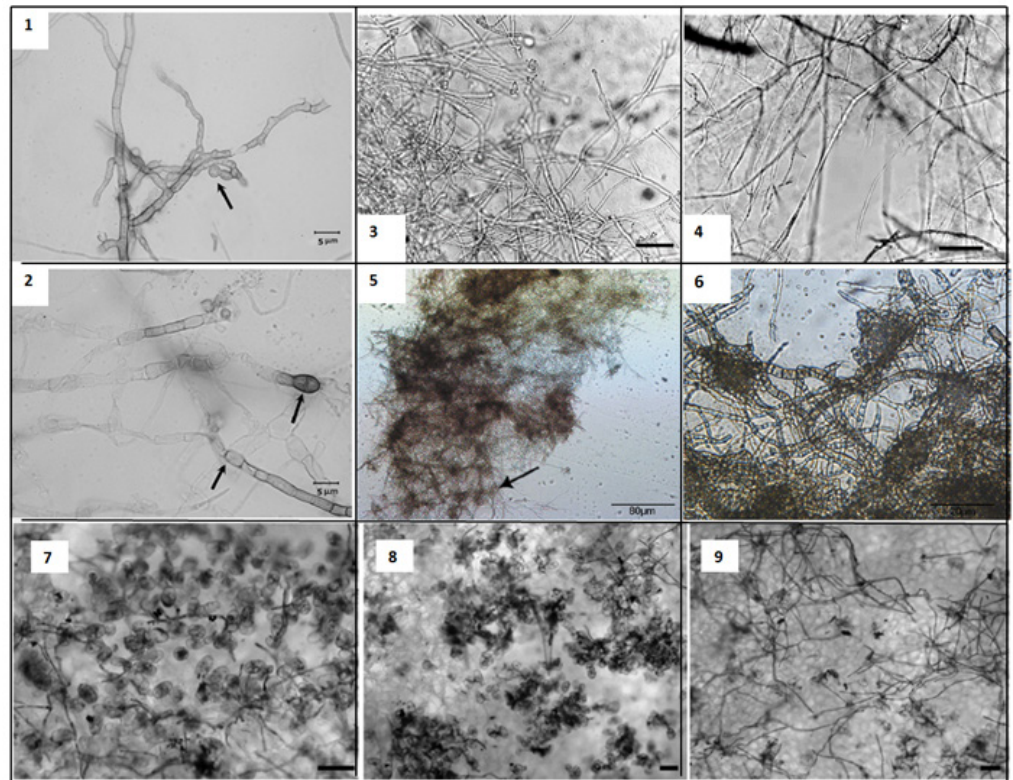


Рис. 3. Вплив бактерій роду *Bacillus* та їх метаболітів на зміну морфології фітопатогенних грибів (стрілки вказують на здуття, деформування гіф):
1 – *Curvularia lunata*; 2 – *Helminthosporium oryzae* [74]; 3, 4 – *Fusarium oxysporum* [68];
5, 6 – *Macrophomina phaseolina* [21]; 7–9 – *Podosphaera fusca* [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 -глюканази, 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 прокариот 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. елісаторів захисту рослин, які є білковими сполуками, викликає ISR у *Nicotiana tabacum* L. проти *P. syringae* [79]. У *B. amyloliquefaciens* NC6 виявлено білкову елісаторну сполуку, яка спричиняла 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 ліпопетиди, синтезовані бацилами, також є важливими елісаторами 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 ексудати 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., Borriess 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. 430–40. <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. – 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. Rui 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, Iqbal 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.



M. D. Shtenikov, D. O. Marchenko, V. V. Subota

Odesa I. I. Mechnikov National University,
2, Vsevoloda Zmiiienka St, Odesa, 65082, Ukraine,
e-mail: shtenikovn@onu.edu.ua

***BREVIBACILLUS REUSZERI* AS A POTENTIAL RESOURCE FOR SUSTAINABLE AGRICULTURE**

*The species *Brevibacillus reuszeri* was separated into a specific taxonomic unit 30 years ago, during which it has been studied. The aim of the study was to collect and analyze the available scientific information on the species *Brevibacillus reuszeri*. A search was conducted in scientific literature databases using the queries "*Brevibacillus reuszeri*" and "*B. reuszeri*". Only studies that identified *B. reuszeri* using MALDI-TOF, phylogenetic or phylogenomic methods were included in the review. *Brevibacillus reuszeri* is characterized by the ability to produce chitinases with antifungal activity, bacteriocin and the ability to counteract environmental pollution by heavy metals and the ability to hydrolyze polyurethane. Paradoxically, this species is also a plant growth-promoting rhizobacterium with an unusual activity, the ability to promote mycorrhiza formation. Further research should test the possibility of developing biological products based on cultures of this species for bioremediation and plant growth promotion. Another promising area is the search for new antimicrobial compounds based on products of unidentified biosynthetic clusters of *Brevibacillus reuszeri* strains.*

*Key words: *Brevibacillus*, Plant-growth-promoting rhizobacteria, Mycorrhiza-helping bacteria, antifungal activity, bacteriocin.*

Introduction

The species of the genus *Brevibacillus* are studied extremely unevenly [22]. The aim of the study was to collect and analyze the available scientific information on the species *Brevibacillus reuszeri*. As the topic for this review was chosen *Brevibacillus reuszeri* because of the presence of determinants of antimicrobial ribosomal peptide biosynthesis in its published genome, which coincides with the current scientific interests of the authors of this work. As of 2025, enough data have been collected to talk about the ecophysiological individuality of this species.

The species *Bacillus reuszeri* was described in 1995 as a result of a polyphasic taxonomic analysis of a series of strains previously classified as *B. brevis* [29]. It was named in honor of the American microbiologist Herbert W. Reuszer from Purdue University, who isolated the strain that became the type of this species. Unfortunately, there is little biographical information on this specialist, except for his special works.

Over the next 25 years, with the development of molecular genetic methods of systematics, species of the genus *Bacillus* were divided into dozens of new genera.



Brevibacillus was one of the first to be isolated [30] as a result of comparison of 16S rRNA nucleotide sequences of the bacterial group in the *Bacillus brevis* cluster. Additionally, the similarity of the *Bacillus brevis* group was proven by the detection of serologically related S-layer proteins. In addition, segments of the 16S rRNA nucleotide sequence were found to be group-specific for all members of the genus *Brevibacillus*. *Bacillus reuszeri* was reclassified as *Brevibacillus reuszeri* comb. nov. Together with it, the genus *Brevibacillus* includes *B. reuszeri* and nine other species from the former intrageneric cluster *Bacillus brevis*. Today, the species *Brevibacillus reuszeri* belongs to the domain Bacteria, type Bacillota, class Bacilli, order Caryophanales, family Paenibacillaceae, genus *Brevibacillus* (date of access to the List of Prokaryotic names with Standing in Nomenclature – 14.04.2025 [24]).

The type strain of *B. reuszeri* was isolated from soil and is designated NRRL NRS-1206 (alternative numbers: DSM 9887, ATCC 51665, CIP 104543, IFO 15719, JCM 9170, NBRC 15719, BCRC 17828, CGMCC 1.3106, LMG 16012, NCIMB 13367). The strain is deposited at the Japan Collection of Microorganisms, Saitama, Japan, as JCM 9170 and at the Institute of Fermentation, Osaka, Japan, as IFO 15719 [29].

The scientific literature databases were searched using the queries "Brevibacillus reuszeri" and "B. reuszeri". Only papers where *B. reuszeri* was identified using MALDI-TOF, phylogenetic or phylogenomic methods were used for the review.

1. Features of morphology, physiological and biochemical characteristics

The fundamental traits of this species has not been adjusted over the past 25 years and is based on the original publication [29].

The cells are Gram-positive motile rods with peritrichial flagella, 0.5–0.9 by 2.0–5.0 µm in size. Ellipsoidal spores are formed in swollen sporangia. Colonies are flat, smooth, round and with a smooth edge. No soluble pigment is formed on nutrient agar. Specific S-layer proteins are present. The main fatty acid is anteiso-C15:0 acid. The main quinone is menaquinone 7.

The optimum growth temperature is 30 °C, the maximum is 45 °C, the minimum is 10 °C (the minimum test temperature), and growth is inhibited at 50 °C. Growth of *B. reuszeri* is observed at pH 5.5 and 5.6, at 2% NaCl, but is inhibited at 3% NaCl. It is also inhibited by lysozyme at a concentration of 0.001%.

B. reuszeri is strictly aerobic, catalase-positive and oxidase-negative. Acetylmethylcarbinol is not produced (as determined by the Voges-Proskauer test). The pH of the broth is above 7.0. Hydrogen sulfide, indole and lecithinase (based on the results of the egg yolk test) are not produced. Nitrate is not reduced to nitrite. Casein, gelatin, starch, DNA and urea are not hydrolyzed. Tyrosine is degraded. Citrate, propionate, acetate, fumarate, L-malate, DL-lactate, succinate, L-glutamate, L-aspartate, alginate, gluconate, α-ketoglutarate, malonate and tartrate are not used as carbon sources.

