

БИОЛОГИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ЗАБОЛЕВАНИЙ ЗЛАКОВЫХ КУЛЬТУР С ПРИМЕНЕНИЕМ БАКТЕРИЙ РОДА *PANTOEA* Ю.Р. Серазетдинова¹, Д.Е. Колпакова¹, Е.Е. Бородина^{1*}, И.И. Плешивцев¹, А.В. Гордиенко², Л.К. Асякина¹, А.Ю. Просеков¹

¹Кемеровский государственный университет и ²ООО «Азот-Агро», Кемерово, Россия

*Эл. почта: kborodina1908@gmail.com

Статья поступила в редакцию 10.08.2025; принята к печати 12.09.2025

Рассмотрена проблема снижения продуктивности злаковых культур грибковыми (*Fusarium*, *Puccinia*, *Zymoseptoria*, *Botrytis*) и бактериальными (*Xanthomonas* и *Erwinia*) фитопатогенами. Обсуждены данные о разнообразии грибковых и бактериальных фитопатогенов, поражающих злаковые культуры, и о молекулярных механизмах их действия. Отмечены ключевые фитопатогены и особенности развития заболеваний. Проанализированы исследования механизмов антагонистической активности, направленной на подавление развития фитопатогенов. В контексте поиска альтернатив химическим средствам защиты растений повышается интерес к бактериям рода *Pantoea* как к перспективным агентам биологического контроля. Анализируются механизмы защиты растений бактериями рода *Pantoea*, в том числе механизмы стимуляции иммунитета и антагонистические соединения, что может способствовать разработке инновационных инокулянтов для комплексного контроля заболеваний. Штаммы бактерий рода *Pantoea*, ассоциированные с растениями, демонстрируют высокую эффективность в стимуляции роста злаковых культур. Этот эффект достигается действием различных механизмов, влияющих на способность фиксировать атмосферный азот, продуцировать фитогормоны и сидерофоры, солюбилизировать фосфаты и калий. Таким образом, род *Pantoea* является перспективным для разработки комплексных биологических средств защиты растений от фитопатогенов и для развития экологически чистых способов ведения сельского хозяйства, снижающих чрезмерное использование химических удобрений и пестицидов.

Ключевые слова: органическое земледелие, биопестициды, *Pantoea*, фитопатогены.

BIOLOGICAL CONTROL OF CEREAL CROP DISEASES USING BACTERIA OF THE GENUS *PANTOEA*

Yu.R. Serazetdinova¹, D.E. Kolpakova¹, E.E. Borodina^{1*}, I.I. Pleshivtsev¹,

A.V. Gordienko², L.K. Asyakina¹, A.Yu. Prosekov¹

¹Kemerovo State University and ²Azot-Agro LLC, Kemerovo, Russia

*Email: kborodina1908@gmail.com

The review addresses the problem of reduced cereal crops productivity caused by phytopathogens, mainly related to the fungal genera *Fusarium*, *Puccinia*, *Zymoseptoria* and *Botrytis* and bacterial genera *Xanthomonas* and *Erwinia*. Data on the diversity of fungal and bacterial phytopathogens affecting cereal crops and on the complex molecular mechanisms of their effects are discussed. The key phytopathogens and features of disease development are considered. In the context of searching for alternatives to chemical plant protection means, interest in bacteria of the genus *Pantoea* as promising biological control agents is increasing. The various plant protection mechanisms demonstrated by *Pantoea* including immunity stimulation and antagonistic compounds production may contribute to the development of innovative inoculants for comprehensive disease control. *Pantoea* strains associated with plants demonstrate high efficiency in stimulating cereal crops growth. This effect is achieved via various mechanisms related to the ability to fix atmospheric nitrogen, produce phytohormones and siderophores, and solubilize phosphates and potassium. Thus, the genus *Pantoea* is promising for the development of complex biological plant protection products against phytopathogens for the formation of environmentally friendly agriculture that reduces the excessive use of chemical fertilizers and pesticides in the environment.

Keywords: organic farming, biopesticides, *Pantoea*, phytopathogens

ВВЕДЕНИЕ

Поддержание высокой урожайности сельскохозяйственных культур представляет собой серьезную проблему в условиях интенсивной эксплуатации земельных ресурсов [54]. Прогнозируемый рост мирового населения до 9 миллиардов человек к 2050 году приведет к увеличению спроса на продовольствие на 35–56%, а при реализации негативных сценариев изменения климата – до 62% [36].

Злаковые культуры являются основным источником питательных веществ во всем мире, обеспечивая население белками, углеводами, микроэлементами, минералами, витаминами и жирами [54]. Среди злаковых культур пшеница (*Triticum aestivum* L.) занимает второе место по объему производства, достигнув в 2024 году валового сбора более 80 миллионов тонн в России по данным Росстата. При этом производство пшеницы сталкивается с рядом существенных ограничений. Интенсификация агротехнологий, направленная на максимизацию урожайности, привела к деградации почвенного покрова и снижению уровня плодородия. Повсеместное применение агрохимикатов не обеспечило ожидаемого прироста продуктивности, поскольку значительная часть элементов питания не усваивается растениями, трансформируется в нерастворимые формы, накапливается в почве и атмосфере [105]. Традиционные методы земледелия привели к деградации микробного биоразнообразия почв, что негативно влияет на функционирование почвенной экосистемы и лимитирует взаимовыгодные симбиотические взаимодействия между растениями и микроорганизмами, играющие ключевую роль в формировании устойчивости растений к биотическим и абиотическим стрессам [64, 167].

В контексте глобального продовольственного кризиса и технологических рисков разработка эффективных и экологически безопасных методов борьбы с фитопатогенами приобретает особую актуальность. В свете Федеральной научно-технической программы «Развитие сельского хозяйства на 2017–2030 годы» и Национального проекта «Технологическое обеспечение продовольственной безопасности», разработка альтернативных методов защиты растений, в том числе микробиологических препаратов, является приоритетным направлением для перехода к экологически чистому агрохозяйству и достижения продовольственной независимости.

Фитопатогены представляют серьезную угрозу для сельского хозяйства, приводя к значительным потерям урожая, которые в годы с неблагоприятной эпидемиологической обстановкой достигают 50–60%. Воздействие фитопатогенов на качество зерна многоаспектно. Начиная с этапа вегетации, заражение растений фитопатогенами негативно влияет на физиологические процессы, в том числе фотосинтез и

транслокацию биологически активных веществ, что приводит к снижению массы, размера и плотности зерна, а также увеличению доли недоразвитых зерен [21, 39]. В послеуборочный период при несоблюдении условий хранения создаются благоприятные условия для развития условно патогенных грибов, вызывающих гниение зерна, сопровождающееся потерями массы, изменением органолептических свойств и снижением технологических качеств [71].

Помимо ухудшения физических параметров, фитопатогены изменяют биохимический состав зерна, расщепляя нутриенты, такие как белки, углеводы и липиды, что снижает пищевую ценность. Например, активность некоторых видов грибов может привести к протеолизу и снижению содержания глютена в пшенице, негативно влияя на хлебопекарные свойства муки. Кроме того, нарушается баланс витаминов и минералов [71]. Одной из наиболее серьезных угроз, связанных с заражением зерна фитопатогенами, является контаминация микотоксинами – вторичными метаболитами, продуцируемыми различными видами микромицетов, преимущественно родов *Fusarium*, *Aspergillus* и *Penicillium* [60]. Эти соединения, в том числе афлатоксины, трихотецены, охратоксин А, зеараленон и фумонизины, токсичны и представляют опасность для здоровья человека и животных, вызывая различные патологические состояния, от острых и хронических интоксикаций до иммуносупрессии, канцерогенеза, мутагенеза и тератогенеза. Устойчивость микотоксинов к высоким температурам и химическим воздействиям существенно осложняет борьбу с ними, поэтому приоритетной задачей является предотвращение заражения зерна грибами-продуцентами [82].

Научные исследования свидетельствуют о существовании высокоэффективных ростостимулирующих штаммов микроорганизмов, которые могут найти широкое применение в органическом сельском хозяйстве. Некоторые штаммы бактерий рода *Pantoea* способны стимулировать рост растений как непосредственно, так и косвенно. Прямое стимулирование роста осуществляется посредством синтеза фитогормонов, таких как ауксины, цитокинины и гиббереллины, которые регулируют процессы роста и развития растений, фиксации атмосферного азота, растворения неорганических форм фосфора и калия [156], а также синтеза сидерофоров [125]. Косвенное стимулирование роста растений осуществляется благодаря антагонистической активности, синтезу антибиотиков, продуцированию ферментов, разрушающих клеточную стенку фитопатогенов, конкуренции за питательные вещества и место обитания, выработке цианистого водорода и стимуляции защитных механизмов растений [87, 175].

Представители рода *Pantoea* демонстрируют уникальную биохимическую активность и ассоциируются с различными растениями-хозяевами, способны

колонизировать корневую систему, листья и стебли растений. Это открывает исключительные возможности для органического сельского хозяйства [42]. На сегодняшний день идентифицировано 27 различных видов *Pantoea* со схожими фенотипическими признаками [83]. В природе *Pantoea* spp. зачастую обнаруживают в ассоциации с растениями. Но они также были обнаружены в различных почвах и водной среде по всему миру [178].

Цель настоящего обзора – критический анализ научной литературы и обобщение данных о потенциале и механизмах действия бактерий рода *Pantoea* в качестве агентов биоконтроля фитопатогенных микроорганизмов, поражающих злаковые культуры.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Поиск релевантной литературы осуществлялся в наукометрических базах данных Scopus, MDPI, ScienceDirect, Google Scholar, PubMed и других, по ключевым словам и словосочетаниям: фитопатогены злаковых культур, механизмы антагонистической активности, род *Pantoea*, *Pantoea* как ростостимуляторы. В обзор включены публикации, индексированные в указанных базах данных в период с 10.06.2025 по 01.08.2025. Из отобранных источников извлечены полные библиографические описания. Анализ публикаций включал изучение целей, дизайна исследования, полученных результатов и выводов авторов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Поиск в специализированных научных базах данных по заданным ключевым словам выявил 210 публикаций. После удаления дубликатов проведена оценка релевантности 189 публикаций на основе анализа их названий и аннотаций. В результате отбора 147 публикаций включены в настоящий обзор.

Основные фитопатогены злаковых культур

Распространенность заболеваний злаковых культур по регионам Российской Федерации представлена в таблице 1 [3].

Fusarium spp

Грибы рода *Fusarium*, будучи космополитами [158], демонстрируют широкую экологическую распространенность, колонизируя разнообразные субстраты, включая почву, растительные остатки, а также обнаруживаясь в аэрогенных, гидрогенных, фитогенных и энтомогенных нишах [141]. Способность к длительному выживанию в окружающей среде обеспечивается образованием специализированных структур, таких как хламидоспоры – толстостенные покоящиеся споры, устойчивые к неблагоприятным условиям; склероции – компактные массы мицелия, служащие для переживания, и конидии – бесполое споры, обеспечивающие распространение [56]. Повышенная плотность популяций *Fusarium* наблюдается в агроэкосистемах и пастбищных биогеоценозах [5, 113, 138], что обусловлено наличием богатой органической материи и специфическими условиями, способствующими развитию данных грибов. Среди видов *Fusarium* выделяют эвритопные виды, такие как *F. poae* и *F. sporotrichioides*, обладающие широким диапазоном толерантности к экологическим факторам, и стено-топные виды, например *F. graminearum*, *F. culmorum*, *F. cerealis* и *Fusarium oxysporum*, распространение которых ограничено специфическими климатическими зонами и типами почв. Каждый вид *Fusarium* характеризуется определенным экологическим оптимумом, включающим температурный режим, влажность, pH почвы и доступность питательных веществ [40]. Таксономическое разнообразие *Fusarium* в различных географических регионах является результатом комплексного взаимодействия абиотических факторов, таких как климатические условия и физико-химические параметры почвы, и биотических факторов, включая тип и состав растительных сообществ [139].

Фитопатогенные штаммы *Fusarium* ежегодно являются причиной многомиллиардных убытков мировой экономики в секторе сельского хозяйства [15]. Масштаб распространения фузариозных инфекций растений подтверждается включением *F. graminearum* и *F. oxysporum* в список пяти наиболее значимых фитопатогенов злаковых культур.

Табл. 1.

Распространенность заболеваний злаковых культур по регионам Российской Федерации в 2024 году

Заболевание	Регионы распространения
Корневая гниль	Центральный, Южный, Северо-Кавказский, Уральский и Сибирский Федеральные округа
Мучнистая роса	Южный, Северокавказский, Уральский и Сибирский Федеральные округа
Бурая ржавчина	Центральный, Южный, Северокавказский, Уральский, Сибирский и Дальневосточный Федеральные округа
Желтая ржавчина	Удмуртская республика, Башкортостан, Владимирская и Тульская области, Ставропольский и Краснодарский края
Септориоз	Южный, Северокавказский, Уральский и Сибирский Федеральные округа
Фузариоз колоса	Центральный, Южный, Уральский и Сибирский Федеральные округа

тогенных грибов, наряду с представителями классов Ustilaginomycetes и Pucciniales, а также возбудителями бурой и серой гнилей [164]. Несмотря на появление новых фунгицидных препаратов, грибы рассматриваемого рода сохраняют значительный адаптивный потенциал, что проявляется в устойчивости к препаратам и способности инфицировать сельскохозяйственные культуры [122]. Характерными симптомами фузариозов являются увядание, корневые и семенные гнили. Фузариоз колоса представляет собой одно из наиболее распространенных и вредоносных заболеваний. Эта инфекция приводит к контаминации зерна микотоксинами и существенному снижению урожайности. Этиология заболевания полимикробна и варьирует в зависимости от географических и климатических условий. Например, в европейских странах доминирующими возбудителями фузариоза являются *F. graminearum*, *F. culmorum*, *F. poae* и *F. avenaceum* [76].