B. reuszeri forms an acid, but not a gas, from D-glucose, D-fructose, maltose, glycerol, D-mannitol, D-cellobiose, D-ribose, and raffinose. However, L-arabinose, D-galactose, lactose, sucrose, D-xylose, trehalose, salicin, D-sorbitol, L-sorbose, D-mannose, melibiose, L-rhamnose, inositol, erythritol, and adonitol are not converted [29].



The genome of *B. reuszeri* was characterized by the presence of different types of carbohydrate-active enzyme families. 85 genes of such enzymes were identified, which is 1.35% of the total number of coding sequences. In particular, it was found that the number of chitinases in *Brevibacillus* was significantly higher than the number of cellulases and hemicellulases. Only in *Brevibacillus panacihumi* JCM 15085 and *B. reuszeri* J31TS6 was observed the only representative of the cellulase family GH9 (endo-glucanase) [12].

2. Genomic characterization

As of 11.04.2025, 7 partial genomic sequences of this species are available in the online GenBank database; the last published one dates back to October 2024.

The G+C content ranges from 46.4 to 47%; the G+C pair content in the genome of the typical NRRL strain NRS-1206^T *in vitro* was estimated at 46.5% [29], and according to the results of *in silico* calculation in [31], it was 46.95%.

The genome sizes of J31TS6 and NRRL NRS-1206^T strains are 6.559 mb and 6.98 mb, respectively. Among all *Brevibacillus* species described for 2025, this size is the largest. Until a complete genome assembly is obtained for at least one of the strains of this genus, these estimates should be taken with caution. The genome of the J31TS6 strain is slightly smaller than that of the type species *Brevibacillus brevis* (6.72 mb), but it is the leader in the total number of genes (6580) and coding sequences (6303). A total of 6817 genes were identified in the genome of the NRRL strain NRS-1206^T, including 6463 coding sequences, 254 pseudogenes, 96 tRNAs, and 3 rRNA genes. For the *B. reuszeri* NIT02 strain, 6774 open reading frames, 121 tRNAs, and 10 non-coding RNAs of the Bacillaceae-1 type were found [12, 25, 31].

3. Auto- and synecology of the species *Brevibacillus reuszeri*

Interactions between *B. reuszeri* and other species can be either mutualistic or antagonistic. The former is manifested in the form of promoting plant growth through its role in the development of mycorrhiza and inhibiting the growth of phytopathogenic fungi; the latter partially derives from the former and consists in the ability to inhibit the growth of mycelial fungi and bacteria through the release of various toxic products. Also, strains of this species show the ability to combat the effects of anthropogenic impact on the environment – the presence of heavy metal ions in high concentrations and the decomposition of artificial polymers.

The *B. reuszeri* strain J31TS6 contains about 200 heavy metal resistance genes and ranks second (after *Brevibacillus choshinensis*) among all *Brevibacillus* species in this regard [12]. Interestingly, the studied strains of *B. reuszeri* were also the most active degraders of polyurethanes [12]. The ability of strains of this species to selectively remove As²⁺ from the environment has been shown [6].

Some types of aerobic bacteria form mutualistic symbioses with higher plants. Such microorganisms are called Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR). A specific category of such bacteria is Mycorrhiza Helping Bacteria (MHB); few of them are known among bacilli, but *B. reuszeri* belongs to this small category. The positive effect of MHBs on plants is exclusively or partially mediated by their ability to promote mycorrhiza development [7].

The strain *Brevibacillus reuszeri* MPt17 was isolated from the mycorrhizosphere of the symbiotic pair *Pinus massoniana* (Lamb.) – *Pisolithus*



tinctorius. The basidiomycete fungus *Pisolithus tinctorius* is a low-specialized mycorrhizal mycorrhizal organism that forms ectomycorrhiza with both representatives of the gymnosperms (*Abies*, *Pinus*, *Tsuga*, *Pseudotsuga*) and the angiosperms (*Alnus*, *Betula*, *Eucalyptus*, etc.), and has been used in forestry for many years to promote the survival of seedlings [5]. In experiments [35], the growth of the fungus was significantly stimulated by sterile *B. reuszeri* culture fluid: the dry weight of the mycelium increased by 16.8%.

Acidic polypeptides of the fungal cell wall surface involved in the interaction with the plant rhizoplane may be part of the intercellular adhesion system necessary for hyphal aggregation in ectomycorrhizal plants [16]. Three genes encoding acidic polypeptides PtBrS008, PtBrS054, and PtBrS105, which are hypothesized to be involved in symbiosis regulation, were identified in *P. tinctorius*. The expression of all three acidic polypeptides was increased when *P. tinctorius* interacted with *B. reuszeri* culture fluid. The expression of the *PtBrS054* gene was increased the most among the others – by 4.1 times [35]. The search for an intermediary molecule produced by *B. reuszeri* that increases the expression of *PtBrS* genes seems promising for studying symbiosis processes, since the molecular mechanism of interaction has not yet been described.

Fusarium oxysporum and *Rhizoctonia solani* are two types of phytopathogens that often attack horticultural crops [17]. The main component of fungal cell walls is chitin, so one of the biological control strategies is the use of bacteria that produce chitinolytic enzymes [1]. This method of pathogen control has significant advantages over chemical control, as it does not threaten the rapid emergence of resistant pathogens and does not have a long-term negative impact on the environment.

B. reuszeri was able to completely stop the growth of *R. solani* and partially stop the growth of *F. oxysporum* [18]. The mechanism of protection of the latter is probably due to the presence of glycoprotein compounds in the outer layer of the cell wall, which make up 50–60% of the total cell wall mass [26]. Unfortunately, not all studies on the antagonistic activity of *B. reuszeri* indicate the origin of the strains. It is all the more valuable that in some studies antifungal activity is observed in rhizosphere isolates [20].

There are several approaches to controlling mycotoxin contamination, including physical removal of toxins using binders, enzymatic degradation, or preventive control of toxin contamination using antifungal microbes. Since decontamination of mycotoxins is difficult due to their chemical stability, an easier and more effective approach to controlling mycotoxins is to prevent contamination rather than remove them after they occur [27].

It is known that *B. reuszeri* produces chitinases [12], and therefore it can be used as a biological control agent to prevent fungal infection of plant crops. Indeed, culture filtrates of *B. reuszeri* completely inhibited the germination of conidia from 8 *Fusarium* isolates on ears of maize. These conidia remained intact without germination for at least 21 days of incubation, while the other conidial isolates germinated on the first day. Bacterial isolates of *B. reuszeri* were antagonistic to 48 of the 68 fungal species tested: most *Fusarium* spp. (39 of 46 species), two *Epicoecum* spp. (2 of 2), and one *Alternaria* sp. (1 of 1) were inhibited by the

bacterial isolates. However, only a fraction of *Aspergillus* and *Penicillium* species were affected (3 out of 11 and 3 out of 8, respectively). This broad spectrum of action included most of the mycotoxic *Fusarium* spp. and therefore *B. reuszeri* may be a worthy candidate for the development of biological plant protection products [11].

The inhibition of fungal growth from an agar block placed on nutrient medium without contact with a colony of *B. reuszeri* isolate indicates that the substance(s) released from the antagonist are responsible for the inhibition. The nature of the antagonistic activity of the culture filtrate has not been studied, but it is known that this substance is stable and active in solution for 21 days and can be produced by bacteria within 3 days of cultivation [11]. This stability and activity is a significant advantage for a biological control agent, but the degree of safety of this substance has not yet been determined.

According to Gholizadeh et al. [10], bioactive compounds of *B. reuszeri* strain isolated from soil in southern Iran showed antimicrobial properties against *Escherichia coli* and *Staphylococcus aureus*, *Salmonella typhi* and *Bacillus cereus*; whereas, *Aspergillus niger*, *Candida albicans* and *Pseudomonas aeruginosa* were resistant to their action.

It is known that bacteriocins are produced in the exponential phase, while antibiotics are produced in the stationary phase of growth [21]. Bacteriocins are known for representatives of the genus *Brevibacillus*, in particular, quite non-standard ones, such as encapsulin derivatives [3]. In the stationary phase, the activity of bacteriocins decreases, which may be due to their destruction by proteases [23]. According to Gholizadeh et al. [10], the production of antimicrobial compounds in *B. reuszeri* culture began at the 5th hour of cultivation and reached a maximum level at the 25th hour of bacterial growth, i.e. in the exponential growth phase. After 25 hours of growth, the antibacterial activity of the compounds decreased moderately. The molecular weight of the antibacterial compound is about 40 kDa. Proteinase K inhibits the antimicrobial activity of the identified compounds, which is an additional argument in favor of their peptide nature.