Штамм *F. avenaceum*, демонстрируя широкое распространение в умеренном климате, характеризуется двойственной экологической ролью, функционируя как сапротроф на растительных остатках и как фитопатоген, вызывающий фузариоз овса (*Avena sativa* L.) и пшеницы (*Triticum aestivum* L.), корневые гнили у представителей семейств бобовых (Fabaceae) и гвоздичных (Caryophyllaceae) [118]. Оптимальные условия для заражения растений фитопатогенами рода *Fusarium* создаются при температурах 6–40°C и высокой влажности (70–80%) [9]. Патогенное воздействие *F. avenaceum* проявляется в снижении всхожести семян, задержке роста и развития растений, а также в некротических поражениях корневой системы. *F. moniliforme* (*verticillioide*s), поражая преимущественно злаковые культуры (Poaceae), индуцирует комплекс патологических изменений, включая корневые гнили, гипертрофию тканей, вызванную нарушением гормонального баланса, и задержку роста, что в конечном итоге приводит к снижению продуктивности растений [184].

F. culmorum является почвенным грибом, вызывающим гниль корней и коронки, а также фузариоз всходов и колоса у различных мелкозернистых злаков, особенно пшеницы и ячменя. Признаки гнили корней и коронки у зараженного растения зависят от времени заражения. Ранняя стадия заражения грибом вызывает гибель всходов с видимым коричневым изменением цвета на корнях, колептилях и псевдостебле. Симптомы поздней стадии включают коричневое изменение цвета на начальных междоузлиях главного стебля, недоразвитие побегов, образование белых головок и сморщенных белых зерен или отсутствие зерна, что приводит к полеганию [78]. *F. sporotrichioides*, адаптированный к условиям тропического и умеренного климата, инфицирует злаковые культуры, вызывая корневые и стеблевые гнили, что приводит к ослаблению растений и снижению урожайности. Кро-

ме того, *F. sporotrichioides* продуцирует токсин T-2 – опасный трихотеценовый микотоксин, представляющий угрозу для здоровья человека и животных при попадании в пищевую цепь [149].

Грибы рода *Fusarium* используют разнообразные механизмы для преодоления защитных систем злаковых культур. Один из механизмов связан с секрецией белков, модулирующих иммунный ответ растения-хозяина. Штамм *F. oxysporum*, например, продуцирует функциональные аналоги ощелачивающих пептидов, таких как фактор быстрого подщелачивания [107]. Обнаружение таких метаболитов в инфицированных тканях злаковых указывает на их потенциальную роль в подавлении защитных реакций и усилении патогенности гриба [7]. Ощелачивание апопласта, индуцированное фактором быстрого подщелачивания, активирует сигнальный каскад, связанный с фосфорилированием митоген-активируемых протеинкиназ, что играет ключевую роль в развитии заболевания [106].

Помимо фактора быстрого подщелачивания, в патогенном действии *Fusarium* на злаковых задействованы фитогормоны. Продукция фузариевой и абсцизовой кислот рассматривается как фактор, способствующий развитию инфекции [159]. Абсцизовая кислота, известная своей ролью в адаптации растений к абиотическим стрессам, таким как засуха и засоление, оказывает иммуносупрессивное действие, делая злаковые более восприимчивыми к фитопатогенам рода *Fusarium*. Она ингибирует экспрессию генов, связанных с защитными реакциями, и подавляет синтез защитных белков, создавая благоприятные условия для развития патогена [63, 159]. Таким образом, воздействуя на физиологический статус растения-хозяина посредством абсцизовой кислоты, грибы *Fusarium* spp. эффективно обходят его защитные механизмы [112].

Puccinia spp

Полосатая или желтая ржавчина пшеницы, вызываемая облигатным биотрофным грибом *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*, представляет собой серьезную экологическую проблему. Усугубляет ситуацию динамичная эволюция патогена, приводящая к возникновению новых штаммов с повышенной вирулентностью, способных преодолевать генетически обусловленную устойчивость сортов пшеницы и адаптироваться к изменяющимся климатическим условиям. Урединиоспоры полосатой ржавчины легко переносятся ветром на большие расстояния, что способствует быстрому развитию и широкому распространению болезни [47].

Развитие и интенсивность эпидемий полосатой ржавчины обусловлены комплексом факторов, включающим наличие вирулентных штаммов патогена, восприимчивость сорта пшеницы и благоприятные метеорологические условия. Оптимальные условия

для заражения растений создаются при умеренно низких температурах (7–12°C) и высокой влажности, в то время как спорообразование интенсифицируется при более высоких температурах (15–25°C). Экстремально высокие температуры (35–40°C) оказывают летальное воздействие на фитопатоген. Следовательно, регионы с выраженными суточными колебаниями температуры, характеризующиеся прохладными ночами и теплыми днями, представляют собой наиболее благоприятную среду для развития полосатой ржавчины [8, 29].

Географическое распространение *P. striiformis* f. sp. *tritici* охватывает более 60 стран на всех континентах, за исключением Антарктиды. Значительный прогресс, достигнутый за последнее столетие в изучении биологии, экологии и геномики патогена, молекулярных механизмов взаимодействия *P. striiformis* с растением-хозяином, а также эпидемиологии и стратегий управления заболеванием, способствовал разработке более эффективных методов защиты пшеницы [17].

Штамм *P. striiformis*, подобно многим другим представителям рода *Puccinia*, является гетероциклическим грибом, полный жизненный цикл которого включает пять стадий спороношения и требует наличия двух филогенетически различных хозяев: основного (пшеница и другие злаки) и промежуточного (барбарис). Долгое время промежуточный хозяин *P. striiformis* оставался неизвестным, и лишь в 2010 году было экспериментально подтверждено, что базидиоспоры гриба способны инфицировать барбарис, завершая полный цикл развития [73].

Облигатный биотрофизм *P. striiformis* обуславливает невозможность его культивирования на искусственных питательных средах, что существенно затрудняет проведение лабораторных исследований. Для изучения патогена необходимо использовать живые растения пшеницы, что усложняет и замедляет процесс разработки новых методов борьбы. *P. striiformis* способен инфицировать пшеницу на протяжении всего вегетационного периода, от стадии проростков до фазы созревания зерна. В связи с ограниченной продолжительностью защитного действия фунгицидов (20–40 дней), эффективная защита посевов пшеницы от полосатой ржавчины зачастую требует многократного применения фунгицидных препаратов в течение вегетационного сезона [29].

Важную роль в эволюции возбудителей ржавчины пшеницы сыграли межвидовые переходы, также называемые «скачки» хозяев. Современные полиплоидные сорта пшеницы, как считается, произошли от диплоидного дикорастущего вида козлятника (*Aegilops speltoides*). Возбудитель бурой ржавчины пшеницы, *P. triticina*, часто встречается на гексаплоидных и тетраплоидных сортах пшеницы. Козлятник является единственным диплоидным хозяином, на котором *P. triticina*

встречается в естественных условиях, хотя в экспериментальных условиях заражение других дикорастущих злаков искусственным путем также возможно [94].

Zymoseptoria spp.

Гриб *Zymoseptoria tritici* (*Mycosphaerella graminicola*) – возбудитель септориоза листьев пшеницы – является некротрофным аскомицетом. Этот фитопатоген вызывает значительные экономические потери в мировом производстве пшеницы. *Z. tritici* преимущественно поражает культурные виды пшеницы – мягкую (*T. aestivum*) и твердую (*T. turgidum*). Однако исследования показывают, что *Z. tritici* способен инфицировать и другие виды злаков [116].

Z. tritici размножается как половым, так и бесполом путем, образуя аскоспоры и пикнидиоспоры соответственно. Аскоспоры, распространяемые по воздуху, считаются основным фактором дальнего распространения патогена (до сотен километров) и играют важную роль в выживании гриба в межсезонье. Пикнидиоспоры, распространяемые каплями дождя, обеспечивают локальное распространение инфекции в пределах нескольких метров и ответственны за развитие заболевания в течение вегетационного периода [20]. Способность к обоим типам размножения обеспечивает высокую адаптивность *Z. tritici* к изменяющимся условиям среды [99]. Оптимальные условия для заражения растений этим фитопатогеном создаются при температурах 7–30 °C и высокой влажности [23].

Botrytis spp.

Botrytis cinerea – широко распространенный некротрофный фитопатогенный гриб, поражающий свыше 1000 видов растений, включая многие экономически значимые сельскохозяйственные культуры [173]. Вызываемая им серая гниль поражает плоды и овощи как в полевых условиях, так и при послеуборочном хранении, приводя к существенным потерям урожая и экономическому ущербу [110]. Процесс инфицирования растений грибом *B. cinerea* делится на три дискретные стадии: начальная характеризуется формированием локализованных некротических поражений; промежуточная включает комплексные взаимодействия между растением-хозяином и патогеном, определяющие исход инфицирования; поздняя отличается быстрым распространением поражений по тканям растения, что приводит к макроскопически видимым симптомам серой гнили [43, 97]. На молекулярном уровне патогенное действие *B. cinerea* связано с секрецией широкого спектра гидролитических ферментов, фитотоксинов и других эффекторных молекул, способствующих разрушению клеточных стенок растения и подавлению его защитных механизмов. Сложность взаимодействий *B. cinerea* с растениями-хозяевами и высокая генетическая вариабельность

патогена делают борьбу с серой гнилью сложной задачей, требующей комплексного подхода, включающего агротехнические мероприятия и использование устойчивых сортов [111]. Для *B. cinerea* оптимальные температуры заражения обычно находятся в диапазоне от 10,5°C до 34,7°C. Документировано, что он прорастает при температуре от 0°C до 30°C с оптимумом 20–25°C [26].

Бактериальные фитопатогены

Род *Xanthomonas* – грамотрицательные бактерии, включающие фитопатогенные виды, ответственные за более чем 400 различных заболеваний растений, представляющих серьезную угрозу для широкого спектра экономически важных сельскохозяйственных культур [163]. Высокая адаптивность бактерий *Xanthomonas* spp. позволяет им выживать в разнообразных условиях, включая почву, семена, органические остатки, а также устанавливать симбиотические отношения с насекомыми, что способствует распространению и развитию эпифитотий [104, 176]. Оптимальные условия для заражения растений фитопатогенами рода *Xanthomonas* создаются при температурах 5–35°C и высокой влажности [106].

X. campestris pv. *campestris* выделяется как особенно опасный патоген, вызывающий сосудистый бактериоз, известный также как черная гниль. Инфекционный процесс начинается с проникновения бактерии в организм хозяина через естественные отверстия (устьица, гидатоды) или поврежденные ткани. Последующее быстрое распространение по сосудистой системе приводит к характерным симптомам: увяданию, пожелтению и, в итоге, почернению сосудов [133], что делает пораженные культуры непригодными для употребления и реализации, вызывая значительные экономические потери.

Erwinia amylovora – другой значимый грамотрицательный фитопатоген, вызывающий опасное заболевание, известное как бактериальный ожог [118]. Данный патоген поражает широкий круг хозяев, приводя в некоторых случаях к быстрой гибели пораженного растения. Активное развитие и стремительное распространение бактериального ожога в сочетании с отсутствием высокоэффективных химических методов лечения делают заболевание особенно опасным [53]. Оптимальные условия для заражения растений фитопатогеном *E. amylovora* создаются при температурах 4–28°C и высокой влажности [135].

Механизмы антагонистической активности ризобактерий в отношении фитопатогенов злаковых культур

Антагонистическое воздействие бактерий на фитопатогенные грибы реализуется посредством двух

основных механизмов: прямого и косвенного [109]. Прямой антагонизм выражается в паразитировании бактерий на клетках целевого патогена и в конкуренции за питательные вещества. Исследование *in vitro* показало, что в присутствии агента биологического контроля патогенный грибок снижает использование сахарозы, глюкозы и фруктозы [67]. Некоторые виды бактерий из родов *Pseudomonas*, *Bacillus* и *Pantoea* действуют против инфекционных грибков из-за колонизации всех пищевых ресурсов в контролируемых условиях. Обнаружено, что виды *Pseudomonas* и *Bacillus* являются хорошими агентами биологического контроля, секретируя хитиназы, глюканазы и протеазы для деградации клеточной стенки патогенных грибов [10, 128]. Противогрибковая активность различных штаммов *Bacillus*, осуществляемая благодаря выработке ферментов, обнаружилась в отношении грибкового патогена *F. solani* [154].

Косвенный антагонизм опосредован активацией системной резистентности растения-хозяина, а также продукции антибиотических метаболитов, ингибирующих рост патогенов [103]. Кроме того, подавление роста патогенных грибов, достигается за счет комплекса дополнительных антагонистических стратегий, включающих биосинтез сидерофоров, конкуренцию за ресурсы (нутриенты и экологическую нишу), эмиссию летучих органических соединений, формирование биопленок на поверхности растений.

Антибиотики представляют собой класс низкомолекулярных органических соединений, используемых для подавления роста и развития других организмов. Их применение считается одним из наиболее эффективных методов биологического контроля, особенно в борьбе с вредителями и болезнями. Механизм действия антибиотиков состоит в нарушении жизненно важных процессов целевых организмов, таких как синтез белка, репликация ДНК или построение клеточной стенки [136]. Широкий спектр антибиотиков производится различными видами микроорганизмов. Многие антибиотики, такие как 2,4-диацетилфлороглюцин, пиолютеорин, феназин-1-карбоксамид, феназин-1-карбоновую кислоту и пирролнитрин, продуцируемые различными видами *Pseudomonas*, обладают противовирусными, антибактериальными и противогрибковыми свойствами [6]. Также виды рода *Bacillus* продуцируют антибиотические липопептиды, такие как итурин, бацилломицин, бациллизин, сурфактин, цвиттермицин и фенгицин. Липопептиды – это молекулы, состоящие из липидной и пептидной частей, и они часто проявляют поверхностно-активные свойства, что способствует их взаимодействию с клеточными мембранами целевых организмов [80].

Эффективность антибиотиков в отношении специфических фитопатогенов доказана как в контроли-

руемых лабораторных условиях (*in vitro*), так и в реальных условиях окружающей среды (*in situ*). Важно отметить, что некоторые виды микроорганизмов способны производить не один, а несколько различных антибиотиков, что позволяет им эффективно бороться с широким спектром вредителей или патогенов. Эта способность к многоцелевому воздействию делает их особенно ценным инструментом в биологическом контроле. Более того, комбинированное действие нескольких антибиотиков снижает вероятность развития резистентности у целевых организмов. Например, штамм *Bacillus cereus*, который продуцирует как цвиттермицин, так и канозамин, проявляет высокую антагонистическую активность в отношении фитопатогенов в лабораторных условиях. Более того, генетически модифицированный штамм *Pseudomonas putida* продуцирует антибиотик феназин, который подавляет развитие заболеваний у пшеницы, выращиваемой в полевых условиях [6, 11].