B. reuszeri was detected as part of microbial associations in clinical material [9].

4. Practically useful properties and applications

The properties of some isolates of *B. reuszeri* mentioned in the previous section indicate the prospects of this species as a plant protection agent and potential growth stimulator. Indeed, numerous studies on the effects of *B. reuszeri* inoculation of agricultural plants have reported an increase in yield and nutritional value, as well as an improvement in the general condition of plants. *B. reuszeri* was found to be capable of producing a biotechnologically promising broad-spectrum carbamoylase enzyme and a thermolysin metalloproteinase inhibitor.

Many agricultural soils around the world are deficient in one or more elements necessary to support healthy plants. The use of chemical fertilizers has a negative impact on the complex system of biogeochemical cycles, so there is a growing interest in environmentally sustainable and organic farming methods [8]. One of the possible ways to reduce the negative impact on the environment is to inoculate the soil with PGPR. Given the high costs of producing nitrogen and phosphorus



fertilizers, *B. reuszeri* can be a promising alternative as a biofertilizer, as the results of a study by Young et al. [34] showed that at least 50% of chemical fertilizers can be saved if PGPR is applied together with fertilizers or manure.

The success in increasing yields with PGPR was experimentally confirmed when using *B. reuszeri* as a fertilizer supplement in the cultivation of pecan *Carya illinoensis* (Wangenh.) K. Koch, broccoli *Brassica oleracea* var. *italica* and strawberry *Fragaria × ananassa* Duch.

B. reuszeri increases the surface area of the pecan root and causes positive changes in the overall architecture of the root, promoting the growth of mycorrhizal fungi in the soil and the ability to absorb water. After 60 days of cultivation, the content of total phosphorus in the roots and the content of total potassium in the pecan stems were significantly increased by 78% and 111.53%, respectively [28].

In the study of the effect of *B. reuszeri* inoculation on broccoli, it was possible to achieve an increase in broccoli yield by 12%, and the number of heads by 27%; the head diameter and stem diameter also increased. Chlorophyll levels in the leaves increased by 14% [32]. In a study the following year, yields increased by 20% and plant weight increased by 17% [33]. There is also a paper describing the stimulation of eggplant growth and yield by a culture of this species [2].

In addition to simple quantitative indicators of the crop, there are other parameters that can be favorably affected by processing. An important problem of nutrition in developing countries is the lack of micronutrients in food, which is also called hidden hunger. According to studies [32, 33], when cultivated with *B. reuszeri*, the maximum content of such elements as Sulfur (78.5%), Copper (134%), Ferrum (75%), Manganese (98%) and Zinc (80%) increased in broccoli leaves.

Inoculation of the strawberry rhizosphere with *B. reuszeri* bacteria increased the yield by 18.0% [13].

An important method for the synthesis of optically pure L-amino acids is a two-step process involving the enzymatic conversion of substituted L-hydantoins to L-carbamoyl amino acids, followed by the cleavage of the urea residue by L-N-carbamoylase. Because of this, there is a need for a versatile and stable L-N-carbamoylase for the production of L- α -amino acids, which are used in various industrial applications and human health products. A physicochemically stable trimeric native L-N-carbamoylase obtained from the culture of *B. reuszeri* strain HSN1 was characterized, which is characterized by a broader substrate specificity and significantly higher specific activity compared to those reported for L-N-carbamoylases previously [19].

The strain *B. reuszeri* IFO 15719T was found to be capable of producing a thermolysin metalloproteinase inhibitor. The inhibitor is a monomeric protein with a molecular weight of approximately 60 kDa. Compared to the inhibitors of other bacteria investigated in the cited study, the molecular weight of the inhibitor from *B. reuszeri* strain IFO 15719T is much higher and the thermal stability is lower [14].

5. Future prospects

It is worth noting that in the pool of the literature, where *Brevibacillus reuszeri* is mentioned, the identification of its strains is based on the homology of the 16S rRNA gene. Today, the gold standard for identifying microorganisms is



phylogenomics, in particular, genome comparison using algorithms that result in an equivalent DNA-DNA hybridization *in vitro*. It can be assumed that at the moment, the name *Brevibacillus reuszeri* refers to a cluster of closely related species in the literature, which, however, does not deprive the analysis of the biology of this group of scientific content.

The antiSMASH database, which stores taxonomically organized information on sets of biosynthetic clusters found in the genomes of archaea, bacteria, and fungi, contains data on the cluster of two strains of *Brevibacillus reuszeri*: *Brevibacillus reuszeri* DSM 9887 and *Brevibacillus reuszeri* J31TS6. The discrepancy between the number of genomic sequences in GenBank and antiSMASH databases is explained by the fact that the genomes in the latter database were filtered on the basis of similarity (to avoid duplication of information) and the degree of fragmentation (to avoid fragmentation of the detected biosynthetic clusters, which would make their analysis impossible) [4]. In the genomes of both strains of this species, 8 biosynthetic clusters were detected, of which one belongs to linear azole-containing peptides and an unidentified ribosomal peptide. Unlike the others, these clusters have no homologues in the MIBiG and antiSMASH databases and are responsible for the synthesis of new biologically active peptides, the isolation, purification and characterization of which remain to be conducted.

Conclusion

B. reuszeri is a widespread, poorly understood species of aerobic spore-forming bacteria. It lives in the soil in association with plants and fungi, improves plant growth, in particular, by promoting the formation of mycorrhiza; it is resistant to heavy metals, can reduce their concentration in the local environment, can grow in areas of industrial emissions, and thus may be involved in bioremediation. It is also capable of synthesizing potentially useful compounds, including polyurethane degradation enzymes, L-N-carbamoylase, chitinase, metalloproteinase inhibitor, and bacteriocin. The unidentified biosynthetic clusters of ribosomal peptides found in the genomes of these strains are subject to further study for the purpose of isolation, purification and analysis of the properties of the compounds whose synthesis they determine.

М. Д. Штеніков, Д. О. Марченко, В. В. Субота

Одеський національний університет імені І. І. Мечникова,
вул. Всеволода Змієнка, 2, м. Одеса, 65082, Україна,
e-mail: shtenikovn@onu.edu.ua

BREVIBACILLUS REUSZERI ЯК ПОТЕНЦІЙНИЙ РЕСУРС ДЛЯ ЕКОЛОГІЧНОГО СІЛЬСЬКОГО ГОСПОДАРСТВА

Резюме

Вид *Brevibacillus reuszeri* було відокремлено в окрему таксономічну одиницю 30 років тому, протягом яких він досліджувався. **Метою** роботи було зібрати та проаналізувати наявну наукову інформацію щодо виду *Brevibacillus reuszeri*. Було здійснено пошук в базах даних наукової літератури по запи-



там «*Brevibacillus reuszeri*» та «*B. reuszeri*». Для огляду було використано лише роботи, де ідентифікація *B. reuszeri* виконувалася з використанням MALDI-TOF, філогенетичних або філогеномних методів. *Brevibacillus reuszeri* характеризується здатністю до продукції хітиназ з антифунгальною активністю, бактеріоцину та здатністю до протидії забруднення середовища важкими металами, та здатністю гідролізувати поліуретан. Парадоксально, що даний вид також є ризобактерією, що сприяє росту рослин з незвичайним видом активності – здатністю до сприяння утворення мікоризи. Подальші дослідження мають перевірити можливість розробки біопрепаратів на основі культур штамів даного виду для біоремедіації та сприяння росту рослин. Також перспективним напрямком є пошук нових антимікробних сполук на основі продуктів неідентифікованих біосинтетичних кластерів штамів *Brevibacillus reuszeri*.

Ключові слова: *Brevibacillus*, *Plant-growth promoting rhizobacteria*, *Mycorrhiza-helping bacteria*, ангифунгальна активність, бактеріоцин.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Asif T., Javed U., Zafar S.B., Ansari A., Ul Qader S.A., Aman A. Bioconversion of Colloidal Chitin Using Novel Chitinase from *Glutamicibacter uratoxydans* Exhibiting Anti-fungal Potential by Hydrolyzing Chitin Within Fungal Cell Wall // *Waste and Biomass Valorization*. – 2019. – 11, № 8. – P. 4129–4143. – <https://doi.org/10.1007/s12649-019-00746-2>
2. Aydin M., Dönmez M.F. The Effect of Plant Growth Promoting Bacteria Strains on Yield and Some Quality Parameters of Eggplant (*Solanum melongena* L.). // *Appl Microbiol Biotechnol*. – 2024. – 5, № 3. – P. 153–162. – <https://doi.org/10.56430/japro.1477206>
3. Babar T.K., Glare T.R., Hampton J.G., Hurst M.R.H., Narciso J., Sheen C.R., Koch B. Linocin M18 protein from the insect pathogenic bacterium *Brevibacillus laterosporus* isolates // *Appl Microbiol Biotechnol*. – 2023. – 107, № 13. – P. 4337–4353. – <https://doi.org/10.1007/s00253-023-12563-8>
4. Blin K., Shaw S., Medema M.H., Weber T. The antiSMASH database version 4: additional genomes and BGCs, new sequence-based searches and more // *Nucleic acids research*. – 2024. – 52, № 1. – P. 586–589. – <https://doi.org/10.1093/nar/gkad984>
5. Cairney J.W.G., Chambers S.M. Interactions between *Pisolithus tinctorius* and its hosts: a review of current knowledge // *Mycorrhiza*. – 1997. – 7. – P. 117–131. – <https://doi.org/10.1007/s005720050172>
6. Doolotkeldieva T., Bobusheva S., Konurbaeva M. In vitro and in vivo screening of bacterial species from contaminated soil for heavy metal biotransformation activity // *Journal of Environmental Science and Health, Part B*, 2024. – 59, № 6. – P. 315–332. – <https://doi.org/10.1080/03601234.2024.2343236>
7. Duponnois R., Garbaye J. Mycorrhization helper bacteria associated with the Douglas fir-*Laccaria laccata* symbiosis: effects in vitro and in glasshouse conditions // *Ann. Sci. For.* – 1991. – 48, № 3 – P. 239–251. – <https://doi.org/10.1051/forest:19910301>