Цианистый водород (HCN) представляет собой летучее соединение, играющее значительную роль в качестве контролирующего агента в защите растений от фитопатогенов. HCN вырабатывается различными родами бактерий, включая *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Citrobacter*, *Flavobacterium*, *Pantoea*, *Enterococcus*, *Rhizobium* и др. [13, 68, 123]. Так, например, выделенные из ризосферы штаммы *B. megaterium* SNWU3, *B. thuringiensis* SNWU15, *B. paramycoides* MNWU5, *E. sp.* MNWU3, *P. rhizosphaerae* SNWU17 способны продуцировать цианистый водород и проявляют высокую антагонистическую активность в отношении *F. graminearum* [46]. Токсичность HCN обусловлена высокой реакционной способностью и возможностью образовывать стабильные комплексы с ионами металлов, играющими ключевую роль в клеточном метаболизме. В частности, HCN эффективно связывается с ионами меди, железа и марганца. Формирование комплексов с ними нарушает нормальное функционирование металлоферментов, включая цитохромоксидазу, ключевой компонент электрон-транспортной цепи митохондрий. Ингибирование цитохромоксидазы цианистым водородом приводит к блокированию транспорта электронов и, как следствие, к нарушению синтеза аденозинтрифосфата – основного источника энергии для клеточных процессов. Такое энергетическое голодание приводит к дисфункции клеток и, в конечном итоге, их гибели [126].

Способность к биосинтезу цианистого водорода обнаружена у ряда микроорганизмов. В частности, таксоны Proteobacteria (например *Chromobacterium*, *Pseudomonas*, *Rhizobium*) и Cyanobacteria (например *Anacystis*, *Nostoc*) синтезируют HCN из аминокислоты глицина [12, 44]. Этот биосинтетический путь катализируется ферментом HCN-синтазой, локализован-

ной в плазматической мембране. Предполагается, что продукция цианистого водорода микроорганизмами может служить механизмом защиты от патогенов или конкурентов, а также играть роль в сигнальных процессах.

Ризобактерии, стимулирующие рост растений, способны продуцировать литические ферменты, которые деградируют клеточную стенку [45]. В ответ на присутствие фитопатогенов, стимулирующие рост растений бактерии секретируют литические ферменты, такие как хитиназы, β -1,3-глюканазы и протеазы, в непосредственной близости от патогена [160]. Это приводит к лизису клеточной стенки путем образования пор и последующей дезорганизации цитоплазмы, что в итоге нарушает целостность клетки патогена [154].

Синтез литических ферментов является регулируемым процессом, который активируют молекулярные сигналы, генерируемые в результате распознавания организма-мишени ризобактериями. Распознавание запускает каскад внутриклеточных событий, включая перепрограммирование транскрипции и усиленную экспрессию генов, кодирующих эффекторных молекул, вовлеченные в процессы атаки и лизиса. Ключевую роль в механизмах распознавания и передачи сигнала играют различные факторы, ассоциированные с клеточной стенкой мишени, такие как лектины, а также физико-химические свойства поверхности клетки и продуцируемые ею вторичные метаболиты [160]. Эти факторы запускают специфические сигнальные пути, включая каскады митоген-активируемых протеинкиназ, сигнальные пути через циклический аденозинмонофосфат и передачу сигналов, опосредованную G-белками [77].

Сидерофоры – низкомолекулярные метаболиты, обладающие высоким сродством к ионам трехвалентного железа (Fe^{3+}). Ростстимулирующие ризобактерии посредством сидерофоров способны хелатировать ионы железа из окружающей среды и транспортировать их внутрь микробной клетки [25].

Присутствие микроорганизмов, продуцирующих сидерофоры, в ризосфере растений оказывает защитное действие против фитопатогенов [57]. Механизм такой защиты основан на конкуренции за железо: сидерофоры, продуцируемые стимулирующими рост растений бактериями, эффективно связывают доступное железо, лишая патогены необходимого для их роста и развития микроэлемента. Этот механизм, известный как сидерофор-опосредованное подавление фитопатогенов, позволяет использовать стимулирующие рост растений бактерии в качестве агентов биологического контроля, особенно в отношении патогенов, синтезирующих сидерофоры менее эффективные или в меньших количествах [143].

Дефицит железа оказывает негативное воздействие на клеточный метаболизм патогенов, приводя к задержке роста, ингибированию синтеза ДНК и РНК, снижению споруляции, морфологическим изменениям и нарушению энергетического обмена, затрагивая цикл трикарбоновых кислот, электрон-транспортную цепь и окислительное фосфорилирование [55].

Растения оснащены многоуровневой иммунной системой для защиты от фитопатогенов. При взаимодействии с растениями ризобактерии повышают системную устойчивость к ряду фитопатогенов. Различают системную приобретенную устойчивость (СПУ) и системную индуцированную устойчивость (ИСУ) [132].

При инокуляции патогеном в растении активируется системная приобретенная устойчивость [62]. При этом растения производят один или несколько сигналов, которые передают резистентность в неинфицированные части; следовательно, первичная инфекция предвещает устойчивость растения к дальнейшим заражениям [166]. Было показано, что на молекулярном уровне СПУ развивается по мере увеличения экспрессии большого числа генов, кодирующих малые белки, способные связывать стероидные молекулы хозяина, используемые патогенами для их роста [48].

Считалось, что салициловая кислота является одним из сигналом, активирующим СПУ, однако она хотя и индуцирует СПУ, не является ключевым мобильным сигналом. В качестве таковых были идентифицированы глицерол-3-фосфат, азелаиновая кислота, пипеколовая кислота, N-гидроксипипеколовая кислота, никотинамидадениндинуклеотид, никотинамидадениндинуклеотидфосфат и дегидроабетинол [49]. Была выдвинута гипотеза, что передачу сигнала СПУ, вызывая устойчивость в неинфицированных частях растения, может осуществлять метилсалицилат [134].

Индуцированную системную устойчивость (ИСУ) активируют специфические химические вещества, выделяемые ризобактериями [16, 171]. Например, летучие органические вещества ацетонин и 3-гидрокси-2-бутанон, продуцируемые ризобактерией *B. subtilis*, индуцируют устойчивость к *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* [4]. К метаболитам ризобактерий, способным индуцировать системную устойчивость растений, относятся и 2,4-диацетилфлороглюцинол и пиоцианин. 2,4-диацетилфлороглюцинол индуцирует сигнальный путь, регулируемый этиленом. Азотсодержащий синий пигмент пиоцианин является фактором системной устойчивости растений против серой гнили и пирикулярноза. Эти вещества индуцируют гены, чувствительные к сигнальным путям от салициловой и жасмоновой кислот.

Системная устойчивость против широкого спектра фитопатогенов обеспечивается укреплением клеточной стенки благодаря образованию лигнина, кал-

лозы и гликопротеинов, богатых гидроксипролином [79, 81, 155]. Кроме того, при ИСУ повышается активность таких белков, действующих против патогенов, как хитиназы и β -1,3-глюканазы [31, 38]. В отличие от СПУ, при которой активируются гены, зависящие от салициловой кислоты, ИСУ преимущественно опирается на сигнальные пути через жасмоновую кислоту и этилен. Запуск ИСУ зависит от наличия биостимуляторов в ризосфере и от способности растения их распознавать [81]. Совместная индуцированная и приобретенная системная устойчивость обеспечивает наиболее эффективную защиту от патогенов.

Известно, что ИСУ способны индуцировать не только ризобактерии. Так, сообщалось о повышении уровня салициловой кислоты в тканях растений после воздействия ультрафиолетового излучения [18, 19]. Кроме того, обработка салициловой кислотой снижала повреждающее воздействие УФ-излучения на растения, в частности благодаря повышению активности антиоксидантных ферментов, а также накопления антоцианов [102].

Применение ризобактерий индуцирует системную устойчивость в надземных органах растений различных видов. Индуцированная ризобактериями системная устойчивость схожа с системной приобретенной устойчивостью, характеризующейся повышенной резистентностью предварительно инфицированных участков растения к последующему заражению [14]. Главные различия между ними заключаются в следующем: системная индуцированная устойчивость запускается непатогенными ризобактериями, стимулирующими рост растений, а системная приобретенная устойчивость активируется после заражения патогенами [1]. Индуцированная системная устойчивость ассоциируется с липополисахаридами и салициловой кислотой, хотя некоторые ризобактерии активируют устойчивость через механизмы, зависящие от жасмоновой кислоты, аналогичные системной приобретенной устойчивости [74].

Вторичные метаболиты, выделяемые полезными микроорганизмами, могут и непосредственно противодействовать патогенным бактериям, и усиливать иммунные реакции растения для повышения ИСУ [185]. Противогрибковую активность и способность вызывать ИСУ проявляют феназины, продуцируемые полезными бактериями *Pseudomonas*. Внеклеточные полисахариды *B. cereus* могут индуцировать системную резистентность у *Arabidopsis*. Установлено, что микробные летучие органические соединения (ЛОС) способствуют росту растений благодаря усилению фотосинтеза, укреплению иммунной системы и активации сигнальных путей фитогормонов [86]. Показано, что влияние ЛОС на ИСУ осуществляется взаимодействием с сигнальными путями от салициловой и жасмоновой кислот, этилена и ауксина [28, 169]. ИСУ

индуцируют циклические липопептиды сурфактин и ЛОС 2,3-бутандиол, продуцируемые *Bacillus* spp. [50].

В целом, ИСУ связана с разнообразными изменениями в растениях, в том числе укреплением эпидермальных и клеточных стенок при отложении защитных барьеров (лигнин, каллоза, фенолы); повышением активности ферментов (полифенолоксидаза, пероксидаза, хитиназа, фенилаланинаммиаклиаза); стимуляцией продукции фитоалексинов; усилением экспрессии генов, связанных со стрессом. Эти изменения способны проявляться как по отдельности, так и в комбинации. Хотя эффективность биологического контроля в полевых условиях может быть ниже, чем у традиционных методов, комбинация индуцированной и приобретенной системной устойчивости, усиливающая защиту от некоторых бактериальных патогенов, открывает перспективы для интеграции обоих механизмов в сельскохозяйственную практику [22].

Образование биопленки – эффективный защитный механизм на поверхности растений против грибковых патогенов, способствующий адгезии, колонизации и размножению бактерий-антагонистов на пораженных участках формированием микроколоний, защищающих от патогенов. Эти микроколонии интегрированы посредством сигнальных молекул (фарнезол, фенилэтиловый спирт и тирозол) [27], обеспечивающим взаимодействие бактериальных клеток и их адаптацию к окружающей среде. Хотя механизм действия биопленок изучен не полностью, известно, что в некоторых случаях воздействие грибковых патогенов снижается формированием толстых биопленок, например, липопептидами [141]. Кроме того, микроколонии конкурируют с патогенами за ресурсы [63]. Сурфактин, противогрибковое соединение, также способствует образованию биопленок против патогенов на поверхности растений в почве [66, 84, 153].

Клеточная стенка грибов, являясь сложной и прочной структурой, играет ключевую роль в их защите и выживании. Основными компонентами этой стенки являются хитин и β -1,3-глюкан. Хитин, полисахарид, состоящий из N-ацетилглюкозамина, связанного β -1,4-гликозидными связями, образует жесткий экзоскелет, обеспечивающий структурную поддержку. Другой важный полисахарид, β -1,3-глюкан, формирует матрикс, который переплетается с хитином и другими компонентами клеточной стенки, придавая ей дополнительную прочность и целостность. Это делает клеточную стенку грибов устойчивой к различным внешним воздействиям, включая ферментативное разрушение. Однако у некоторых организмов, в частности антагонистических микроорганизмов, есть механизмы для преодоления этой защиты. Они секретируют специализированные ферменты, такие как

хитиназы, глюканазы и протеазы, целенаправленно разрушающие компоненты клеточной стенки грибов [33]. Хитиназы расщепляют хитин, гидролизуя β -1,4-гликозидные связи между молекулами N-ацетилглюкозамина. Глюканазы разрушают β -1,3-глюкан, гидролизуя соответствующие связи по двум основным механизмам: экзо-1,3-глюканазы последовательно отщепляют молекулы глюкозы с невозстанавливающего конца цепи глюкана, а эндо-1,3-глюканазы расщепляют глюкановые цепи в случайных внутренних точках [131]. Такое комбинированное действие различных ферментов обеспечивает эффективное разрушение как хитина, так и глюкана [89].

Протеазы расщепляют белки, которые входят в состав клеточной стенки. Эти ферменты действуют синергетически, эффективно разрушая защитный барьер грибов. Продукция таких ферментов позволяет бактериям-антагонистам эффективно подавлять рост и развитие фитопатогенов [141].

Таким образом, различные механизмы антагонизма бактерий против фитопатогенов включают конкуренцию за питательные вещества, продукцию антибиотиков, сидерофоров, литических ферментов и индукцию системной устойчивости растений. В частности, представители рода *Pantoea* демонстрируют широкий спектр антагонистической активности, используя комбинацию этих механизмов.

Механизмы взаимодействия представителей рода *Pantoea* с фитопатогенами злаковых культур

Полезные бактерии могут ограничивать развитие фитопатогенов, конкурируя за пространственные ниши или источники питательных веществ. Эффективные конкуренты обычно демонстрируют более быстрое усвоение питательных веществ и/или производят специфические соединения, которые позволяют им лучше распространяться по поверхности растений [85, 91, 117]. С фитопатогенами конкурируют некоторые виды *Pantoea*. Так, например, штамм *P. agglomerans* CPA-2, выделенный с поверхности яблока, защищает плоды груши и яблока после сбора урожая от трех распространенных патогенов, а именно *Penicillium expansum*, *Botrytis cinerea* и *Rhizopus stolonifer* [114]. Более того, продемонстрировано, что конкуренция за питательные вещества между *P. agglomerans* CPA-2 и *P. digitatum* и *P. italicum* происходит и на цитрусовых [120].