8. Esitken A., Ercisli S., Karlidag H., Sahin F. Potential use of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) in organic apricot production. Proceedings of the international scientific conference: Environmentally friendly fruit growing, Polli, Estonia, 7-9 September, 2005.
9. Fernández-Olmos A., García-Castillo M., Morosini M.-I., Lamas A., Máiz L., Cantón R. MALDI-TOF MS improves routine identification of non-fermenting Gram negative isolates from cystic fibrosis patients // Journal of Cystic Fibrosis. – 2012. – 11, № 1. – P. 59–62. – <https://doi.org/10.1016/j.jcf.2011.09.001>
10. Gholizadeh S.S., Bahador N., Baserisalehi M. Study on bioactive compounds produced by soil origin *Brevibacillus* spp. // Nature Environment and Pollution Technology. – 2013. – 12, № 2 – P. 209–214.
11. Joo H. J., Kim H.-Y., Kim L.-H., Lee S., Ryu J.-G., Lee T. A *Brevibacillus* sp. antagonistic to mycotoxigenic *Fusarium* spp. // Biological Control. – 2015. – 87. – P. 64–70. – <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.04.010>
12. Kamli M. R., Malik A., Sabir J.S.M., Rather I.A., Kim C.-B. Insights into the biodegradation and heavy metal resistance potential of the genus *Brevibacillus* through comparative genome analyses // Gene. – 2022. – 846. – P. 146853. – <https://doi.org/10.1016/j.gene.2022.146853>
13. Karlidag H., Yildirim E., Turan M., Donmez M.F. Effect of Plant Growth-Promoting Bacteria on Mineral-Organic Fertilizer use Efficiency, plant growth and mineral contents of strawberry (*Fragaria x ananassa* L. Duch.). Reviewed Papers, 2009. 218-226.
14. Kobayashi T., Nakagawa N., Imada Ch., Hamada-Sato N., Watanabe E. Occurrence of a metalloprotease (thermolysin) inhibitor among *Brevibacillus* species and purification of such inhibitor from *Brevibacillus reuszeri* IFO 15719T// Fisheries Science. – 2004. – 70. – P. 299–305. – <https://doi.org/10.1111/j.1444-2906.2003.00804.x>
15. Meier-Kolthoff J.P., Göker M. TYGS is an automated high-throughput platform for state-of-the-art genome-based taxonomy // Nature communications. – 2019. – 10, № 1. – C. 2182. – <https://doi.org/10.1038/s41467-019-10210-3>
16. Laurent P., Voiblet C., Tagu D., de Carvalho D., Nehls U., De Bellis R., Balestrini R., Bauw G., Bonfante P., Martin F. A novel class of ectomycorrhiza-regulated cell wall polypeptides in *Pisolithus tinctorius* // Mol. Plant Microbe Interact. – 1999. – 12, № 10 – P. 862–871. – <https://doi.org/10.1094/MPMI.1999.12.10.862>
17. Liu Y, Chen L, Wu G, Feng H, Zhang G, Shen Q, Zhang R. Identification of Root-Secreted Compounds Involved in the Communication Between Cucumber, the Beneficial *Bacillus amyloliquefaciens*, and the Soil-Borne Pathogen *Fusarium oxysporum* // Molecular Plant-Microbe Interactions. – 2017. – 30, № 1. – P. 53–62. – <https://doi.org/10.1094/MPMI-07-16-0131-R>
18. Masri M., Sukmawaty E., Amir A. Anti Fungal Activity of Chitinolytic Bacteria *Lysinibacillus fusiformis* and *Brevibacillus reuszeri* Against The Fungal Pathogens *Rhizoctonia solani* and *Fusarium oxysporum* // Microbiology Indonesia. – 2022. – 15, № 4. – P. 3. – <https://doi.org/10.5454/mi.15.4.3>



19. Nandanwar H., Vohra R.M., Hoondal G.S. Trimeric l-N-carbamoylase from newly isolated *Brevibacillus reuszeri* HSN1: A potential biocatalyst for production of l- α -amino acids // *Biotechnology and applied biochemistry*. – 2013. – 60, № 2. – P. 219–230. – <https://doi.org/10.1002/bab.1066>
20. Ogunsola J.F., Ogunsola K.E., Olukanni O.E., Salihu S., Komolafe C.J., Obi C.C., Adeniji O.F. Isolation and Identification of Antagonistic Rhizobacteria and In vitro Evaluation of their Effectiveness against Postharvest Fungal Rot Pathogens of Apple (*Malus domestica*) // *South Asian Journal of Research in Microbiology*. – 2025. – 19, № 3. – P. 13–19. – <https://doi.org/10.9734/sajrm/2025/v19i3423>
21. Oscariz J.C., Pisabarro A.G. Classification and mode of action of membrane-active bacteriocins produced by Gram-positive bacteria // *International Microbiology*. – 2001. – 4. – P. 13–19. – <https://doi.org/10.1007/s101230100003>
22. Panda A. K., Bisht S. S., DeMondal S., Kumar N. S., Gurusubramanian G., Panigrahi A. K. *Brevibacillus* as a biological tool: a short review // *Antonie Van Leeuwenhoek*. – 2014 – 105. – P. 623–639. – <https://doi.org/10.1007/s10482-013-0099-7>
23. Parente E., Ricciardi A. Production, recovery and purification of bacteriocins from lactic acid bacteria // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* – 1999. – 52. – P. 628–638. – <https://doi.org/10.1007/s002530051570>
24. Parte A.C., Carbasse J.S., Meier-Kolthoff J.P., Reimer L.C., Göker M. List of Prokaryotic names with Standing in Nomenclature (LPSN) moves to the DSMZ // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. – 2020. – 70, № 11. – P. 56075612. – <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.004332>
25. Sano K.I., Anraku A. Draft Genome Sequence of *Brevibacillus reuszeri* Strain NIT02, Isolated from a Laundered Rental Cloth Hot Towel // *Genome Announc.* – 2018. – 6, № 2. – P. 1353–1357. – <https://doi.org/10.1128/genomeA.01353-17>
26. Schoffemeer E.A.M., Klis F.M., Sietsma J.H., Cornelissen B.J.C. The cell wall of *Fusarium oxysporum* // *FungalGenet Biol.* – 1999. – 27, № 2–3. – P. 275–282. – <https://doi.org/10.1006/fgbi.1999.1153>
27. Shapira R., Paster N. Control of mycotoxins in storage and techniques for their decontamination // *Mycotoxins in Food*. – 2004. – P. 190–223. – <https://doi.org/10.1533/9781855739086.2.190>
28. Shi J.W., Lu L.X., Shi H.M., Ye J.R. Effects of Plant Growth-Promoting Rhizobacteria on the Growth and Soil Microbial Community of *Carya illinoensis* // *Curr Microbiol.* – 2022. – 79 – P. 352. – <https://doi.org/10.1007/s00284-022-03027-9>
29. Shida O., Takagi H., Kadowaki K., Udaka S., Nakamura L.K., Komagata K. Proposal of *Bacillus reuszeri* sp. nov., *Bacillus formosus* sp. nov., nom. rev., and *Bacillus borstelensis* sp. nov., nom. Rev. // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. – 1995. – 45, № 1. – P. 93–100. – <https://doi.org/10.1099/00207713-45-1-93>