Род *Pantoea* включает очень разнообразную группу бактерий. Этот род принадлежит к семейству Enterobacteriaceae и включает 19 видов, которые могут оказывать положительное действие на растения: *P. eucaelyptii*, *P. agglomerans*, *P. vagans*, *P. conspicua*, *P. deleyi*, *P. anthophila*, *P. brenneri*, *P. ananatis*, *P. allii*, *P. stewartii*, *P. cyripedii*, *P. calida*, *P. gaviniae*, *P. dispersa*, *P.*

séptica, *P. wallisii*, *P. eucrinea*, *P. rodasii* и *P. rwandensis* [96]. Это грамотрицательные, неинкапсулированные бактерии, не обладающие способностью к спорообразованию. Они могут быть выделены из разных мест обитания, включая поверхности растений [157].

Способность *Pantoea* spp. защищать растения основана на нескольких механизмах, которые могут действовать независимо или в синергии, включая конкуренцию, прямой антагонизм и стимуляцию иммунитета растений. Свою роль в этих различных механизмах играют многочисленные метаболиты (таблица 2).

Летучие органические соединения – это химические вещества, могущие быть в газообразном состоянии при температуре окружающей среды. Бактериальные ЛОС включают несколько типов молекул, таких как спирты, производные бензола, терпены и др. [162, 179]. Некоторые ЛОС, продуцируемые микроорганизмами, обладают антагонистическими свойствами [71, 124, 183]. Антимикробные ЛОС, продуцируемые *Pantoea* sp., способны подавлять рост и развитие фитопатогенов, в том числе *Alternaria alternaria*, *Septoria lycopersici* и *Corynespora cassicola* [95]. Основными компонентами этих ЛОС являются 3-метилбутанол и 2-нонанол, которые проявляют противогрибковые свойства. Штамм *Pantoea* sp. Dez632, исследованный в работе [130], является продуцентом антибактериальных ЛОС, которые подавляют подвижность *Bacillus pumilus*, возбудителя корневой гнили свеклы. Данный штамм в основном продуцирует производные бензола, такие как п-ксилол. Летучие органические соединения, продуцируемые несколькими штамма-

ми *P. agglomerans*, оказывают прямое воздействие на *Monilinia fructigena* и *M. laxa* [90]. Они накапливаются в клеточной мембране фитопатогенов, тем самым нарушая ее общую организацию [186]. Проникая в клетки, ЛОС вызывают окислительный стресс, повреждающий внутриклеточные компоненты [37].

Пантоцины, продуцируемые *Pantoea* spp., проявляют сильное антибиотическое действие против фитопатогенных бактерий, включая *Erwinia amylovora* [32]. Синтез пантоцинов был впервые обнаружен у штамма *P. agglomerans* Eh252 (ранее известного как *E. herbicola* Eh252) [172]. Были идентифицированы две отдельные молекулы, пантоцин А и пантоцин В, и их функция была впоследствии описана у *P. agglomerans* Eh318 [182]. Пантоцин А представляет собой низкомолекулярный пептид, продуцируемый видами *Pantoea*, например *P. vagans* C9-1. Штаммы *P. agglomerans* Tx10, *P. agglomerans* P10c и *P. stewartii* S301 также обладают всем нужным для синтеза пантоцина А. Пантоцин А может проникать в бактериальные клетки посредством транспортеров трипептидов и нарушать биосинтез гистидина [127, 148]. Также было установлено, что мишенью пантоцина А является L-гистидинолфосфатаминотрансфераза патогенных бактерий [72]. Выработка пантоцина В наблюдалась только у *P. agglomerans* Eh318 [145], а его антимикробная активность в отношении *E. amylovora* направлена на биосинтез аминокислот и ферменты N-ацетилкарнитинтрансаминазы [24].

В литературных данных встречаются описания антимикробных веществ, синтезируемых *Pantoea* spp.,

Табл. 2.

Метаболиты бактерий рода *Pantoea*, участвующие в антагонизме с фитопатогенами

Метаболиты	Штаммы	Ссылка	
Летучие органические соединения	<i>Pantoea</i> sp. (Fe)	95	
	<i>Pantoea</i> sp. Dez632	129	
	<i>P. agglomerans</i> штаммы ACBC2, ACBP1 и ACBP2	90	
Пантоцин А	<i>P. agglomerans</i> Eh252	172	
	<i>P. agglomerans</i> Eh318	182	
	<i>P. vagans</i> C9-1, <i>P. agglomerans</i> Tx10*, <i>P. agglomerans</i> P10c*, <i>P. stewartii</i> S301 *	41	
Пантоцин В	<i>P. agglomerans</i> Eh318	182	
PNP-1	<i>P. ananatis</i> BRT175	115	
	<i>P. ananatis</i> PANS 99–36*	32	
PNP-2	<i>P. agglomerans</i> Tx10	126	
PNP-3	<i>P. agglomerans</i> штаммы 3581 и SN01080	180	
Феназины	<i>P. agglomerans</i> Eh1087	53	
	<i>P. agglomerans</i> R190*	93	
	<i>P. eucalypti</i> FBS135 *	150	
Дапдиамиды	<i>P. agglomerans</i> CU0119	34	
Ананатозиды	<i>P. ananatis</i> BRT175	51	
	<i>P. allii</i> u <i>P. stewartii</i>	100	
N(2-гидроксигексадецил)диэтаноламиновая кислота		<i>P. brenneri</i> AS3	69

Примечание: *Возможность синтеза следует только из геномных данных.

относящихся к производным аминокислот [115, 147, 181]. К настоящему времени обнаружены и частично охарактеризованы три из них [177]. *P. ananatis* BRT175 производит непротеиногенную аминокислоту 4-формиламинооксивинилглицин, непосредственно участвующую в антибиотическом действии в отношении *E. amylovora* [115] подавляя аминотрансферазу *E. amylovora*, тем самым нарушая метаболизм азота [147]. Производные аминокислот, выделенные из секретов различных штаммов *P. agglomerans*, также проявляют антибактериальные свойства в отношении *E. amylovora* [180].

Феназины продуцируются различными видами *Pantoea* [65]. Основным феназином, идентифицированным среди метаболитов *P. agglomerans*, является D-аланилгризеолутеиновая кислота [52]. Продукция этого феназина была описана только для штамма *P. agglomerans* Eh1087 [53]. Однако *P. agglomerans* R190 и *P. eucalypti* FBS135 также обладают генами, кодирующими ферменты, участвующие в биосинтезе феназинов [93, 150]. Считается, что антибактериальный механизм действия феназинов обусловлен их способностью вмешиваться в цепь переноса электронов в клетках фитопатогенов [52].

Ананатозиды А и В представляют собой гликолипиды, идентифицированные в секретах *P. ananatis*. Геномные исследования показывают, что способностью продуцировать ананатозиды могут обладать *P. allii* и *P. stewarti*, однако до сих пор синтез этих молекул был описан только для *P. ananatis* BRT175. Так как ананатозиды тесно связаны с рамнолипидами, которые проявляют сильные противогрибковые свойства, вероятно, что данные молекулы проявляют схожие свойства [51, 101].

N-(2-гидроксигексадецил)-диэтаноламиновая кислота представляет собой биосурфактант, продуцируемый штаммом *P. brenneri* AS3. Он проявляет антагонистическое действие против патогенов рода *Fusarium* [69].

Бактерии рода *Pantoea* способны активировать или праймировать защитные механизмы растений. Штамм *P. agglomerans* PA-AF2, найденный в виноградниках [174], способствует иммунному ответу у винограда, стимулируя накопления активных форм кислорода клетками растения, что вызывает активацию поздних защитных механизмов [100], а также снижает негативное воздействие фитопатогена *Botrytis cinerea*. У этого штамма не наблюдалась прямая противогрибковая активность, что говорит о защите, обусловленной индуцированной системной устойчивостью [168]. В работе [61] показано, что семена редиса, обработанные суспензией *P. agglomerans* E278Ar, приобретают значительную устойчивость к листовому патогену *Xanthomonas campestris* pv. *armoraciae*. Штамм *P. ananatis* PS27 также вызывает индуцированную

резистентность перца к *Xanthomonas axonopodis* pv. *vesicatoria* [75].

Сидерофоры, полученные из культуральной жидкости *P. brenneri* 3.5.1 [156], проявляют высокую антагонистическую активность в отношении *F. oxysporum*. Значительный антагонизм наблюдался во фракции метаболитов, растворенных в метаноле в отсутствие FeCl_3 . Как показано в [170], штамм *P. ananatis* AM-0261 проявлял антагонистическую активность в отношении грибов *Cladosporium* sp., *Alternaria alternata* и *Fusarium* sp., продуцируя индольные метаболиты с сильной противогрибковой активностью.

Ростостимулирующие свойства штаммов рода *Pantoea*, перспективные для сельскохозяйственной практики

Некоторые штаммы рода *Pantoea* стимулируют рост растений, действуя через прямые и косвенные механизмы. Прямые механизмы включают продукцию фитогормонов, фиксацию азота, растворение соединений фосфора, калия и других элементов, а также секвестрацию железа бактериальными сидерофорами [30, 63]. К косвенным механизмам можно отнести антагонистическую активность в отношении фитопатогенов [161].

Фитогормоны представляют собой класс органических соединений, которые оказывают положительное влияние на рост и развитие растительных клеток, тканей и органов. К одной из основных групп относятся ауксины [121, 140]. Некоторые виды рода *Pantoea* могут продуцировать ауксины, в частности индол-3-уксусную кислоту. Они способствуют росту и развитию корней растений [152]. Штамм *P. agglomerans* C1, выделенный из филлосферы растений салата (*Lactuca sativa* L.), обладает способностью растворять фосфаты, продуцировать индол-3-уксусную кислоту и сидерофоры, а также подавлять рост и развитие фитопатогенов [98].

Азот в больших количествах содержится в атмосфере, но, как правило, является наиболее ограничивающим питательным веществом для растений. Неспособность многих сельскохозяйственных культур, таких как злаки, напрямую использовать свободно доступный атмосферный азот означает, что их рост и производство часто в значительной степени зависят от применения химических удобрений, что приводит к выбросам парниковых газов и эвтрофикации воды [2, 59, 88]. Известно, что штаммы рода *Pantoea* способны фиксировать атмосферный азот, переводя его в доступную для растений форму [146]. Штаммы *P. agglomerans*, выделенные из ризосферы пшеницы и ячменя, обладают способностью фиксировать атмосферный азот, а также выступают в качестве биодоброудобрения улучшающего рост и развития злаковых культур [96].

Фосфор (P) является одним из важных макроэлементом почвы. Изоляты бактерий рода *Pantoea* способны переводить нерастворимые соединения фосфора в растворимые. Оценка влияния инокуляции штамма *P. agglomerans* V8R67, растворяющего фосфаты, на доступность фосфора и динамику бактериального сообщества полужасушливой почвы в условиях *in vitro* показала высокую эффективность солиubilизации фосфата кальция, связанную со снижением pH из-за секреции глюконовой кислоты [129]. Штамм *P. agglomerans* ZB продемонстрировал высокую способность солиubilизировать различные нерастворимые неорганические источники фосфата. Обнаружена положительная корреляция между продукцией органических кислот и растворением фосфата. Более того, *P. agglomerans* ZB обладает многими признаками, способствующими росту растений, такими как продукция индолил-3-уксусной кислоты, фитазы, щелочной фосфатазы и способность фиксировать азот [92].

Ионы железа (Fe) являются ключевыми компонентами различных метаболических путей в клетке [165]. Пара Fe(II)/Fe(III) участвует в катализе широкого спектра окислительно-восстановительных реакций и в системах переноса электронов. Ростостимулирующие микроорганизмы продуцируют сидерофоры при соответствующих условиях, тем самым регулируя биодоступность Fe [57]. Сидерофоры представляют собой низкомолекулярные соединения с высоким сродством к Fe(III). Основная функция сидерофоров заключается в преобразовании труднорастворимого железа в доступную форму [35, 137]. Ряд видов *Pantoea* продуцируют сидерофоры: *P. diversa*, *P. agglomerans*, *P. eucalyptii*, *P. allii* и *P. ananatis* [144, 145]. Было показано, что внесение *P. ananatis* в почву приводит к растворению переведению фосфора и цинка в раствор и образованию сидерофоров и индолил-3-уксусной кислоты [144]. По данным полногеномного секвенирования, бактерии *Pantoea*, содержат три кластера генов, гомологичных кластерам различных типов сидерофоров [151].

Заключение

Фитопатогены ограничивают продуктивность злаковых культур и приводят к значительным экономическим потерям. Наиболее распространенными фитопатогенами, поражающими злаковые культуры, являются представители грибов родов *Fusarium*, *Puccinia* и *Zymoseptoria*, *Botrytis* и бакте-

рий *Xanthomonas* и *Erwinia*. Их влияние на растения приводит к снижению качества и значительным потерям урожая.

В настоящее время вырос интерес к использованию бактерий *Pantoea* spp. для биологического контроля. Механизмы защиты растений, демонстрируемые бактериями *Pantoea*, разнообразны, но большинство эффектов, наблюдаемых в растениях, основано на секреции специфических соединений, которые проявляют антагонистическую активность в отношении фитопатогенов или способствуют стимулированию индуцированной системной устойчивости растений. С точки зрения биологической защиты род *Pantoea*, по-видимому, очень похож на бактерии *Bacillus* или *Pseudomonas*. Эти бактерии, схожие по способу действия, включая либо стимуляцию иммунитета, либо секрецию антимикробных соединений и биологических поверхностно-активных веществ. Понимание механизма действия бактерий *Pantoea* в стимуляции иммунитета растений и характеристика новых соединений на их основе с антагонистической активностью могут быть полезны для разработки новых инокулянтов с различными механизмами действия, что приведет к более эффективному биологическому контролю заболеваний.