30. Shida O., Takagi H., Kadowaki K., Komagata K. Proposal for two new genera, *Brevibacillus* gen. nov. and *Aneurinibacillus* gen. nov. // Int J Syst Bacteriol. – 1996 – 46, № 4. – P. 939–46. – <https://doi.org/10.1099/00207713-46-4-939>
31. Wang J.P., Liu B., Liu G.H., Chen D.J., Ge C.B., Chen Z., Che J.-M. Genome Sequence of *Brevibacillus reuszeri* NRRL NRS-1206T, an l-N-Carbamoylase-Producing Bacillus-Like Bacterium // Genome Announc. – 2015. – 3, № 5. – P. 1063–1115. – <https://doi.org/10.1128/genomeA.01063-15>
32. Yildirim E., Karlidag H., Turan M., Donmez M.F. Potential use of plant growth promoting rhizobacteria in organic broccoli (*Brassica oleracea* L., var. *italica*) production // Ecofruit – 14th International Conference on Organic Fruit-Growing, 22.-24.02.2010. – 2010. – P. 227–235.
33. Yildirim E., Karlidag H., Turan M., Dursun A., Goktepe F. Growth, Nutrient Uptake, and Yield Promotion of Broccoli by Plant Growth Promoting Rhizobacteria with Manure // HortScience horts. – 2011. – 46, № 6. – P. 932–936. – <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.46.6.932>
34. Young C.-C., Lai W.-A., Shen F.-T., Hung M.-H., Huang W.-S., Arun A.B. Exploring the microbial potentiality to augment soil fertility in Taiwan // The 6-th ESAFS International Conference: Soil Management Technology on Low-Productivity and Degraded Soils. – 2003. – P. 25–27. – <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.1055.9205>
35. Zhou A.D., Wu X.Q., Shen L., Xu X.-L., Huang L., Ye J.-R. Profiling of differentially expressed genes in ectomycorrhizal fungus *Pisolithus tinctorius* responding to mycorrhiza helper *Brevibacillus reuszeri* MPt17 // Biologia. – 2014. – 69. – P. 435–442. – <https://doi.org/10.2478/s11756-014-0344-1>

REFERENCES

1. Asif T, Javed U, Zafar SB, Ansari A, Ul Qader SA, Aman A. Bioconversion of Colloidal Chitin Using Novel Chitinase from *Glutamicibacter uratoxydans* Exhibiting Anti-fungal Potential by Hydrolyzing Chitin Within Fungal Cell Wall. Waste and Biomass Valorization. 2019;11(8):4129–4143. <https://doi.org/10.1007/s12649-019-00746-2>
2. Aydin M, Dönmez MF. The Effect of Plant Growth Promoting Bacteria Strains on Yield and Some Quality Parameters of Eggplant (*Solanum melongena* L.). Appl Microbiol Biotechnol. 2024;5(3):153–162. <https://doi.org/10.56430/japro.1477206>
3. Babar TK, Glare TR, Hampton JG, Hurst MRH, Narciso J, Sheen CR, Koch B. Linocin M18 protein from the insect pathogenic bacterium *Brevibacillus laterosporus* isolates. Appl Microbiol Biotechnol. 2023;107(13):4337–4353. <https://doi.org/10.1007/s00253-023-12563-8>
4. Blin K, Shaw S, Medema MH, Weber T. The antiSMASH database version 4: additional genomes and BGCs, new sequence-based searches and more // Nucleic acids research. 2024;52(1):586–589. <https://doi.org/10.1093/nar/gkad984>
5. Cairney JWG, Chambers SM. Interactions between *Pisolithus tinctorius* and its hosts: a review of current knowledge. Mycorrhiza. 1997;7:117–131. <https://doi.org/10.1007/s005720050172>



6. Doolotkeldieva T, Bobusheva S, Konurbaeva M. In vitro and in vivo screening of bacterial species from contaminated soil for heavy metal biotransformation activity. *Journal of Environmental Science and Health, Part B*, 2024;59(6):315–332. <https://doi.org/10.1080/03601234.2024.2343236>
7. Duponnois R, Garbaye J. Mycorrhization helper bacteria associated with the Douglas fir-*Laccaria laccata* symbiosis: effects in vitro and in glasshouse conditions. *Ann. Sci. For.* 1991;48(3):239–251. <https://doi.org/10.1051/forest:19910301>
8. Esitken A, Ercisli S, Karlidag H, Sahin F. Potential use of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) in organic apricot production. *Proceedings of the international scientific conference: Environmentally friendly fruit growing*, Polli, Estonia, 7–9 September, 2005.
9. Fernández-Olmos A, García-Castillo M, Morosini M-I, Lamas A, Máiz L, Cantón R. MALDI-TOF MS improves routine identification of non-fermenting Gram negative isolates from cystic fibrosis patients. *Journal of Cystic Fibrosis*. 2012;11(1):59–62. <https://doi.org/10.1016/j.jcf.2011.09.001>
10. Gholizadeh SS, Bahador N, Baserisalehi M. Study on bioactive compounds produced by soil origin *Brevibacillus* spp. *Nature Environment and Pollution Technology*. 2013;12(2):209–214.
11. Joo HJ, Kim H-Y, Kim L-H, Lee S, Ryu J-G, Lee T. A *Brevibacillus* sp. antagonistic to mycotoxigenic *Fusarium* spp. *Biological Control*. 2015;87:64–70. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.04.010>
12. Kamli MR, Malik A, Sabir JSM, Rather IA, Kim C-B. Insights into the biodegradation and heavy metal resistance potential of the genus *Brevibacillus* through comparative genome analyses. *Gene*. 2022;846:146853. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2022.146853>
13. Karlidag H, Yildirim E, Turan M, Donmez MF. Effect of Plant Growth-Promoting Bacteria on Mineral-Organic Fertilizer use Efficiency, plant growth and mineral contents of strawberry (*Fragaria x ananassa* L. Duch.). *Reviewed Papers*, 2009. p. 218–226.
14. Kobayashi T, Nakagawa N, Imada Ch, Hamada-Sato N, Watanabe E. Occurrence of a metalloprotease (thermolysin) inhibitor among *Brevibacillus* species and purification of such inhibitor from *Brevibacillus reuszeri* IFO 15719T// *Fisheries Science*. 2004;70:299–305. <https://doi.org/10.1111/j.1444-2906.2003.00804.x>
15. Meier-Kolthoff JP, Göker M. TYGS is an automated high-throughput platform for state-of-the-art genome-based taxonomy. *Nature communications*. 2019;10(1):2182. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-10210-3>
16. Laurent P, Voiblet C, Tagu D, de Carvalho D, Nehls U, De Bellis R, Balestrini R, Bauw G, Bonfante P, Martin F. A novel class of ectomycorrhiza-regulated cell wall polypeptides in *Pisolithus tinctorius*. *Mol. Plant Microbe Interact*. 1999;12(10):862–871. <https://doi.org/10.1094/MPMI.1999.12.10.862>
17. Liu Y, Chen L, Wu G, Feng H, Zhang G, Shen Q, Zhang R. Identification of Root-Secreted Compounds Involved in the Communication Between Cucumber, the Beneficial *Bacillus amyloliquefaciens*, and the Soil-Borne

- Pathogen *Fusarium oxysporum*. Molecular plant-microbe interactions. 2017;30(1):53–62. <https://doi.org/10.1094/MPMI-07-16-0131-R>
18. Masri M, Sukmawaty E, Amir A. Anti Fungal Activity of Chitinolytic Bacteria *Lysinibacillus fusiformis* and *Brevibacillus reuszeri* Against The Fungal Pathogens *Rhizoctonia solani* and *Fusarium oxysporum*. Microbiology Indonesia. 2022;15(4):3. <https://doi.org/10.5454/mi.15.4.3>
19. Nandanwar H, Vohra RM, Hoondal GS. Trimeric l-N-carbamoylase from newly isolated *Brevibacillus reuszeri* HSN1: A potential biocatalyst for production of l- α -amino acids. Biotechnology and applied biochemistry. 2013;60(2):219–230. <https://doi.org/10.1002/bab.1066>
20. Ogunsola JF, Ogunsola KE, Olukanni OE, Salihu S, Komolafe CJ, Obi CC, Adeniji OF. Isolation and Identification of Antagonistic Rhizobacteria and In vitro Evaluation of their Effectiveness against Postharvest Fungal Rot Pathogens of Apple (*Malus domestica*). South Asian Journal of Research in Microbiology. 2025;19(3):13–19. <https://doi.org/10.9734/sajrm/2025/v19i3423>
21. Oscariz JC, Pisabarro AG. Classification and mode of action of membrane-active bacteriocins produced by Gram-positive bacteria. International Microbiology. 2001;4:13–19. <https://doi.org/10.1007/s101230100003>
22. Panda AK, Bisht SS, DeMondal S, Kumar NS, Gurusubramanian G, Panigrahi AK. *Brevibacillus* as a biological tool: a short review. Antonie Van Leeuwenhoek. 2014;105:623–639. <https://doi.org/10.1007/s10482-013-0099-7>
23. Parente E, Ricciardi A. Production, recovery and purification of bacteriocins from lactic acid bacteria. Appl. Microbiol. Biotechnol. 1999;52:628–638. <https://doi.org/10.1007/s002530051570>
24. Parte AC, Carbasse JS, Meier-Kolthoff J, Reimer LC, Göker M. List of Prokaryotic names with Standing in Nomenclature (LPSN) moves to the DSMZ. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2020;70(11):56075612. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.004332>
25. Sano KI, Anraku A. Draft Genome Sequence of *Brevibacillus reuszeri* Strain NIT02, Isolated from a Laundered Rental Cloth Hot Towel. Genome Announc. 2018;6(2):1353–1357. <https://doi.org/10.1128/genomeA.01353-17>
26. Schoffemeer EAM, Klis FM, Sietsma JH, Cornelissen BJC. The cell wall of *Fusarium oxysporum*. FungalGenet Biol. 1999;27(2–3):275–282. <https://doi.org/10.1006/fgbi.1999.1153>
27. Shapira R, Paster N. Control of mycotoxins in storage and techniques for their decontamination. Mycotoxins in Food. 2004:190–223. <https://doi.org/10.1533/9781855739086.2.190>
28. Shi JW, Lu LX, Shi HM, Ye JR. Effects of Plant Growth-Promoting Rhizobacteria on the Growth and Soil Microbial Community of *Carya illinoensis*. Curr Microbiol. 2022;79:352. <https://doi.org/10.1007/s00284-022-03027-9>
29. Shida O, Takagi H, Kadowaki K, Uda S, Nakamura LK, Komagata K. Proposal of *Bacillus reuszeri* sp. nov., *Bacillus formosus* sp. nov., nom. rev., and *Bacillus borstelensis* sp. nov., nom. Rev. International Journal of



- Systematic and Evolutionary Microbiology. 1995;45(1):93–100. <https://doi.org/10.1099/00207713-45-1-93>
30. Shida O, Takagi H, Kadowaki K, Komagata K. Proposal for two new genera, *Brevibacillus* gen. nov. and *Aneurinibacillus* gen. nov. Int J Syst Bacteriol. 1996;46(4):939–946. <https://doi.org/10.1099/00207713-46-4-939>
31. Wang J, Liu B, Liu GH, Chen DJ, Ge CB, Chen Z, Che J-M. Genome Sequence of *Brevibacillus reuszeri* NRRL NRS-1206T, an l-N-Carbamoylase-Producing Bacillus-Like Bacterium. Genome Announc. 2015;3(5):10631115. <https://doi.org/10.1128/genomeA.01063-15>
32. Yildirim E, Karlidag H, Turan M, Donmez MF. Potential use of plant growth promoting rhizobacteria in organic broccoli (*Brassica oleracea* L., var. *Italica*) production. Ecofruit – 14th International Conference on Organic Fruit-Growing, 22. 24.02.2010. 2010:227–235.
33. Yildirim E, Karlidag H, Turan M, Dursun A, Goktepe F. Growth, Nutrient Uptake, and Yield Promotion of Broccoli by Plant Growth Promoting Rhizobacteria with Manure. HortScience horts. 2011;46(6):932–936. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.46.6.932>
34. Young C-C, Lai W-A, Shen F-T, Hung M-H, Huang W-S, Arun AB. Exploring the microbial potentiality to augment soil fertility in Taiwan. The 6-th ESAFS International Conference: Soil Management Technology on Low-Productivity and Degraded Soils. 2003. p. 25–27. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.1055.9205>
35. Zhou AD, Wu XQ, Shen L, Xu X-L, Huang L, Ye J-R. Profiling of differentially expressed genes in ectomycorrhizal fungus *Pisolithus tinctorius* responding to mycorrhiza helper *Brevibacillus reuszeri* MPt17. Biologia. 2014;69:435–442. <https://doi.org/10.2478/s11756-014-0344-1>

Стаття надійшла до редакції 21.04.2025 р.



ІНФОРМАЦІЙНЕ ПОВІДОМЛЕННЯ ДЛЯ АВТОРІВ

Науковий журнал «Мікробіологія і біотехнологія» запрошує Вас до співпраці з питань висвітлення результатів наукових досліджень у галузі мікробіології і біотехнології.

Програмні цілі видання: висвітлення результатів наукових досліджень у галузі мікробіології та біотехнології, об'єктами яких є прокаріотні (бактерії, архебактерії), еукаріотні (мікроскопічні гриби, мікроскопічні водорості, найпростіші) мікроорганізми та віруси.

Тематична спрямованість: мікробіологія, вірусологія, імунологія, молекулярна біотехнологія, створення та селекція нових штамів мікроорганізмів, мікробні препарати, антимікробні засоби, біосенсиори, діагностикуми, мікробні технології в сільському господарстві, мікробні технології у харчовій промисловості; захист та оздоровлення навколишнього середовища; отримання енергоносіїв та нових матеріалів тощо.

Мова (мови) видання: українська, англійська.

Рубрики журналу: «Оглядові та теоретичні статті», «Експериментальні праці», «Дискусії», «Короткі повідомлення», «Хроніка наукового життя», «Сторінки історії», «Ювілеї і дати», «Рецензії», «Книжкова полиця».

До статті додається рекомендація установ, організацій, у яких виконувалася робота, за підписом керівника та письмова згода керівників установ, організацій, де працюють автори.

Вимоги до оформлення статей, які подаються до редакції журналу:

Стаття має відповідати тематичному спрямуванню журналу і, відповідно до п. 3 Постанови ВАК України від 15.01.2003 р. №7-5/1, включати такі структурні елементи: постановка проблеми у загальному вигляді та її зв'язок із важливими науковими чи практичними завданнями; аналіз останніх досліджень і публікацій, в яких започатковано вирішення даної проблеми і на які опирається автор; виокремлення раніше не вирішених частин загальної проблеми, котрим присвячується стаття; формулювання мети статті (постановка завдання); виклад основного матеріалу дослідження з повним обґрунтуванням наукових результатів; висновки з даного дослідження і перспективи подальших пошуків у даному напрямі.

До друку приймаються рукописи (2 примірники) обсягом до 18 сторінок (з урахуванням рисунків, таблиць і підписів до них, анотації, реферату, списку літератури), огляди – до 30 стор., рецензії – до 3 стор., короткі повідомлення – до 2 стор. Відхилені рукописи не повертаються.

До рукопису додається електронний варіант рукопису шрифт Times New Roman, кегль 14, інтервал автоматичний, не більше 30 рядків на сторінці, поля по 2 см).

При написанні статті необхідно дотримуватися такого плану:

- індекс УДК у лівому верхньому кутку першого аркуша;
- Реферат мовою оригіналу статті:
 - назва статті великими літерами;
 - прізвища та ініціали автора (авторів);
 - місце роботи кожного автора; повна поштова адреса установи (за міжнародними стандартами); телефон, електронна адреса (e-mail);



- прізвища авторів та назви установ, де вони працюють, позначають одним і тим самим цифровим індексом (вгорі);
- реферат із зазначенням новизни дослідження (200–250 слів);
- ключові слова (не більше п'яти).

- Реферат англійською мовою:

- назва статті великими літерами;
- прізвища та ініціали автора (авторів), транслітерація;
- місце роботи кожного автора; повна поштова адреса установи (за міжнародними стандартами); телефон, електронна адреса (e-mail);
- прізвища авторів та назви установ, де вони працюють, позначають одним і тим самим цифровим індексом (вгорі);
- реферат із зазначенням новизни дослідження (200–250 слів);
- ключові слова (не більше п'яти);

- Повний текст статті мовою оригіналу.

Текст статті має включати такі складові:

вступ; матеріали і методи; результати та їх обговорення; висновки; список використаної літератури мовою оригіналу цитованої статті, список використаної літератури (Referens) англійською мовою (за вимоги міжнародних наукометричних баз).

До кожного примірника статті додається реферат мовою оригіналу статті та українською/англійською мовою.

Враховуючи, що реферат відображає основний зміст статті і використовується в інформаційних, в тому числі автоматизованих системах для пошуку документів та інформації, необхідно дотримуватися певних вимог при його написанні:

- реферат має бути інформативним (не містити зайвих слів);
- структурованим, тобто містити розділи: мета; методи, що використані в роботі та/або методологія проведення досліджень; результати та сфера їх застосування; висновки;
- англійська версія реферату має бути написана якісною англійською мовою (за потреби доцільно користуватися послугами кваліфікованих спеціалістів-лінгвістів з подальшим науковим редагуванням тексту автором), з використанням термінології, яка використовується в англійськомовних медикобіологічних журналах, уникати використання термінів, які є прямою українською/російською калькою;
- компактним (200–250 слів);
- ключові слова (не більше 5-ти) розміщуються з абзацу після реферату.

У кінці тексту статті указати прізвища, імена та по-батькові усіх авторів, поштову адресу, телефон, факс, e-mail (для кореспонденції).

Стаття має бути підписана автором (усіма авторами) з зазначенням дати на останній сторінці.

Автори несуть повну відповідальність за бездоганне мовне оформлення тексту, особливо за правильну наукову термінологію (її слід звіряти з фаховими термінологічними словниками).

Латинські біологічні назви видів, родів подаються курсивом латиницею.