Штаммы *Pantoea*, связанные с растениями, эффективно стимулируют рост многих культурных растений, в частности пшеницы, в основном за счет комбинации различных механизмов, стимулирующих рост растений. Среди этих механизмов – способность фиксировать атмосферный азот, выработка фитогормонов, деградация фитатов, солиubilизация фосфатов и калия, продукция сидерофоров.

Таким образом, штаммы рода *Pantoea* перспективны в разработке комплексных биологических средств защиты растений от фитопатогенов для экологически чистого сельского хозяйства, сокращающего чрезмерное использование химических удобрений и пестицидов в окружающей среде.

Благодарность: Исследование выполнено в рамках гранта Российского научного фонда по теме научного проекта «Новые бактериальные штаммы рода *Pantoea* в повышении устойчивости злаковых культур к фитопатогенам» (№ 25-16-20076) при финансовой поддержке Российского научного фонда (соглашение № 25-16-20076 от 17.04.2025 г.) и Министерства образования Кузбасса (соглашение № 01/2025 от 10.04.2025 г.).

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Кабашникова ЛФ. Прайминг защитных реакций в растениях при патогенезе: приобретенный иммунитет. Журнал Белорусского государственного университета. Экология. 2020;4:19-29. <https://doi.org/10.46646/2521-683X/2020-4-19-29>.
2. Колпакова ДЕ, Серазетдинова ЮР, Фотина НВ, Заушинцева АВ, Асякина ЛК, Лосева АИ. Микробная биофортификация злаковых культур: перспективы и текущее развитие. Техника и технология пищевых производств. 2024;54(2):191-211. <https://doi.org/10.21603/2074-9414-2024-2-2500>.
3. Живых АВ, ред. Обзор фитосанитарного состояния культур в Российской Федерации посевов сельскохозяйственных в 2024 году и прогноз развития вредных объектов в 2025 году. Москва: Министерство сельского хозяйства Российской Федерации; 2025.
4. Тютерева СЛ. Экологически безопасные индукторы устойчивости растений к болезням и физиологическим стрессам. Вестник защиты растений 2015;1(83):3-13.

Общий список литературы/References

1. Kabashnikova LF. [Priming of plant defense responses during pathogenesis: acquired immunity]. Journal of the Belarusian State University. Zhurnal Belorusskogo Gosudarstvennogo Universiteta Ekologiya. 2020;4:19-29. <https://doi.org/10.46646/2521-683X/2020-4-19-29>. (In Russ.).
2. Kolpakova DE, Serazetdinova YuR, Fotina NV, Zaushintsen AV, Asyakina LK, Loseva AI. [Microbial biofortification of grain crops: current state and prospects]. Tekhnika i Tekhnologiya Pischevykh Proizvodstv. 2024;54(2):191-211. <https://doi.org/10.21603/2074-9414-2024-2-2500>. (In Russ.).
3. Zhiviykh AV, ed. [Review of the Phytosanitary Condition of Crops in the Russian Federation and a Forecast for the Development of Harmful Objects in 2025]. Moscow: Ministry of Agriculture of the Russian Federation; 2025.
4. Tiuterev SL. [Environmentally safe inducers of plant resistance to diseases and physiological stresses]. Vestnik Zashchity Rasteniy. 2015;1(83):3-13. (In Russ.).
5. Abdel-Azeem AM, Abdel-Azeem MA, Darwish AG, Nafady NA, Ibrahim NA. Fusarium: Biodiversity, ecological significances, and industrial applications. In: Yadav A, Mishra S, Singh S, Gupta A, eds. Recent advancement in white biotechnology through fungi. Cham: Springer: 2019 p. 201-61. https://doi.org/10.1007/978-3-030-10480-1_6.
6. Abdelaziz AM, Hashem AH, El-Sayyad, GS, El-Wakil DA, Selim S, Alkhalifah DHM, Attia MS. Biocontrol of soil borne diseases by plant growth promoting rhizobacteria. Trop Plant Pathol. 2023;48:105-27. <https://doi.org/10.1007/s40858-022-00544-7>.
7. Abdel-Aziz MS, Ghareeb MA, Hamed AA, Rashad EM, El-Sawy ER, Saad IM, Ghoneem KM. Ethyl acetate extract of *Streptomyces* spp. isolated from Egyptian soil for management of *Fusarium oxysporum*: The causing agent of wilt disease of tomato. Biocatal Agric Biotechnol. 2021;37:102185. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2021.102185>.
8. Aggarwal R, Kulshreshtha D, Sharma S, Singh VK, Manjunatha C, Bhardwaj SC, Saharan MS. Molecular characterization of Indian pathotypes of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* and multigene phylogenetic analysis to establish inter- and intraspecific relationships. Genet Mol Biol. 2018;41(4):834-42. <https://doi.org/10.1590/1678-4685-GMB-2017-0171>.
9. Ahmad I, Mazhar K, Atiq M, Khalaf AK, Rashid MHU, Asif M, Ahmed S, Adil Z, Fayyaz A, Al-Sadoon MK, Al-Otaibi HS. Epidemiology and management of Fusarium wilt of Eucalyptus camaldulensis through systemic acquired resistance. PeerJ. 2024;12:e17022. <https://doi.org/10.7717/peerj.17022>.
10. Ali A, Iftikhar Y, Mubeen M, Ali H, Zeshan MA, Asad Z, Zafar-ul-Hye M, Rehman MA, Abbas M, Rafique M, Ghani MU. Antagonistic potential of bacterial species against fungal plant pathogens (FPP) and their role in plant growth promotion (PGP): A review. Int J Exp Bot. 2022;91(9):1859-77. <https://doi.org/10.32604/phyton.2022.021734>.
11. Ali AA, El-Ashry RM, Aioub AAA. Animal manure rhizobacteria co-fertilization suppresses phytonematodes and enhances plant production: evidence from field and greenhouse. J Plant Dis Prot. 2022;129:155-69. <https://doi.org/10.1007/s41348-021-00529-9>.

12. Anand A, Falquet L, Abou-Mansour E, L'Haridon F, Keel C, Weisskopf L. Biological hydrogen cyanide emission globally impacts the physiology of both HCN-emitting and HCN-perceiving *Pseudomonas*. *mBio*. 2023;14(5):e0085723. <https://doi.org/10.1128/mbio.00857-23>.
13. Andrade de LA, Santos CHB, Frezarin ET, Sales LR, Rigobelo EC. Plant growth-promoting rhizobacteria for sustainable agricultural production. *Microorganisms*. 2023;11(4):1088. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11041088>.
14. Aziz A, Verhagen B, Magnin-Robert M, Couderchet M, Clément C, Jeandet P, Trotel-Aziz P. Effectiveness of beneficial bacteria to promote systemic resistance of grapevine to gray mold as related to phytoalexin production in vineyards. *Plant Soil*. 2016;405:141-53. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2783-z>.
15. Bakker MG, Brown DW, Kelly AC, Kim HS, Kurtzman CP, McCormick SP, Ward TJ. *Fusarium mycotoxins*: A trans-disciplinary overview. *Can J Plant Pathol*. 2018;40:161-71. <https://doi.org/10.1080/07060661.2018.1433720>.
16. Bakker PA, Doornbos RF, Zamioudis C, Berendsen RL, Pieterse CM. Induced systemic resistance and the rhizosphere microbiome. *Plant Pathol J*. 2013;29(2):136-43. <https://doi.org/10.5423/PPJ.SI.07.2012.0111>.
17. Bandral D, Gupta V, Gupta SK, Jamwal G, Amin Z, Mohiddin FA, Ashraf, S Raish M. Assessment of pathogenicity and molecular profiles of *Puccinia striiformis* race causing stripe rust in wheat. *Physiol Mol Plant Pathol*. 2025;136:102530. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2024.102530>.
18. Bandurska H, Niedziela J, Chadzinikolau T. Separate and combined responses to water deficit and UV-B radiation. *Plant Sci*. 2013;213:98-105. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2013.09.003>.
19. Bandurska H, Pietrowska-Borek M, Cieślak M. Response of barley seedlings to water deficit and enhanced UV-B irradiation acting alone and in combination. *Acta Physiol. Plant*. 2012;34:161-71. <https://doi.org/10.1007/s11738-011-0814-9>.
20. Banke S, McDonald BA. Migration patterns among global populations of the pathogenic fungus *Mycosphaerella graminicola*. *Mol Ecol*. 2005;14:1881-96. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02536..>
21. Bencheikh A, Belabed I, Rouag N. *Fusarium* head blight of wheat: current knowledge on associated species and their mycotoxins, pathogenicity diversity, and management strategies. *Australasian Plant Pathol*. 2024;53:457-71. <https://doi.org/10.1007/s13313-024-00995-3>.
22. Bhat BA, Tariq L, Nissar S, Islam ST, Islam SU, Mangral Z, Ilyas N, Sayyed RZ, Muthusamy G, Kim W, Dar TUH. The role of plant-associated rhizobacteria in plant growth, biocontrol and abiotic stress management. *J Appl Microbiol*. 2022;133(5):2717-41. <https://doi.org/10.1111/jam.15796>.
23. Boixel AL, Chelle M, Suffert F. Patterns of thermal adaptation in a globally distributed plant pathogen: Local diversity and plasticity reveal two-tier dynamics. *Ecol Evol*. 2022;12(1):e8515. <https://doi.org/10.1002/ece3.8515>.
24. Brady SF, Wright SA, Lee JC, Sutton AE, Zumoff CH, Wodzinski RS, Beer SJ, Clardy J. Pantocin B, an antibiotic from *Erwinia herbicola* discovered by heterologous expression of cloned genes. *J Am Chem Soc*. 1999;121(50):11912-3. <https://doi.org/10.1021/ja992790m>.
25. Cain TJ, Smith AT. Ferric iron reductases and their contribution to unicellular ferrous iron uptake. *J Inorg Biochem*. 2021;218:111407. <https://doi.org/10.1016/j.jinorgbio.2021.111407>.
26. Campillay-Llanos W, Ortega-Farías S, González-Colville P, Díaz GA, López-Flores MM, López-Olivari R. Modeling the effects of extreme temperatures on the infection rate of *Botrytis cinerea* using historical climate data (1951–2023) of Central Chile. *Agronomy*. 2025;15(3):608. <https://doi.org/10.3390/agronomy15030608>.
27. Carmona-Hernandez S, Reyes-Pérez JJ, Chiquito-Contreras RG, Rincon-Enriquez G, Cerdan-Cabrera CR, Hernandez-Montiel LG. Biocontrol of postharvest fruit fungal diseases by bacterial antagonists: A review. *Agronomy*. 2019;9(3):121. <https://doi.org/10.3390/agronomy9030121>.
28. Cellini A, Spinelli F, Donati I, Ryu CM, Kloepper JW. Bacterial volatile compound-based tools for crop management and quality. *Trends Plant Sci*. 2021;26:968-83. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.05.006>.
29. Chen, X. Pathogens which threaten food security: *Puccinia striiformis*, the wheat stripe rust pathogen. *Food Sec*. 2020;12:239-51. <https://doi.org/10.1007/s12571-020-01016-z>.
30. Cherif-Silini H, Thissera B, Bouket AC, Saadaoui N, Silini A, Eshelli M, Alenezi FN, Vallat A, Luptakova L, Yahiaoui B, Cherrad S, Vacher S, Rateb ME, Belbahri L. Durum wheat stress tolerance induced by endophyte *Pantoea agglomerans* with genes contributing to plant functions and secondary metabolite arsenal. *Int J Mol Sci*. 2019;20(16):3989. <https://doi.org/10.3390/ijms20163989>.
31. Chouhan R, Ahmed S, Gandhi SG. Over-expression of PR proteins with chitinase activity in transgenic plants for alleviation of fungal

- pathogenesis. J Plant Pathol. 2023;105(1):69-81. <https://doi.org/10.1007/s42161-022-01226-8>.
32. Clardy J, Fischbach MA, Walsh CT. New antibiotics from bacterial natural products. Nat Biotechnol. 2006;12(12):1541-50. <https://doi.org/10.1038/nbt1266>.
 33. Davis EW II, Okrent RA, Manning VA, Trippie KM. Unexpected distribution of the 4-formylaminoxyvinylglycine (FVG) biosynthetic pathway in *Pseudomonas* and beyond. PLoS ONE. 2021;16(4):e0247348. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0247348>.
 34. Dawlaty J, Zhang X, Fischbach MA, Clardy J. Dapdiamides, tripeptide antibiotics formed by unconventional amide ligases. J Nat Prod. 2010;73(3):441-6. <https://doi.org/10.1021/np900685z>.
 35. Dertz EA, Xu J, Stintzi A, Raymond KN. Bacillibactin-mediated iron transport in *Bacillus subtilis*. J Am Chem Soc. 2006;128:22-3. <https://doi.org/10.1021/ja055898c>.
 36. Dijk M, Morley T, Rau ML, Saghai Y. A meta-analysis of projected global food demand and population at risk of hunger for the period 2010-2050. Nat Food. 2021;2(7):494-501. <https://doi.org/10.1038/s43016-021-00322-9>.
 37. Don SMY, Schmidtke LM, Gambetta JM, Steel CC. Volatile organic compounds produced by *Aureobasidium pullulans* induce electrolyte loss and oxidative stress in *Botrytis cinerea* and *Alternaria alternata*. Res Microbiol. 2021;172(1):103788. <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2020.10.003>.
 38. Dos Santos C, Franco OL. Pathogenesis-related proteins (PRs) with enzyme activity activating plant defense responses. Plants. 2023;12(11):2226. <https://doi.org/10.3390/plants12112226>.
 39. Drakopoulos D, Kägi A, Six J, A Zorn, Wettstein FE, Bucheli TD, Forrer H-R, Vogelgsang S. The agronomic and economic viability of innovative cropping systems to reduce Fusarium head blight and related mycotoxins in wheat. Agricult Syst. 2021;192:103198. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2021.103198>.
 40. Du S, Trivedi P, Wei Z, Feng J, Hu HW, Bi L, Liu YR. The proportion of soil-borne fungal pathogens increases with elevated organic carbon in agricultural soils. Msystems. 2022;7:e01337-21. <https://doi.org/10.1128/msystems.01337-21>.
 41. Duchateau S, Crouzet J, Dorey S, Aziz A. The plant-associated *Pantoea* spp. as biocontrol agents: Mechanisms and diversity of bacteria-produced metabolites as a prospective tool for plant protection. Biological Control. 2024;188:105441. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2024.105441>.
 42. Dutkiewicz J, Mackiewicz B, Lemieszek MK, Golec M, Milanowski J. *Pantoea agglomerans*: a mysterious bacterium of evil and good. Part IV. Beneficial effects. Ann Agric Environ Med. 2016;23(2):206-22. <https://doi.org/10.5604/12321966.1203879>.
 43. Eizner E, Ronen M, Gur Y, Gavish A, Zhu W, Sharon A. Characterization of Botrytis-plant interactions using PathTrack© - an automated system for dynamic analysis of disease development. Mol Plant Pathol. 2017;18(4):503-12. <https://doi.org/10.1111/mpp.12410>.
 44. El-Rahman A, Shaheen HA, El-Aziz A, Rabab M, Ibrahim DS. Influence of hydrogen cyanide-producing rhizobacteria in controlling the crown gall and root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*. Egypt J Biol Pest Control. 2019;29(1):41. <https://doi.org/10.1186/s41938-019-0143-7>.
 45. Fanai A, Bohia B, Lalremruati F, Lalhriatpui N, Lalrokimi, Lalmuanpui R, Singh PK, Zothanpui. Plant growth promoting bacteria (PGPB)-induced plant adaptations to stresses: an updated review. PeerJ. 2024;12:e17882. <https://doi.org/10.7717/peerj.17882>.
 46. Fasusi OA, Amoo AE, Babalola OO. Characterization of plant growth-promoting rhizobacterial isolates associated with food plants in South Africa. Antonie Van Leeuwenhoek. 2021;114(10):1683-708. <https://doi.org/10.1007/s10482-021-01633-4>.
 47. Figueroa M, Hammond-Kosack KE, Solomon PS. A review of wheat diseases-a field perspective. Mol Plant Pathol. 2018;19(6):1523-36. <https://doi.org/10.1111/mpp.12618>.
 48. Gamir J, Darwiche R, Van't Hof P, Choudhary V, Stumpe M, Schreiber R, Mauch F. The sterol-binding activity of pathogenesis-related protein 1 reveals the mode of action of an antimicrobial protein. Plant J. 2017;89(3):502-9. <https://doi.org/10.1111/tpj.13398>.
 49. Gao H, Guo M, Song J, Ma Y, Xu Z. Signals in systemic acquired resistance of plants against microbial pathogens. Mol Biol Rep. 2021 Apr;48(4):3747-59. <https://doi.org/10.1007/s11033-021-06344-7>.
 50. Garbeva P, Weissskopf L. Airborne medicine: Bacterial volatiles and their influence on plant health. New Phytol. 2020;226:32-43. <https://doi.org/10.1111/nph.16282>.
 51. Gauthier C, Lavoie S, Piochon M, Martinez S, Milot S, Déziel E. Structural determination of ananatoside A: An unprecedented 15-membered macrolactone-containing glycolipid from *Pantoea ananatis*. Carbohydr Res. 2019;471:13-8. <https://doi.org/10.1016/j.carres.2018.10.009>.
 52. Giddens SR, Bean DC. Investigations into the in vitro antimicrobial activity and mode of action of

- the phenazine antibiotic D-alanylgriseoliteic acid. *Int J Antimicrob Agents*. 2007;29(1):93-7. <https://doi.org/10.1016/j.ijantimicag.2006.08.028>.
53. Giddens SR, Houlston GJ, Mahanty HK. The influence of antibiotic production and pre-emptive colonization on the population dynamics of *Pantoea agglomerans* (*Erwinia herbicola*) Eh1087 and *Erwinia amylovora* in planta. *Environ Microbiol*. 2003;5(10):1016-21. <https://doi.org/10.1046/j.1462-2920.2003.00506.x>.
 54. Giraldo P, Benavente E, Manzano-Agugliaro F, Gimenez E. Worldwide research trends on wheat and barley: A bibliometric comparative analysis. *Agronomy*. 2019;9(7):352. <https://doi.org/10.3390/agronomy9070352>.
 55. Golonka R, Yeoh BS, Vijay-Kumar M. The iron tug-of-war between bacterial siderophores and innate immunity. *J Innate Immun*. 2019;11(3):249-62. <https://doi.org/10.1159/000494627>.
 56. Goncharov AA, Glebova AA, Tiunov AV. Trophic interactions between *Fusarium* species and soil fauna: A meta-analysis of experimental studies. *Appl Soil Ecol*. 2020;145:103302. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.06.005>.
 57. Gu S, Wei Z, Shao Z, Friman VP, Cao K, Yang T, Kramer J, Wang X, Li M, Mei X, Xu Y, Shen Q, Kümmerli R, Jousset A. Competition for iron drives phytopathogen control by natural rhizosphere microbiomes. *Nat Microbiol*. 2020;5(8):1002-10. <https://doi.org/10.1038/s41564-020-0719-8>.
 58. Guerinot ML. Microbial iron transport. *Annu Rev Microbiol*. 1994;48:743-72. <https://doi.org/10.1146/annurev.mi.48.100194.003523>.
 59. Guo K, Yang J, Yu N, Luo L, Wang E. Biological nitrogen fixation in cereal crops: Progress, strategies, and perspectives. *Plant Commun*. 2023;4(2):100499. <https://doi.org/10.1016/j.xplc.2022.100499>.
 60. Habschied K, Krstanović V, Zdunić Z, Babić J, Mastanjević K, Šarić GK. Mycotoxins biocontrol methods for healthier crops and stored products. *J Fungi*. 2021;7(5):348. <https://doi.org/10.3390/jof7050348>.
 61. Han DY, Coplin DL, Bauer WD, Hoitink HA. A rapid bioassay for screening rhizosphere microorganisms for their ability to induce systemic resistance. *Phytopathology*. 2000;90(4):327-32. <https://doi.org/10.1094/PHYTO.2000.90.4.327>.
 62. Hartmann M, Zeier J. N-hydroxytyrosine and salicylic acid: a metabolic duo for systemic acquire resistance. *Curr Opin Plant Biol*. 2019;50:44-57. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2019.02.006>.
 63. Hartung W. The evolution of abscisic acid (ABA) and ABA function in lower plants, fungi and lichen. *Funct Plant Biol*. 2010;37:806-12. <https://doi.org/10.1071/FP10058>.
 64. Hassani MA, Durán P, Hacquard S. Microbial interactions within the plant holobiont. *Microbiome*. 2018;6(1):58. <https://doi.org/10.1186/s40168-018-0445-0>.
 65. Hendry S, Steinke S, Wittstein K, Stadler M, Harmrolfs K, Adewunmi Y, Sahukhal G, Elasmri M, Thomashow L, Weller D, Mavrodi O, Blankenfeldt W, Mavrodi D. Functional analysis of phenazine biosynthesis genes in *Burkholderia* spp. *Appl Environ Microbiol*. 2021;87(11):e02348-20. <https://doi.org/10.1128/AEM.02348-20>.
 66. Hernandez Montiel LG, Zulueta Rodriguez R, Angulo C, Rueda Puente EO, Quiñonez Aguilar EE, Galicia R. Marine yeasts and bacteria as biological control agents against anthracnose on mango. *J Phytopathol*. 2017;165:833-40. <https://doi.org/10.1111/jph.12623>.
 67. Hernandez-Montiel LG, Gutierrez-Perez ED, Murillo-Amador B, Vero S, Chiquito-Contreras RG, Rincon-Enriquez G. Mechanisms employed by *Debaryomyces hansenii* in biological control of anthracnose disease on papaya fruit. *Postharvest Biol Technol*. 2018;139:37-7. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2018.01.015>.
 68. Hyder S, Gondal AS, Rizvi ZF, Ahmad R, Alam MM, Hannan A, Ahmed W, Fatima N, Inam-Ul-Haq M. Characterization of native plant growth promoting rhizobacteria and their anti-oomycete potential against *Phytophthora capsici* affecting chilli pepper (*Capsicum annum* L.). *Sci Rep*. 2020;10(1):13859. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-69410-3>.
 69. Itkina DL, Suleimanova AD, Sharipova MR. Isolation, purification, and identification of the secretion compound *Pantoea brenneri* AS3 with fungicidal activity. *Appl Biochem Microbiol*. 2022;58:456-62. <https://doi.org/10.1134/S000368382204007X>.
 70. Jasim B, Sreelakshmi S, Mathew J, Radhakrishnan EK. Identification of endophytic *Bacillus mojavensis* with highly specialized broad spectrum antibacterial activity. *3 Biotech*. 2016;6(2):187. <https://doi.org/10.1007/s13205-016-0508-5>.
 71. Jiménez-Reyes MF, Carrasco H, Olea AF, Silva-Moreno E. Natural compounds: a sustainable alternative to the phytopathogens control. *Journal of the Chilean Chemical Society*. 2019;64(2):4459-65. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-97072019000204459>.
 72. Jin M, Liu L, Wright SA, Beer SV, Clardy J. Structural and functional analysis of pantocin A: an antibiotic from *Pantoea agglomerans* discovered by heterologous expression of cloned genes. *Angew Chem Int Ed Engl*. 2003;42(25):2898-901. <https://doi.org/10.1002/ange.200351053>.

73. Jin Y, Szabo LJ, Carson M. Century-Old mystery of *Puccinia striiformis* life history solved with the identification of berberis as an alternate host. *Phytopathology*. 2010;100:432-35. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-100-5-0432>.
74. Kamle M, Borah R, Bora H, Jaiswal AK, Singh RK, Kumar P. Systemic acquired resistance (SAR) and induced systemic resistance (ISR): role and mechanism of action against phytopathogens. In: Hesham AL, Upadhyay R, Sharma G, Manoharachary C, Gupta V, eds. *Fungal biotechnology and bioengineering. Fungal biology*. Cham: Springer, Cham; 2020. p. 457-70. https://doi.org/10.1007/978-3-030-41870-0_20.
75. Kang SH, Cho HS, Cheong H, Ryu CM, Kim JF, Park SH. Two bacterial endophytes eliciting both plant growth promotion and plant defense on pepper (*Capsicum annuum* L.). *J Microbiol Biotechnol*. 2007;17(1):96-103.
76. Karlsson I, Persson P, Friberg H. *Fusarium* head blight from a microbiome perspective. *Front Microbiol*. 2021;12:628373. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.628373>.
77. Karlsson M, Atanasova L, Jensen DF, Zeilinger S. Necrotrophic mycoparasites and their genomes. *Microbiol Spectr*. 2017;5(2):10.1128/microbiolspec.funk-0016-2016. <https://doi.org/10.1128/microbiolspec.funk-0016-2016>.
78. Kashisaz M, Enayatizamir N, Fu P, Eslahi M. Co-application of beneficial microorganisms and nanoparticles to improve wheat growth in infected *Fusarium culmorum* soil. *Appl Soil Ecol*. 2024;203:105622. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2024.105622>.
79. Kaur S, Samota MK, Choudhary M, Choudhary M, Pandey AK, Sharma A, Thakur J. How do plants defend themselves against pathogens – Biochemical mechanisms and genetic interventions. *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 2022;28(2):485-504. <https://doi.org/10.1007/s12298-022-01146-y>.
80. Khabbaz S, Zhang L, Cáceres L, Sumarah M, Wang A, Abbasi P. Characterisation of antagonistic *Bacillus* and *Pseudomonas* strains for biocontrol potential and suppression of damping-off and root rot diseases. *Ann Appl Biol*. 2015;166:456-71. <https://doi.org/10.1111/aab.12196>.
81. Khanday AH, Badroo IA, Wagay NA, Rafiq S. Role of phenolic compounds in disease resistance to plants. In: Lone R, Khan S, Mohammed Al-Sadi A, eds. *Plant phenolics in biotic stress management*. Singapore: Springer, Singapore; 2024. p. 455-79. https://doi.org/10.1007/978-981-99-3334-1_19.
82. Kim SH, Vujanovic V. Relationship between mycoparasites lifestyles and biocontrol behaviors against *Fusarium* spp. and mycotoxins production. *Appl Microbiol Biotechnol*. 2016;100:5257-72. <https://doi.org/10.1007/s00253-016-7539-z>.
83. Kini K, Dossa R, Dossou B, Mariko M, Koebnik R, Silué D. A semi-selective medium to isolate and identify bacteria of the genus *Pantoea*. *J Gen Plant Pathol*. 2019;85:424-7. <https://doi.org/10.1007/s10327-019-00862-w>.
84. Kisil OV, Trefilov VS, Sadykova VS, Zvereva ME, Kubareva EA. Surfactin: its biological activity and possibility of application in agriculture. *Appl Biochem Microbiol*. 2023;59(1):1-13. <https://doi.org/10.1134/S0003683823010027>.
85. Köhl J, Kolnaar R, Ravensberg WJ. Mode of action of microbial biological control agents against plant diseases: Relevance beyond efficacy. *Front Plant Sci*. 2019;10:845. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00845>.
86. Kong HG, Shin T.S, Kim T.H, Ryu C-M. Stereoisomers of the bacterial volatile compound 2,3-butanediol differently elicit systemic defense responses of pepper against multiple viruses in the field. *Front Plant Sci*. 2018;9:90. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00090>.
87. Kouzai Y, Akimoto-Tomiyama C. Seed-borne bacterium of rice, *Pantoea dispersa* BB1, protects rice from the seedling rot caused by the bacterial pathogen *Burkholderia glumae*. *Life*. 2022;12(6):791. <https://doi.org/10.3390/life12060791>.
88. Kumar S, Kumar S, Mohapatra T. Interaction between macro- and micro-nutrients in plants. *Front Plant Sci*. 2021;12:665583. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.665583>.
89. Kushwaha P, Kashyap PL, Srivastava AK, Tiwari RK. Plant growth promoting and antifungal activity in endophytic *Bacillus* strains from pearl millet (*Pennisetum glaucum*). *Braz J Microbiol*. 2020;51(1):229-41. <https://doi.org/10.1007/s42770-019-00172-5>.
90. Lahlali R, Aksissou W, Lyousfi N, Ezrari S, Blenzar A, Tahiri A, Ennahli S, Hrutić J, MacLean D, Amiri, S. Biocontrol activity and putative mechanism of *Bacillus amyloliquefaciens* (SF14 and SP10), *Alcaligenes faecalis* ACBC1, and *Pantoea agglomerans* ACBP1 against brown rot disease of fruit. *Microbial Pathogenesis*. 2020;139:103914. <https://doi.org/10.1016/j.micpath.2019.103914>.
91. Lahlali R, Ezrari S, Radouane N, Kenfaoui J, Esmael Q, El Hamss H, Belabess Z, Barka EA. Biological control of plant pathogens: A global perspective. *Microorganisms*. 2022;10(3):596. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10030596>.
92. Li L, Chen R, Zuo Z, Lv Z, Yang Z, Mao W, Liu Y, Zhou Y, Huang J, Song Z. Evaluation and improvement of phosphate solubilization by an iso-

- lated bacterium *Pantoea agglomerans* ZB. World J Microbiol Biotechnol. 2020;36(2):27. <https://doi.org/10.1007/s11274-019-2744-4>.
93. Lim JA, Lee DH, Kim BY, Heu S. (2014). Draft genome sequence of *Pantoea agglomerans* R190, a producer of antibiotics against phytopathogens and foodborne pathogens. Journal of Biotechnology. 2014;188:7-8. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2014.07.440>.
 94. Liu M, Rodrigue N, Kolmer J. Population divergence in the wheat leaf rust fungus *Puccinia triticina* is correlated with wheat evolution. Heredity. 2014;112:443-53. <https://doi.org/10.1038/hdy.2013.123>.
 95. López SMY, Pastorino G., Balatti PA. Volatile organic compounds profile synthesized and released by endophytes of tomato (*Solanum lycopersici* L.) and their antagonistic role. Arch Microbiol. 2021;203(4):1383-97. <https://doi.org/10.1007/s00203-020-02136-y>.
 96. Lorenzi AS, Bonatelli ML, Chia MA, Peresim L, Quecine MC. Opposite sides of *Pantoea agglomerans* and its associated commercial outlook. Microorganisms. 2022;10(10):2072. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10102072>.
 97. Luo M, Purdy H, Avis. TJ. Compost bacteria provide antifungal activity against grey mold and Alternaria rot on bell pepper fruit. Botany. 2019;97(3):221-30. <https://doi.org/10.1139/cjb-2018-0180>.
 98. Luziatelli F, Ficca AG, Cardarelli M, Melini F, Cavalieri A, Ruzzi M. Genome sequencing of *Pantoea agglomerans* C1 provides insights into molecular and genetic mechanisms of plant growth-promotion and tolerance to heavy metals. Microorganisms. 2020;8(2):153. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8020153>.
 99. Madhushan A, Weerasingha DB, Ilyukhin E, Taylor PWJ, Ratnayake AS, Liu J-K, Maharachchikumbura SSN. From natural hosts to agricultural threats: The evolutionary journey of phytopathogenic fungi. Journal of Fungi. 2025;11(1):25. <https://doi.org/10.3390/jof11010025>.
 100. Magnin-Robert M, Quantinet D, Couderchet M, Aziz A, Trotel-Aziz P. Differential induction of grapevine resistance and defense reactions against Botrytis cinerea by bacterial mixtures in vineyards. BioControl. 2013;58:117-31. <https://doi.org/10.1007/s10526-012-9474-y>.
 101. Magri M, Abdel-Mawgoud AM. Identification of putative producers of rhamnolipids/glycolipids and their transporters using genome mining. Curr Res Biotechnol. 2022;4:152-66. <https://doi.org/10.1016/j.crbiot.2022.02.002>.
 102. Mahdavian K, Ghorbanli M, Kalantari KM. Role of salicylic acid in regulating ultraviolet radiation-induced oxidative stress in pepper leaves. Russ J Plant Physiol. 2008;55:560-3. <https://doi.org/10.1134/S1021443708040195>.
 103. Mansoori M, Heydari A, Hassanzadeh N, Rezaee S, Naraghi L. Evaluation of Pseudomonas and Bacillus bacterial antagonists for biological control of cotton Verticillium wilt disease. J Plant Prot Res. 2013;53(2):154-7. <https://doi.org/10.2478/jppr-2013-0023>.
 104. Marin VR, Ferrarezi JH, Vieira G, Sass DC. Recent advances in the biocontrol of Xanthomonas spp. World J Microbiol Biotechnol. 2019;35(5):72. <https://doi.org/10.1007/s11274-019-2646-5>.
 105. Martínez-Dalmau J, Berbel J, Ordóñez-Fernández R. Nitrogen fertilization. A review of the risks associated with the inefficiency of its use and policy responses. Sustainability. 2021;13:5625. <https://doi.org/10.3390/su13105625>.
 106. Masachis S, Segorbe D, Turrà D, Leon-Ruiz M, Fürst U, El Ghalid M, Guy L, López-Berges MS, Richards TA, Felix G, Di Pietro A. A fungal pathogen secretes plant alkalinizing peptides to increase infection. Nat Microbiol. 2016;1:10643. <https://doi.org/10.1038/nmicrobiol.2016.43>.
 107. McGovern RJ. Management of tomato diseases caused by Fusarium oxysporum. Crop Prot. 2015; 73:78-92. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2015.02.021>.
 108. Morales G, Moragrega C, Montesinos E, Llorente I. Effects of leaf wetness duration and temperature on infection of Prunus by Xanthomonas arboricola pv. pruni. PLoS One. 2018;13(3):e0193813. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193813>.
 109. Morella NM, Zhang X, Koskella B. Tomato seed-associated bacteria confer protection of seedlings against foliar disease caused by Pseudomonas syringae. Phytobiomes J. 2019;3(3):177-90. <https://doi.org/10.1094/PBIOMES-01-19-0007-R>.
 110. Mousavi-Derazmahalleh M, Chang S, Thomas G, Derbyshire M, Bayer PE, Edwards D, Nelson MN, Erskine W, Lopez-Ruiz FJ, Clements J, Hane JK. Prediction of pathogenicity genes involved in adaptation to a lupin host in the fungal pathogens Botrytis cinerea and Sclerotinia sclerotiorum via comparative genomics. BMC Genomics. 2019;20(1):385. <https://doi.org/10.1186/s12864-019-5774-2>.
 111. Nie X, Wang Z, Huang B, Gu Q, Xu R, Yu S, Xiong C, Liu Z, Wei W, Bi K, Zhu W. The cell death-inducing protein BcPlp1 from Botrytis cinerea contributes to pathogenicity and modulates plant resistance. Plant Sci. 2025;356:112492. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2025.112492>.

112. Nikitin DA, Ivanova EA, Semenov MV, Zhelezova AD, Ksenofontova NA, Tkhakakhova AK, Kholodov VA. Diversity, ecological characteristics and identification of some problematic phytopathogenic *Fusarium* in soil: A review. *Diversity*. 2023;15(1):49. <https://doi.org/10.3390/d15010049>.
113. Nilsson RH, Anslan S, Bahram M, Wurzbacher C, Baldrian P, Tedersoo L. Mycobiome diversity: High-throughput sequencing and identification of fungi. *Nat Rev Microbiol*. 2019;17:95-109. <https://doi.org/10.1038/s41579-018-0116-y>.
114. Nunes C, Usall J, Teixidó N, Fons E, Viñas I. Post-harvest biological control by *Pantoea agglomerans* (CPA-2) on golden delicious apples. *J Appl Microbiol*. 2002;92(2):247-55. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2672.2002.01524.x>.
115. Okrent RA, Trippe KM, Manning VA, Walsh CM. Detection of 4-formylaminooxyvinylglycine in culture filtrates of *Pseudomonas fluorescens* WH6 and *Pantoea ananatis* BRT175 by laser ablation electrospray ionization-mass spectrometry. *PLoS One*. 2018;13(7):e0200481. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0200481>.
116. Orton ES, Deller S, Brown JKM. Mycosphaerella graminicola: From genomics to disease control. *Mol Plant Pathol*. 2011;12:413-24. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2010.00688.x>.
117. Palmieri D, Ianiri G, Del Grosso C, Barone G, De Curtis F, Castoria R, Lima G. Advances and perspectives in the use of biocontrol agents against fungal plant diseases. *Horticulturae*. 2022;8(7):577. <https://doi.org/10.3390/horticulturae8070577>.
118. Piqué N, Miñana-Galbis D, Merino S, Tomás JM. Virulence factors of *Erwinia amylovora*: A review. *Int J Mol Sci*. 2015;16(6):12836-54. <https://doi.org/10.3390/ijms160612836>.
119. Pollard AT, Okubara PA. Real-time PCR quantification of *Fusarium avenaceum* in soil and seeds. *J Microbiol Methods*. 2019;157:21-30. <https://doi.org/10.1016/j.mimet.2018.12.009>.
120. Poppe L, Vanhoutte S, Höfte M. Modes of action of *Pantoea agglomerans* CPA-2, an antagonist of postharvest pathogens on fruits. *Eur J Plant Pathol*. 2003;109:963-73. <https://doi.org/10.1023/B:EJPP.0000003747.41051.9f>.
121. Quamruzzaman M, Manik SMN, Shabala S, Zhou M. Improving performance of salt-grown crops by exogenous application of plant growth regulators. *Biomolecules*. 2021;11(6):788. <https://doi.org/10.3390/biom11060788>.
122. Rampersad SN. Pathogenomics and management of *Fusarium* diseases in plants. *Pathogens*. 2020;9:340. <https://doi.org/10.3390/pathogens9050340>.
123. Rana A, Rani A, Nayana KR, Deswal S, Singh AP, Rana S, Chahar M, Singh N, Dhaka RK. Biotic stress alleviation in plant using rhizobacteria: An overview of mechanism of action, antimicrobial compounds production, (nano) formulations and employment methods. *Indian J Microbiol*. 2025;65(2):583-609. <https://doi.org/10.1007/s12088-024-01429-w>.
124. Rani A, Rana A, Dhaka RK, Singh AP, Chahar M, Singh S, Nain L, Singh KP, Minz D. Bacterial volatile organic compounds as biopesticides, growth promoters and plant-defense elicitors: Current understanding and future scope. *Biotechnol Adv*. 2023;63:108078. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2022.108078>.
125. Raymond KN, Dertz EA, Kim SS. Enterobactin: An archetype for microbial iron transport. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2003;100:3584-88. <https://doi.org/10.1073/pnas.0630018100>.
126. Rijavec T, Lapanje A. Hydrogen cyanide in the rhizosphere: Not suppressing plant pathogens, but rather regulating availability of phosphate. *Front Microbiol*. 2016;7:1785. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01785>.
127. Robinson LJ, Verrett JN, Sorout N, Stavrinides J. A broad-spectrum antibacterial natural product from the cystic fibrosis isolate, *Pantoea agglomerans* Tx10. *Microbiol Res*. 2020;237:126479. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126479>.
128. Rong S, Xu H, Li L, Chen R, Gao X, Xu Z. Antifungal activity of endophytic *Bacillus safensis* B21 and its potential application as a biopesticide to control rice blast. *Pestic Biochem Physiol*. 2020;162:69-77. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2019.09.003>.
129. Saadoui I, Mosbah A, Ferjani R, Stathopoulou P, Galiatsatos I, Asimakis E, Marasco R, Daffonchio D, Tsiamis G, Ouzari H-I. The impact of the inoculation of phosphate-solubilizing bacteria *Pantoea agglomerans* on phosphorus availability and bacterial community dynamics of a semi-arid soil. *Microorganisms*. 2021;9(8):1661. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9081661>.
130. Safara S, Harigh, B, Bahramnejad B, Ahmadi S. Antibacterial activity of endophytic bacteria against sugar beet root rot agent by volatile organic compound production and induction of systemic resistance. *Front Microbiol*. 2022;13:921762. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.921762>.
131. Safdarpour F, Khodakaramian G. Assessment of antagonistic and plant growth promoting activities of tomato endophytic bacteria in challenging with *Verticillium dahliae* under in-vitro and in-vivo conditions. *Journal of Microbial*

- Biology. 2019;7:77-90. <https://doi.org/10.22108/bjm.2017.21709>.
132. Salwan R, Sharma M, Sharma A, Sharma V. Insights into plant beneficial microorganism-triggered induced systemic resistance. *Plant Stress*. 2023;7:100140. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2023.100140>.
 133. Samal B, Chatterjee S. Bacterial quorum sensing facilitates *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* invasion of host tissue to maximize disease symptoms. *J Exp Bot*. 2021;72(18):6524-43. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab211>.
 134. Sanchez L, Courteaux B, Hubert J, Kauffmann S, Renault JH, Clément C, Baillieul F, Dorey S. Rhamnolipids elicit defense responses and induce disease resistance against biotrophic, hemibiotrophic, and necrotrophic pathogens that require different signaling pathways in *Arabidopsis* and highlight a central role for salicylic acid. *Plant Physiol*. 2012;160(3):1630-41. <https://doi.org/10.1104/pp.112.201913>.
 135. Santander RD, Biosca EG. *Erwinia amylovora* psychrotrophic adaptations: evidence of pathogenic potential and survival at temperate and low environmental temperatures. *PeerJ*. 2017;5:e3931. <https://doi.org/10.7717/peerj.3931>.
 136. Saravanakumar D, Thomas A, Banwarie N. Antagonistic potential of lipopeptide producing *Bacillus amyloliquefaciens* against major vegetable pathogens. *Eur J Plant Pathol*. 2016;154:319-35. <https://doi.org/10.1007/s10658-018-01658-y>.
 137. Scavino AF, Pedraza RO. The role of siderophores in plant growth-promoting bacteria. *Bacteria in Agrobiol: Crop Productivity*. 2013:265-85. https://doi.org/10.1007/978-3-642-37241-4_11.
 138. Semenov MV, Krasnov GS, Semenov VM, van Bruggen A. Mineral and organic fertilizers distinctly affect fungal communities in the crop rhizosphere. *J. Fungi*. 2022;8:251. <https://doi.org/10.3390/jof8030251>.
 139. Semenov MV, Nikitin DA, Stepanov AL, Semenov VM. The structure of bacterial and fungal communities in the rhizosphere and root-free loci of gray forest soil. *Eurasian Soil Sci*. 2019;52:319-32. <https://doi.org/10.1134/S1064229319010137>.
 140. Serazetdinova Yu, Chekushkina D, Borodina E, Kolpakova D, Minina V, Altshuler O, Asyakina L. Synergistic interaction between *Azotobacter* and *Pseudomonas* bacteria in a growth-stimulating consortium. *Foods Raw Mater*. 2025;13(2):376-93. <https://doi.org/10.21603/2308-4057-2025-2-651>.
 141. Shafi J, Tian H, Ji M. *Bacillus* species as versatile weapons for plant pathogens: a review. *Biotechnol Equip*. 2017;31(3):446-59. <https://doi.org/10.1080/13102818.2017.1286950>.
 142. Sharma L, Marques G. *Fusarium*, an entomopathogen – A myth or reality? *Pathogens*. 2018;7:93. <https://doi.org/10.3390/pathogens7040093>.
 143. Shen N, Li S, Li S, Zhang H, Jiang M. The siderophore-producing bacterium, *Bacillus siamensis* Gxun-6, has an antifungal activity against *Fusarium oxysporum* and promotes the growth of banana. *Egypt J Biol Pest Control*. 2022;32:34. <https://doi.org/10.1186/s41938-022-00533-7>.
 144. Silva da JF, Barbosa RR, de Souza AN, da Motta OV, Teixeira GN, Carvalho VS, de Souza AL, de Souza Filho GA. Isolation of *Pantoea ananatis* from sugarcane and characterization of its potential for plant growth promotion. *Genet Mol Res*. 2015;14(4):15301-11. <https://doi.org/10.4238/2015.November.30.6>.
 145. Singh P, Singh RK, Li HB, Guo DJ, Sharma A, Lakshmanan P, Malviya MK, Song XP, Solanki MK, Verma KK, Yang LT, Li YR. Diazotrophic bacteria *Pantoea dispersa* and *Enterobacter asburiae* promote sugarcane growth by inducing nitrogen uptake and defense-related gene expression. *Front Microbiol*. 2021;11:600417. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.600417>.
 146. Singh RK, Singh P, Guo DJ, Sharma A, Li DP, Li X, Verma KK, Malviya MK, Song XP, Lakshmanan P, Yang LT, Li YR. Root-derived endophytic diazotrophic bacteria *Pantoea cypripedii* AF1 and *Kosakonia arachidis* EF1 promote nitrogen assimilation and growth in sugarcane. *Front Microbiol*. 2021;12:774707. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.774707>.
 147. Smith DDN, Williams AN, Verrett JN, Bergbusch NT, Manning V, Trippe K, Stavrinides J. Resistance to two vinylglycine antibiotic analogs is conferred by inactivation of two separate amino acid transporters in *Erwinia amylovora*. *J Bacteriol*. 2019;201(9):e00658-18. <https://doi.org/10.1128/JB.00658-18>.
 148. Smits THM, Duffy B, Blom J, Ishimaru CA, Stockwell VO. Pantocin A, a peptide-derived antibiotic involved in biological control by plant-associated *Pantoea* species. *Arch Microbiol*. 2019;201:713-22. <https://doi.org/10.1007/s00203-019-01647-7>.
 149. Somma S, Scarpino V, Quaranta F, Logrieco AF, Reyneri A, Blandino M, Moretti A. Impact of fungicide application to control T-2 and HT-2 toxin contamination and related *Fusarium sporotrichioides* and *F. langsethiae* producing species in durum wheat. *Crop Prot*.

- 2022;159:106020. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2022.106020>.
150. Song Z, Lu Y, Liu X, Wei C, Oladipo A, Fan B. (2020). Evaluation of *Pantoea eucalypti* FBS135 for pine (*Pinus massoniana*) growth promotion and its genome analysis. J Appl Microbiol. 2020;129(4):958-70. <https://doi.org/10.1111/jam.14673>.
 151. Soutar CD, Stavrinides J. The evolution of three siderophore biosynthetic clusters in environmental and host-associating strains of *Pantoea*. Mol Genet Genomics. 2018;293(6):1453-67. <https://doi.org/10.1007/s00438-018-1477-7>.
 152. Spaepen, S. Plant hormones produced by microbes. In: Lugtenberg, B. (eds.). Principles of plant-microbe interactions. Cham: Springer, Cham. 2015. p. 247-56. https://doi.org/10.1007/978-3-319-08575-3_26.
 153. Stoll A, Salvatierra-Martínez R, González M, Araya M. The role of surfactin production by *Bacillus velezensis* on colonization, biofilm formation on tomato root and leaf surfaces and subsequent protection (ISR) against *Botrytis cinerea*. Microorganisms. 2021;9(11):2251. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9112251>.
 154. Stoykov YM, Pavlov AI, Krastanov AI. Chitinase biotechnology: Production, purification, and application. Eng. Life Sci. 2014;15:30-38. <https://doi.org/10.1002/elsc.201400173>.
 155. Suguna S, Parthasarathy S, Karthikeyan G. Induction of systemic resistant molecules in phylloplane of rice plants against *Magnaporthe oryzae* by *Pseudomonas fluorescens*. Int Res J Pure Appl Chem. 2020;21(3):25-36. <https://doi.org/10.9734/irjpac/2020/v21i330158>.
 156. Suleimanova AD, Beinhauer A, Valeeva LR, Chastukhina IB, Balaban NP, Shakirov EV, Greiner R, Sharipova MR. Novel glucose-1-phosphatase with high phytase activity and unusual metal ion activation from soil bacterium *Pantoea* sp. strain 3.5.1. Appl Environ Microbiol. 2015;81(19):6790-9. <https://doi.org/10.1128/AEM.01384-15>.
 157. Suleimanova AD, Sokolnikova LV, Egorova EA, Berkutova ES, Pudova DS, Khilyas IV, Sharipova MR. Antifungal activity of siderophore isolated from *Pantoea brenneri* against *Fusarium oxysporum*. Russ J Plant Physiol. 2023;70:199. <https://doi.org/10.1134/S1021443723602744>.
 158. Summerell BA. Resolving *Fusarium*: Current status of the genus. Annu Rev Phytopathol. 2019;57:323-39. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-082718-100204>.
 159. Syrova DS, Shaposhnikov AI, Makarova NM, Gagkaeva TY, Khrapalova IA, Emelyanov VV, Gogolev YV, Gannibal PB, Belimov AA. Prevalence of the ability to produce abscisic acid in phytopathogenic fungi. Mikol Fitopathol. 2019;53:301-10. <https://doi.org/10.1134/S0026364819050064.1>
 160. Taokaew S, Kriangkrai W. Chitinase-assisted bioconversion of chitinous waste for development of value-added chito-oligosaccharides products. Biology (Basel). 2023;12(1):87. <https://doi.org/10.3390/biology12010087>.
 161. Thissera B, Alhadrami HA, Hassan MHA, Hassan HM, Behery FA, Bawazeer M, Yaseen M, Belbahri L, Rateb ME. Induction of cryptic antifungal pulicatin derivatives from *Pantoea agglomerans* by microbial co-culture. Biomolecules. 2020;10(2):268. <https://doi.org/10.3390/biom10020268>.
 162. Tilocca B, Cao A, Migheli Q. Scent of a Killer: Microbial volatilome and its role in the biological control of plant pathogens. Front Microbiol. 2020;7;11:41. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.00041>.
 163. Timilsina S, Potnis N, Newberry EA, Liyanapathirana P, Iruegas-Bocardo F, White FF, Goss EM, Jones JB. *Xanthomonas* diversity, virulence and plant-pathogen interactions. Nat Rev Microbiol. 2020;18(8):415-27. <https://doi.org/10.1038/s41579-020-0361-8>.
 164. Timmusk S, Nevo E, Ayele F, Noe S, Niinemets Ü. Fighting *Fusarium* pathogens in the era of climate change: A conceptual approach. Pathogens. 2020;9:419. <https://doi.org/10.3390/pathogens9060419>.
 165. Timofeeva AM, Galyamova MR, Sedykh SE. Bacterial siderophores: Classification, biosynthesis, perspectives of use in agriculture. Plants. 2022;11(22):3065. <https://doi.org/10.3390/plants11223065>.
 166. Tripathi D, Raikhy G, Kumar D. Chemical elicitors of systemic acquired resistance – Salicylic acid and its functional analogs. Current Plant Biology. 2019;17:48-59. <https://doi.org/10.1016/j.cpb.2019.03.002>.
 167. Trivedi P, Batista BD, Bazany KE, Singh BK. Plant-microbiome interactions under a changing world: Responses, consequences and perspectives. New Phytol. 2022;234:1951-9. <https://doi.org/10.1111/nph.18016>.
 168. Trotel-Aziz P, Couderchet M, Biagiatti S, Aziz A. Characterization of new bacterial biocontrol agents *Acinetobacter*, *Bacillus*, *Pantoea* and *Pseudomonas* spp. mediating grapevine resistance against *Botrytis cinerea*. Environ Exp Bot. 2008;64:21-32. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.12.009>.

169. Tyagi S, Mulla SI, Lee K-J, Chae J-C, Shukla P. VOCs-mediated hormonal signaling and crosstalk with plant growth promoting microbes. *Crit Rev Biotechnol*. 2018;38:1277-96. <https://doi.org/10.1080/07388551.2018.1472551>.
170. Valbuena-Rodríguez JL, Fonseca-Guerra I, Buitrago-Yomayusa C, Puentes-S A, Roza MEB. Isolation and characterization of *Pantoea ananatis* and *P. agglomerans* in quinoa: *P. ananatis* as a potential fungal biocontroller and plant growth promoter. *Int Microbiol*. 2024. <https://doi.org/10.1007/s10123-024-00608-5>.
171. van Loon LC. The intelligent behavior of plants. *Trends Plant Sci*. 2016;21(4):286-94. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.11.009>.
172. Vanneste JL, Yu J, Beer SV. Role of antibiotic production by *Erwinia herbicola* Eh252 in biological control of *Erwinia amylovora*. *Journal of Bacteriology*. 1992;174(9):2785-96. <https://doi.org/10.1128/jb.174.9.2785-2796.1992>.
173. Veloso J, van Kan JAL. Many shades of grey in Botrytis-host plant interactions. *Trends Plant Sci*. 2018;23(7):613-22. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.03.016>.
174. Verhagen B, Trotel-Aziz P, Jeandet P, Baillieul F, Aziz A. Improved resistance against *Botrytis cinerea* by grapevine-associated bacteria that induce a prime oxidative burst and phytoalexin production. *Phytopathology*. 2011;101(7):768-77. <https://doi.org/10.1094/PHTO-09-10-0242>
175. Verma SK, Kingsley K, Irizarry I, Bergen M, Kharwar RN, White JF. Seed-vectored endophytic bacteria modulate development of rice seedlings. *J Appl Microbiol*. 2017;122(6):1680-91. <https://doi.org/10.1111/jam.13463>.
176. Vique G, Mendoza-Barberá E, Ramos-Barbero MD, Blanco-Picazo P, Sala-Comorera L, Quirós P, Atares S, Salaet I, Muniesa M, Rodríguez-Rubio L. Efficacy of *Erwinia amylovora* and *Xanthomonas campestris* pv *campestris* phages to control fire blight and black rot in vivo. *Microbiol Spectr*. 2025;13(7):e0028025. <https://doi.org/10.1128/spectrum.00280-25>.
177. Walterson AM, Smith DDN, Stavrínides J. Identification of a *Pantoea* biosynthetic cluster that directs the synthesis of an antimicrobial natural product. *PLoS ONE*. 2014;9(5):e96208. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096208>.
178. Walterson AM, Stavrínides J. *Pantoea*: insights into a highly versatile and diverse genus within the Enterobacteriaceae. *FEMS Microbiology Reviews*. 2015;39:968-84. <https://doi.org/10.1093/femsre/fuv027>.
179. Weisskopf L, Schulz S, Garbeva P. Microbial volatile organic compounds in intra-kingdom and inter-kingdom interactions. *Nat Rev Microbiol*. 2021;19(6):391-404. <https://doi.org/10.1038/s41579-020-00508-1>.
180. Williams AN, Stavrínides J. Genetic and evolutionary characterization of the major facilitator superfamily transporters of the antibacterial, *Pantoea* Natural Product 3. *Res Microbiol*. 2022;173(1-2):103899. <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2021.103899>.
181. Williams AN, Stavrínides J. *Pantoea* Natural Product 3 is encoded by an eight-gene biosynthetic gene cluster and exhibits antimicrobial activity against multi-drug resistant *Acinetobacter baumannii* and *Pseudomonas aeruginosa*. *Microbiological Research*. 2020;234:126412. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126412>.
182. Wright SA, Zumoff CH, Schneider L, Beer SV. *Pantoea agglomerans* Strain EH318 produces two antibiotics that inhibit *Erwinia amylovora* in vitro. *Appl Environ Microbiol*. 2001;67(1):284-92. <https://doi.org/10.1128/AEM.67.1.284-292.2001>.
183. Xie S, Liu J, Gu S, Chen X, Jiang H, Ding T. Antifungal activity of volatile compounds produced by endophytic *Bacillus subtilis* DZSY21 against *Curvularia lunata*. *Ann Microbiol*. 2020;70:2. <https://doi.org/10.1186/s13213-020-01553-0>
184. Yang H, Zhang W, Tian P, Li B, Wei S, Zhang S, Li N, Lyu Y, Hu Y. Insights into the mechanism of Sub3 inhibiting *Fusarium moniliforme* infection in maize. *Grain and Oil Science and Technology*. 2022;5(1):22-34. <https://doi.org/10.1016/j.gaost.2021.11.002>.
185. Yu Y, Gui Y, Li Z, Jiang C, Guo J, Niu D. Induced systemic resistance for improving plant immunity by beneficial microbes. *Plants*. 2022;11(3):386. <https://doi.org/10.3390/plants11030386>.
186. Zhao X, Zhou J, Tian R, Liu Y. Microbial volatile organic compounds: antifungal mechanisms, applications, and challenges. *Front Microbiol*. 2022;13:922450. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.922450>.