Якщо часто повторювані у тексті словосполучення автор вважає за потрібне скоротити, то аббревіатури за першого вживання обумовлюють у дужках. Наприклад: полімеразна ланцюгова реакція (ПЛР).

Посилання на літературу подаються у тексті статті, цифрами у квадратних дужках, згідно з порядковим номером у списку літератури.

Розділ «Матеріали і методи»:

- Методи дослідження та схеми експерименту мають бути представлені так, щоб їх можна було відтворити.
- Для використаних реактивів та матеріалів вказати назву компанії та країни-виробника.
- Одиниці вимірювання вказати в системі СІ.
- Концентрацію розчинів представляти в М, мМ, мкМ (молярна концентрація).
- Молекулярну масу (Мм) – Да (дальтони) або кДа.
- При використанні ферментів навести їх номенклатурну систематичну назву та шифр.
- Активність ферментів виражають в мкмольх використаного субстрату або утвореного продукту за 1 хв на 1 мг протеїну або використати стандартну одиницю активності U (IU) і катал (скорочено кат), питома активність ензиму виражається в ммольх/хв на 1 мг протеїну або в од.акт/мг, кат/кг.
- Вказати умови проведення ферментативної реакції (температура, рН, концентрація субстрату).
- Вказати використані методи статистичного аналізу, програму статистики.

Таблиці мають бути компактними, мати порядковий номер; графи, колонки мають бути точно визначеними логічно і графічно. Матеріал таблиць (як і рисунків) має бути зрозумілим і не дублювати текст статті. Цифровий матеріал таблиць слід опрацювати статистично.

Рисунки виконуються у вигляді чітких креслень (за допомогою комп'ютерного графічного редактора у форматі Word, TIF, JPG). Осі координат на графіках мають бути позначені. Рисунки розміщуються у тексті статті.

До рисунків мають бути підписи не згруповані з ним і не вставлені в об'єкт рисунка.

Позначення на рисунку мають бути інтегровані в нього, тобто копіюватися разом з рисунком, а не окремими частинами.

Всі ілюстрації мають бути розміщені в файлі рукопису, також обов'язково додані до електронного варіанту у вигляді файлів формату JPEG.

Підписи, а також пояснення, примітки до таблиць та рисунків подаються мовою оригіналу та англійською мовою.

Розділ «Результати досліджень та їх обговорення» має бути написаний коротко: необхідно чітко викласти виявлені ефекти, показати причинно-результативні зв'язки між ними, порівняти отриману інформацію з даними літератури, дати відповідь на питання, поставлені у вступі.



Список використаної літератури

1. Список використаної літератури в оригіналі цитованої статті складається за алфавітно-хронологічним порядком (спочатку кирилиця, потім латиниця). Якщо перший автор у декількох працях один і той самий, то праці розміщуються у хронологічному порядку. Список посилань треба пронумерувати, а у тексті посилатися на відповідний номер джерела літератури (у квадратних дужках).

У посиланні пишуть прізвища усіх авторів. В експериментальних працях має бути не більше 15 посилань літературних джерел.

Патентні документи розміщуються у кінці списку посилань.

2. Список використаної літератури англійською мовою (References), за вимогами міжнародних наукометричних баз.

Стиль оформлення – NLM (National Library of Medicine).

Прізвища, імена та по-батькові авторів, назву цитованого видання (журнал, монографія, збірник тощо) наводять послугуючись безкоштовними сайтами (<http://www.easybib.com/>, <http://www.bibme.org/>, <http://www.sourceaid.com/>, <https://www.citethisforme.com/>), що дозволяють здійснити переклад з використанням однієї з міжнародних систем транслітерації.

Назви статей наводять англійською мовою.

Порядок подання посилань References (список 2) має повністю співпадати зі списком використаної літератури (список 1).

Зразки посилання літератури

Вимоги до оформлення бібліографічних посилань мовою оригіналу (в тому числі цитовані англomовні джерела)

На монографії

Андреюк К. І., Козлова І. П., Контева Ж. П., Піляшенко-Новохатний А. І., Заніна В. В., Пуріш Л. М. Мікробна корозія підземних споруд. Київ: Наукова думка. – 2005. – 258 с.

Мікробіологічні методи очищення стічних вод від органічних забруднювачів: монографія / В. О. Іваниця, Т. В. Гудзенко, Б. М. Галкін, О. В. Волювач, О. Г. Горшкова – Одеса: Одеський національний університет імені І. І. Мечникова, 2020 – 135 с.

Капрельянц Л. В., Йоргачова О. Г. Функціональні продукти. – Одеса, 2003. – С. 229–237.

Гвоздяк Р. І., Пасічник Л. А., Яковлева Л. М., Мороз С. М., Литвинчук О. О. Фітопатогенні бактерії. Бактеріальні хвороби рослин. – К.: ТОВ «НВП «Інтерсервіс», 2011. – 444 с.

Rogers H., Perkins H., Ward I. Microbial cell walls and membranes. – London; New York: Fcfd. Press, 2020. – 364 p.

На журнальні статті

Страшнова І. В., Потапенко К. С., Коротаєва Н. В., Лісютін Г. В., Метеліцина І. П. Антагоністичні властивості чорноморських стрептоміцетів, виділених із обростань черепашику і мідій // Мікробіологія і біотехнологія – 2022. – № 3(56). – Р. 6–23. [https://doi.org/10.18524/2307-4663.2022.3\(56\).268585](https://doi.org/10.18524/2307-4663.2022.3(56).268585)



Boubekri K., Soumare A., Mardad I., Lyamlouli K., Ouhdouch Y. et al. Multifunctional role of actinobacteria in agricultural production sustainability: a review // Microbiological Research. – 2022. – Vol. 261. – P. 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2022.127059>

Булигіна Т. В., Варбанець Л. Д., Пасічник Л. А., Житкевич Н. В. Резистентність до антимікробних препаратів бактерій *Pantoea agglomerans* // Мікробіологія і біотехнологія. – 2016. – № 1. – С. 68–75.

На тези доповідей

Мацелюх Б. П. Розробка біотехнології одержання ландоміцину Е // Міжнародна наук. конф. „Мікробні біотехнології” (Одеса, вересень, 2006 р.): тез. доп. – О.: „Астропринт”, 2006. – С. 17.

На депоновані наукові роботи

Защинська О. С. Мікробні сидерофори як можливі фактори антагонізму бактерій *Bacillus megaterium* щодо патогенних *Agrobacterium* spp. // Збірка матеріалів наукового товариства студентів, аспірантів і молодих учених. – Одеса: Репозитарій наукової бібліотеки ОНУ імені І. І. Мечникова, 2019. – С. 17–18.

На стандарти

ДСТУ 7355:1213 Молоко, молочні продукти та закваски. Метод визначення кількості біфідобактерій. – 14 с.

Державна служба статистики України. Посівні площі сільськогосподарських культур за їх видами. Доступ онлайн: <http://www.ukrstat.gov.ua/> [цитовано 28 берез. 2021].

На патенти

Патент України № 90119, МПК C02F 1/24. Спосіб мікробіологічного очищення води від іонів цинку / Волювач О. В., Горшкова О. Г., Беляєва Т. О., Конуп І. П., Баранов О. О. (Україна). – N 90119; заявл. 24.12.2013; опубл. 12.05.2014, Бюл. N 9.

Патент на винахід Україна, МПК A23G 3/34, 3/48. Спосіб одержання кондитерського антиоксидантного продукту, власник Одес. нац. технол. Університет / Пилипенко Л. М., Рогова Н. В., Килименчук О. О., Крусір Г. В., Севастьянова О. В., Біленька І. Р. Заявка на винахід No а 2022 03697 Україна, заявл. 04.10.22. Патент на винахід Україна, МПК A23G 3/34, 3/48.

На автореферати дисертацій

Білявська Л. О. Актинобактерії роду *Streptomyces* і їхні метаболіти у біорегуляції рос-лин : дис. ... док. біол. наук : 03.00.07. Київ, 2018. – 485 с.

Зразки посилань літератури, транслітерованих латиницею

References

Стиль оформлення для списку джерел латиницею – NLM (National Library of Medicine), зразок:

Author AA, Author BB, Author CC. Title of article. Title of Journal. 2005;10(2):49-53.

Статті в журналах:

Shtenikov MD, Strashnova IV, Korotaieva NV, Tytarenko NV et al. Characteristics of marine strain *Streptomyces* sp. with antimicrobial and cytotoxic



activity. *Biosyst. Divers.* 2023;31(4):451–459. <https://doi.org/10.15421/012354>

Qi D, Liu Q, Zou L, Zhang M, Li K et al. Taxonomic identification and antagonistic activity of *Streptomyces luomodiensis* sp. nov. against phytopathogenic fungi. *Front. Microbiol.* 2024;15:1–14. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1402653>

Матеріали з їздів, конференцій:

Strashnova I, Andriuschenko O, Vasylieva N, Shtnenikov M, Korotaieva N. Antagonistic potential of Black Sea actinobacteria. *Absract book of the 9th International Weigl Conference*, 27–29 June, 2024, Rzeszow, Poland, 2024:53–54.

Dikova B, Djournanski A, Lambev H. Establishment of economically important viruses on *Echinacea purpurea* and their influence on the yield. In: *Proceedings of the conference "Innovative aspects to coneflower study"*. Ed. Pospelov S. Poltava: Dyvosvit, 2013:36–45.

Yin R, Francis F, Bragard C, Liu Y, Chen J. Study on transmission efficiency of CMV transmitted by *Myzus persicae* from different places. In: *Proceedings of 9th International Symposium on Aphids*, Beijing, China. 2013:49–50.

Дисертаційні роботи:

Koreneva AA. Biological properties of medicinal plants viruses. PhD thesis, Taras Shevchenko National University of Kyiv, 2009:22.

Збірники:

Zinchenko OYu, Shmatkova NV, Seyfullina IY Evaluation of antiviral activity 4-dimethylaminobenzaldehyde 2-hydroxybenzoyl-, nicotinoyl- and isonicotinoylhydrazones and their chelates with SnCl_4 on "phage-host" model. «*MODERN ASPECTS OF SCIENCE*», 21th volume of the international collective monograph / Publishing Group «Vědecká perspektiva». 2022:62–73.

Dunich A, Mishchenko L. Heavy metals content in virus infected purple coneflower plants. *Bull T Shevchenko Nat Univ Kyiv Ser Biol.* 2013;65(3):22–26.

Патенти, заявки:

Patent Ukrainy na vynahid No 116299. Method of defenolization of industrial effluents / Ivanycja V.O., Gorshkova O.G., Gudzenko T.V., Voljuvach O.V., Konup I.P., Bjelajeva T.O. Nomer zajavky No a201608635 vid 25.07.2016 r. Opubl. 26.02.2018, Bjul. No 4. [in Ukrainian].

Patent Ukrainy na vynahid No 116058. Method of biological treatment of surface water / Gvozdyak P.I., Kaparnyk A.I., Dombrovs'kyj K.O., Ryl's'kyj O.F., Bolgova O.S. Opubl. 25.01.2018., Bjul. No 2. [in Ukrainian].

Статті з електронних журналів

Author AA, Author BB, Author CC. Title of article. Title of Journal. 2005;10(2):4953, available at <https://www.ascusc.org/jcmc/vol5/issue2/>

За наявності в статті DOI (Digital Object Identifier), яка є міжнародним ISO стандартом (<http://www.doi.org/>), в списку літератури вказати її ідентифікатор, наприклад:

Author AA, Author BB, Author CC. Title of article. Title of Journal. 2005;10(2):49-53. <https://doi.org/10.1134/S1023193508080077>



Датою надходження статті вважають день, коли до редколегії надійшов перший варіант тексту статті.

Після одержання коректури статті автор повинен виправити лише помилки і терміново відіслати статтю на адресу редколегії або повідомити про свої правки по телефону чи електронною поштою.

У разі затримки редакція, додержуючись графіка, залишає за собою право здати коректуру до друкарні (у виробництво) без авторських правок.

Підпис автора у кінці статті означає, що автор передає права на видання своєї статті редакції. Автор гарантує, що стаття оригінальна; ні стаття, ні рисунки до неї не були опубліковані в інших виданнях.



**АЛФАВІТНИЙ ПОКАЖЧИК СТАТЕЙ,
ОПУБЛІКОВАНИХ У ЖУРНАЛІ
«МІКРОБІОЛОГІЯ І БІОТЕХНОЛГІЯ»
У 2024 РОЦІ**

Автори	№ вип.	№ стор.
<i>Андрющенко А.В. див. Галкін М.Б.</i>	2	28
<i>Андрющенко О.В., Страшнова І.В., Іваниця Т.В., Ракитська С.І., Галкін М.Б.</i> Антагоністична активність чорноморських актинобактерій проти фітопатогенних мікроорганізмів	3	59
<i>Васильєва Н.Ю., Кішинська М.О., Штеніков М.Д.</i> Аналіз кластерів біосинтетичних генів <i>Bacillus velezensis</i> ONU 553 <i>in silico</i>	1	45
<i>Галкін М.Б. див. Андрющенко О.В.</i>	3	59
<i>Галкін М.Б., Ружанський Б.П.</i> Роль <i>Bacillus</i> spp. у сталому землеробстві та біоконтролі	3	6
<i>Галкін М.Б., Страшнова І.В., Андрющенко А.В.</i> Використання мікроорганізмів у біоремедіації ґрунтів, забруднених внаслідок бойових дій	2	28
<i>Галушка А.А. див. Комплікєвич С.Я.</i>	1	6
<i>Гнатуш С.О. див. Комплікєвич С.Я.</i>	1	6
<i>Гудзенко Т.В. див. Сацук О.В.</i>	2	6
<i>Зінченко О.Ю., Чебанов Н.С., Штеніков М.Д.</i> Скринінг чорноморських спороутворювальних бактерій щодо здатності до біодеградації полімерних матеріалів	3	33
<i>Іваниця В.О. див. Мерліч А.Г.</i>	2	56
<i>Іваниця В.О. див. Сацук О.В.</i>	2	6
<i>Іваниця Т.В. див. Андрющенко О.В.</i>	3	59
<i>Іваниця Т.В. див. Страшнова І.В.</i>	2	69
<i>Кальницька О.Ю. див. Мерліч А.Г.</i>	2	56
<i>Кішинська М.О. див. Васильєва Н.Ю.</i>	1	45
<i>Ковтун О.О. див. Мерліч А.Г.</i>	2	56
<i>Колдар Л.А. див. Почка О.В.</i>	3	50
<i>Комплікевич С.Я., Масловська О.Д., Галушка А.А., Гнатуш С.О.</i> Зміни пігментного складу <i>Rhodopseudomonas yavorovii</i> <i>IMB B-7620</i> за впливу солей важких металів	1	6



Лісютін Г.В. див. Страшнова І.В.	2	69
Масловська О.Д. див. Комплікевич С.Я.	1	6
Машикова А.К. див. Страшнова І.В.	2	69
Мерліч А.Г., Кальницька О.Ю., Шутило М.В., Ковтун О.О., Іваниця В.О. Характеристика лактобактерій з води та мідій Чорного моря з потенціалом до продукції антибактеріальних сполук	2	56
Нечитайло К.Ю. див. Теслюк Н.І.	1	36
Почка О.В., Колдар Л.А. Регенераційна здатність експлантів виду <i>Prunus laurocerasus</i> L. <i>in vitro</i>	3	50
Ракитська С.І. див. Андрющенко О.В.	3	59
Ружанський Б.П. див. Галкін М.Б.	3	6
Сацук О.В., Гудзенко Т.В., Іваниця В.О. Мікроорганізми морських холодних просочувань вуглеводнів	2	6
Страшнова І.В. див. Андрющенко О.В.	3	59
Страшнова І.В. див. Галкін М.Б.	2	28
Страшнова І.В., Машикова А.К., Лісютін Г.В., Іваниця Т.В. Антагоністична активність актинобактерій, виділених із губок <i>Haliclona</i> spp. Одеської затоки	2	69
Страшнова І.В., Ткаченко Ф.П., Чигріна Є.І. Антимікробна активність олій з насіння гарбуза звичайного, кісточок винограду і плодів обліпихи	1	22
Теслюк Н.І., Шульга К.О., Нечитайло К.Ю. Визначення вираженості впливу бактерій роду <i>Bacillus</i> на культуру насіння рису та кукурудзи в умовах <i>in vitro</i>	1	36
Ткаченко Ф.П. див. Страшнова І.В.	1	22
Чебанов Н.С. див. Зінченко О.Ю.	3	33
Чигріна Є.І. див. Страшнова І.В.	1	22
Штеніков М.Д. див. Васильєва Н.Ю.	1	45
Штеніков М.Д. див. Зінченко О.Ю.	3	33
Шульга К.О. див. Теслюк Н.І.	1	36
Шутило М.В. див. Мерліч А.Г.	2	56



Увага: передрук, усі види копіювання та відтворення матеріалів,
що надруковані у журналі «Мікробіологія і біотехнологія»,
можливі лише за умови посилання на джерело інформації
та з дозволу редакційної колегії.
Усі права захищені згідно законодавства України.

Верстка С. О. Остапенко

Підписано до друку 25.04.2025 р. Формат 70x100/16.
Ум.-друк. арк. 7,88. Наклад 100 пр.
Зам. № 2947.

Видавець:

Одеський національний університет імені І. І. Мечникова
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 4215 від 22.11.2011.
вул. Університетська, 12, м. Одеса, 65082, Україна
Тел.: +38 (048) 723 28 39, e-mail: druk@onu.edu.ua

Виготовлювач: