

Перспективы использования эндофитных и экстремофильных микроорганизмов в борьбе с фитопатогенами сельскохозяйственных культур (обзор)

© 2023. Е. Р. Фасхутдинова ✉, Ю. В. Голубцова, О. А. Неверова, Т. А. Ларичев, Н. Н. Хорошкина

ФГБОУ ВО «Кемеровский государственный университет», г. Кемерово, Россия

В годы с острой эпифитотической обстановкой инфекционные заболевания растений вызывают значительные потери урожая. Для обеспечения продуктивности сельскохозяйственных культур используют пестициды – вещества химической природы, защищающие растения от фитопатогенов. Повсеместное применение пестицидов приводит к загрязнению почвенных и водных ресурсов, изменениям в микробиоме, нарушению нормального роста и развития растений. С целью минимизировать антропогенное влияние на территории агропромышленного комплекса и обеспечить защиту культурных растений от биотических стрессов разработаны экологически безопасные аналоги пестицидов химической природы – биопестициды на основе бактерий и грибов (получили большее распространение), а также вирусов. В обзоре на основе анализа 105 научных источников рассмотрены преимущества данных препаратов, описаны перспективные агенты биологического контроля, которые могут быть включены в их состав, а именно эндофитные (колонируют ткани растений) и экстремофильные (выживают в агрессивных условиях окружающей среды) микроорганизмы. Применение эндофитных микроорганизмов в борьбе с инфекционными заболеваниями растений перспективно за счет их способности оказывать непосредственное влияние на рост сельскохозяйственных культур, в частности на их индуцированную резистентность. Положительный эффект от применения экстремофильных микроорганизмов связан с универсальностью их использования, а именно способностью сохранять эффективность в различных почвенно-климатических условиях.

Ключевые слова: агропромышленность, биопестициды, антагонистическая активность, антимикробная активность, *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Trichoderma*, ферментные комплексы

Благодарности: работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ согласно Государственному заданию ФГБОУ ВО «Кемеровский государственный университет» (FZSR-2023-0003) в рамках национального проекта «Наука и университеты».

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Конфликт интересов: авторы заявили об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Фасхутдинова Е. Р., Голубцова Ю. В., Неверова О. А., Ларичев Т. А., Хорошкина Н. Н. Перспективы использования эндофитных и экстремофильных микроорганизмов в борьбе с фитопатогенами сельскохозяйственных культур (обзор). *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2023;24(5):720-738. DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2023.24.5.720-738>

Поступила: 07.07.2023

Принята к публикации: 03.10.2023

Опубликована онлайн: 30.10.2023

Prospects for the use of endophytic and extremophilic microorganisms in the fight against phytopathogens of agricultural crops (review)

© 2023. Elizaveta R. Faskhutdinova ✉, Yulia V. Golubtsova, Olga A. Neverova, Timothy A. Larichev, Natalia N. Khoroshkina

Kemerovo State University, Kemerovo, Russian Federation

During the years with acute epiphytotic conditions, infectious diseases of plants cause significant crop losses. To ensure the productivity of agricultural crops, pesticides are used, that is, substances of chemical nature that protect plants from phytopathogens. Widespread use of pesticides leads to contamination of soil and water resources, changes in the microbiome, disruption of normal plant growth and development. In order to minimize the anthropogenic impact on the territory of the agro-industrial complex and ensure the protection of cultivated plants from biotic stresses, environmentally safe analogues of chemical pesticides have been developed – biopesticides based on bacteria and fungi (have become more widespread), as well as viruses. The review, based on the analysis of 105 scientific sources, examines the advantages of these drugs, describes promising biological control agents that can be included in their composition, namely endophytic (colonize plant tissues) and extremophilic (survive in aggressive environmental conditions) microorganisms. The use of endophytic microorganisms in the fight against infectious diseases of plants is promising due to their ability to have a direct impact on the growth of crops and their induced resistance. The positive effect associated with the use of extremophilic microorganisms is associated with the universality of their use, namely the ability to maintain efficiency in various soil and climatic conditions.

Keywords: agro-industry, biopesticides, antagonistic activity, antimicrobial activity, *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Trichoderma*, enzyme complexes

Acknowledgements: the work was carried out within the framework of the state task with the financial support of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (FZSR-2023-0003). This state task is funded within the framework of the national project "Science and Universities".

Conflict of interests: the authors stated that there was no conflict of interests.

For citation: Faskhutdinova E. R., Golubtsova Yu. V., Neverova O. A., Larichev T. A., Khoroshkina N. N. Prospects for the use of endophytic and extremophilic microorganisms in the fight against phytopathogens of agricultural crops (review). *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka* = Agricultural Science Euro-North-East. 2023;24(5):720-738. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2023.24.5.720-738>

Received: 07.07.2023

Accepted for publication: 03.10.2023 Published online: 30.10.2023

Продукты сельскохозяйственного производства являются важным звеном в обеспечении продовольственной безопасности. Согласно данным FAO, доля энергии, получаемой человеком из злаков, корнеплодов и клубнеплодов, составляет более 45 % от общего числа потребляемых продуктов питания¹. В то же время сельскохозяйственные культуры подвержены различным грибным болезням, а также заболеваниям бактериальной природы, которые способны значительно снизить их продуктивность. В годы с острой эпифитотической обстановкой потери урожая могут достигать 50-60 % [1].

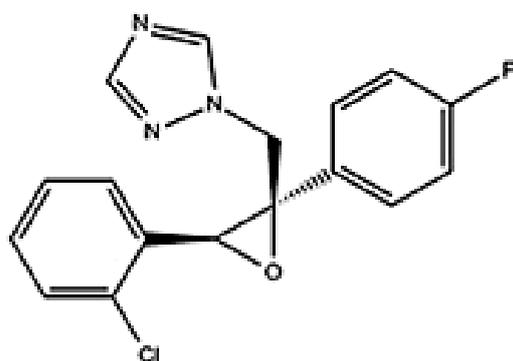
Для борьбы с фитопатогенами сельскохозяйственных культур используются химические средства защиты – пестициды. В течение последних 30 лет агропромышленный комплекс значительно увеличивал нормы их применения. В 2019 году расход данных препаратов оценивали в 4,16 млн тонн [2]. На данный момент около 1/3 всей продукции сельскохозяйственного сектора выращивается с применением пестицидов.

Использование пестицидов оказывает положительное влияние на продуктивность

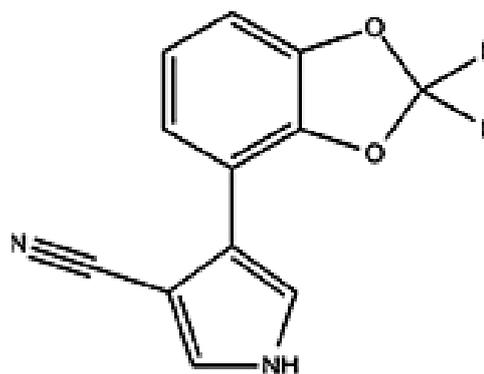
сельскохозяйственных культур и позволяет добиться большего объема выпускаемой продукции, а также надлежащего качества товаров при послеуборочном хранении. Однако, несмотря на очевидные преимущества, пестициды считаются потенциально опасными и токсичными веществами, способными негативно влиять на окружающую среду и здоровье человека [3, 4, 5].

Длительное воздействие пестицидов химического происхождения на организм приводит к отравлениям [6], развитию диабета 2 типа [7], а также различным респираторным и онкологическим заболеваниям [8, 9].

Согласно исследованиям, лишь малая часть используемых в сельском хозяйстве пестицидов достигает целевых организмов (около 0,1 %), большая же часть остается в почвах [10]. Так, около 50 % остаточных пестицидов могут сохраняться на протяжении десятка лет в виде продуктов трансформации. К таким препаратам относят фунгициды эпоксиконазол и флудиоксонил (рис. 1) [11, 12].



Флудиоксонил / Fludioxonil



Эпоксиконазол / Epxiconazole

Рис. 1. Стойкие фунгициды химической природы /
Fig. 1. Persistent chemical fungicides

¹Share of dietary energy from cereals, roots, and tubers. Food Systems Dashboard. 2018. [Электронный ресурс]. URL: <https://www.foodsystemsdashboard.org/countries/rus#adult-obesity> (дата обращения 21.06.2023)

Накопление в почвах пестицидов в долгосрочной перспективе способствует снижению качества сельскохозяйственных культур. Под действием фотодеградаци, а также химической и биологической деградации, пестициды и их остатки проникают через корневую систему к остальным частям растения, вызывая негативные процессы: перепроизводство активных форм кислорода, повреждение ДНК, блокировку процесса фотосинтеза и окислительный стресс, что приводит к гибели растений [13].

В исследовании М. Шахид и соавт. (M. Shahid et al.) отмечено токсическое действие на горох посевной (*Pisum sativum* L.) таких фунгицидов, как китазин, гексаконазол и карбендазим. Все они оказывали негативное влияние на культуру. При этом наиболее ярко выраженный эффект отмечен при применении карбендазима, который на сегодняшний день разрешен к использованию на территории РФ. Токсическое действие данного фунгицида заключается в снижении размеров корней, побегов и общего накопления в них сухого вещества на 40-84 % [14]. Отмечается также отрицательное влияние фунгицидов на пищевую ценность и биохимические свойства некоторых культур.

Накапливаясь в почвах, пестициды негативно влияют на плодородие и микробиом. Существует множество исследований, подтверждающих негативное влияние пестицидов на ферментативную активность почв. Так, исследованиями П. Сатапите и соавт. (P. Satapute et al.) установлено, что фунгицид пропиконазол снижает активность уреазы в течение 1 недели инкубации в количествах 15,0 и 20,0 кг/га. Та же концентрация пестицида ингибировала ферментативную активность фосфатазы после 1 недели инкубации [15].

А. Монкиедие и соавт. (A. Monkiedje et al.) отметили особую чувствительность дегидрогеназной активности к фунгицидам мефеноксам и металаксил, в особенности при длительном их воздействии. Высокие концентрации металаксилла (200-1000 мкг/г почвы) снижали активность фермента более чем на 50 % уже на 14 сутки после применения [16].

Активность почвенных ферментов является индикатором биологического равновесия, плодородия и качества почвы [17]. Почвенные ферменты ответственны за круговорот органических веществ, высвобождение неорганических макро- и микроэлементов, способствующих росту растений, а также за процессы

нитрификации и детоксикации ксенобиотиков [17, 18, 19]. Они играют важную роль в циклах углерода (дегидрогеназа и β -глюкозидаза), азота (уреаза), фосфора (фосфатаза) и серы (сульфатаза) [20]. Поэтому снижение ферментативной активности под воздействием пестицидов вызывает серьезные нарушения в процессах почвообразования и падение плодородия почв.

Снижение ферментативной активности на загрязненных пестицидами территориях тесно сопряжено с изменениями, происходящими в микробиоме почв. Многочисленные исследования влияния фунгицидов на микробиом не приводят к однозначному выводу. Например, Б. Фоурниер и соавт. (B. Fournier et al.) отметили, что разрешенные к использованию на территории РФ синтетические фунгициды фосэтил-Al и пропамокарб-гидрохлорид не оказывают значительного влияния на разнообразие почвенных микроорганизмов, однако способны снижать сложность структуры микробного взаимодействия [21]. При этом А. В. Ллойд и соавт. (A. W. Lloyd et al.) установили, что обработка голубики фунгицидом протиоконазол являлась движущим фактором, влияющим на биоразнообразие микромицетов. На обработанных территориях отмечали значительное его снижение. Примечательно, что фунгицид обладал коротким периодом полураспада, за счет чего предполагалось его минимальное воздействие на разнообразие почвенных микроорганизмов. Действие другого фунгицида, рассмотренного в исследовании, оказывало еще более значимое влияние – обработка хлороталонилом привела к изменению структуры не только грибных, но и бактериальных сообществ [22].

В работе А. Катсоула и соавт. (A. Katsoula et al.) отмечены значительные изменения в разнообразии бактерий и грибов на территориях, обработанных фунгицидом ипродион. Исследователи отметили, что применение фунгицида способствовало снижению количества OTU, отнесенных к потенциальным патогенам человека и растений, таким как *Staphylococcus*, *Escherichia-Shigella*, *Corynebacterium* и *Taphrina*. В то же время наблюдали увеличение числа фитопатогенных грибов, принадлежащих к *Nigrospora* и *Puccinia* [23].

Негативное воздействие пестицидов распространяется не только на почвы. Попадая в водоёмы, пестициды ухудшают качество поверхностных и подземных вод [4]. Доказано, что некоторые классы фунгицидов, например

стробилурины, способны оказывать негативное влияние на фауну водоемов за счет митохондриальной токсичности, генотоксичности, иммунотоксичности, кардиотоксичности, нейротоксичности и эндокринных нарушений организмов [24].

Нельзя не отметить проблему негативного влияния пестицидов на организм человека. К примеру, токсичная природа пестицидов способна пагубно влиять на организм беременных женщин [25]. Также, попадая в организм человека и теплокровных животных, пестициды могут вызывать нарушения функционирования центральной нервной системы и ряда жизненно важных органов. Ряд исследований доказал прямую зависимость между воздействием пестицидов и развитием опухолей в организме. В частности, пестицид тиаклоприд способствовал гормональному развитию

опухоли в организме крыс [26]. Исследование Н. Е. МцЦарролл и соавт. (N. E. McCarroll et al.) показало, что такой пестицид, как беномил, применяемый для защиты злаковых культур и свёклы от фузариозной снежной плесени, церкоспореллезной гнили корневой шейки, фузариозной корневой гнили и других, является причиной возникновения гепатоцеллюлярных опухолей [27]. Отмечено, что пестицид глифосат, применяемый для защиты зерновых, овощных культур, картофеля и других от сорняков, вызывает нарушение зрительной функции, боли в суставах, тошноту, головную боль, повышение артериального давления и др. [28]. Обнаружена прямая зависимость между воздействием глифосата и развитием лейкемии [29]. В таблице 1 приведены примеры вредного воздействия некоторых классов как синтетических, так и органических пестицидов [30].

Таблица 1 – Вредные воздействия пестицидов /
Table 1 – Harmful effects of pesticides

| <i>Класс пестицидов / Pesticide class</i> | <i>Препараты, содержащие данный класс пестицидов. Производитель / Preparations containing this class of pesticides. Manufacturer</i> | <i>Вредное воздействие / Harmful effects</i> |
|---|---|--|
| Пиретроиды / Pyrethroids | Альфа-Ципи (ООО «Агрорус и Ко»); Бифас (ООО «Альфакхимгруп») / Al'fa-Tsipi (ООО «Agrorus i Ko»); Bifas (ООО «Al'fakhimgrupp») | Нарушение нервной системы, кашель, учащенное дыхание и боль в груди / Nervous system disorder, cough, rapid breathing and chest pain |
| Карбаматы / Carbamates | Ланнат (ООО «Дюпон Наука и Технологии») / Lannat (ООО «Dyupon Nauka i Tekhnologii») | Нарушение нервной системы, слабость, тошнота / Nervous system disorder, weakness, nausea |
| Неоникотиноиды / Neonicotinoids | Конфидор Экстра («ООО Байер КропСайенс АГ (Германия)); Моспилан (Ниппон Сода Ко.) / Konfidor Ekstra («ООО Bayer KropSayens AG (Germany)); Mospilan (Nippon Soda Co.) | Возникновение аллергии, появление язв / The occurrence of allergies, the appearance of ulcers |
| Фосфорорганические соединения / Organophosphorus compounds | Бинадин («ТПК Техноэкспорт»); Медвегон (ЗАО «НКФ «РЭТ») / Binadin («ТПК Tekhnoeksport»); Medvegon (ЗАО «NKF «RET») | Головная боль, мышечная усталость, насморк, тошнота / Headache, muscle fatigue, runny nose, nausea |

Таким образом, использование синтетических пестицидов в агропромышленном комплексе оказывает негативное влияние на экологию, снижает качество сельскохозяйственных культур, ухудшает плодородие почв, является угрозой биологическому разнообразию как почвенных, так и водных ресурсов, а также может нанести вред организму человека.

Последние десятилетия характеризуются появлением множества исследовательских проектов, направленных на защиту сельскохозяйственных культур и растений от инфекционных заболеваний и вредителей без исполь-

зования пестицидов синтетической природы [31]. Разработанный в ЕС Европейский регламент по пестицидам № 1107/2009 поощрил страны использовать более безопасные аналоги пестицидов, не оказывающих сильного негативного воздействия на окружающую среду. Данный регламент вступил в силу 14 июня 2011 г. и заменил Директиву 91/414/ЕЕС. Он применяется к веществам, а также микроорганизмам, оказывающим общее либо специфическое воздействие против вредных организмов, растений, либо частей растений. Накопленная научная база, а также поощрение разработок на госу-

дарственном уровне привело к созданию технологий производства биопестицидов и способов их применения. Актуальным направлением исследований является использование эндофитных и экстремофильных микроорганизмов в качестве компонентов биопестицидов.

Цель обзора – обосновать целесообразность разработок биопестицидов, рассмотреть перспективные агенты биологического контроля, которые могут быть включены в их состав, а именно эндофитные (колонируют ткани растений) и экстремофильные (выживают в агрессивных условиях окружающей среды) микроорганизмы.

Материал и методы. Выполнен аналитический обзор 107 научных литературных источников на английском и русском языках. Поиск ограничен рецензируемыми статьями в академических журналах, включает исследовательские и обзорные статьи, соответствующие тематике изучения. В обзор не включались материалы конференций и пр. Для выявления и отбора научных статей поиск в библиографических информационных базах Scopus, Web of Science и ELibrary осуществили по следующим ключевым словам: агропромышленность, биопестициды, антагонистическая активность, антимикробная активность, *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Trichoderma*, ферментные комплексы.

В качестве временных рамок для настоящего обзора научных статей принят период 2016-2023 гг. Научные статьи, опубликованные ранее 2016 г., включали в данный обзор только при отсутствии более новых публикаций по конкретному аспекту исследуемой темы.

Основная часть. Понятие биопестицидов. Соединения животного, растительного и микробного происхождения используются для борьбы с фитопатогенами сельскохозяйственных культур [32].

Применение данных веществ набирает популярность, так как по сравнению с химическими средствами защиты растений они обладают рядом преимуществ:

1. Действие селективно и не оказывает негативного влияния на нецелевые организмы [33]. Пестициды биологической природы воздействуют исключительно на инфекционные заболевания растений, не приводя к гибели насекомых (в т. ч. опылителей) и животных [34].

2. Низкая токсичность. За счет данного свойства пестициды можно применять в любом

промежутке выращивания сельскохозяйственных культур, в том числе незадолго до сбора урожая [35].

3. Отсутствие биоаккумуляции и быстрое разложение в природных условиях [36]. В составе биопестицидов отсутствуют синтетические вещества, за счет чего они не способствуют загрязнению окружающей среды [37]. Метаболиты микроорганизмов, как правило, легко поддаются разложению, а численность микроорганизмов контролируется путем естественных процессов, протекающих в микробиоме [38].

4. Снижение вероятности развития резистентности у фитопатогенов [33]. Многие биопестициды воздействуют на патоген путем мобилизации индуцированной резистентности, которая представляет собой естественную обусловленную генами устойчивость растений. За счет этого сельскохозяйственная культура самостоятельно справляется с фитопатогеном без применения антимикробных веществ, что снижает вероятность развития резистентности к препарату у возбудителей заболеваний [39].

Данные преимущества обуславливают возможность применения биопестицидов в качестве современного экологичного средства защиты растений. Биопестициды являются лучшей альтернативой химическим пестицидам, поскольку их использование минимизирует негативное воздействие на окружающую среду, включая здоровье человека. В связи с этим они играют решающую роль в эволюции современных методов устойчивого развития сельского хозяйства.

Нельзя не отметить хоть и не значительный на данный момент, но быстрорастущий рынок биопестицидов. Начиная с 2017 г., отмечается рост производства (рис. 2).

Согласно другим данным, доля биопестицидов среди средств защиты растений достигает 10 % [41]. За последний год продажа биопестицидов составила 7 млрд долларов, а в 2025 году эта сумма превысит 10 млрд долларов при условии ежегодного темпа прироста 17 %. Согласно данным, представленным компанией Клеффманн Групп (Kynetec), прирост мирового рынка химических пестицидов составил всего 1 %, достигнув 56 млрд долларов в основном за счет растущего рынка стран Латинской Америки и Азии. При этом европейский рынок химических пестицидов находится в стадии стагнации, постепенно сокращаясь благодаря курсу «зеленой экономики» и тренду на сохранение окружающей среды.

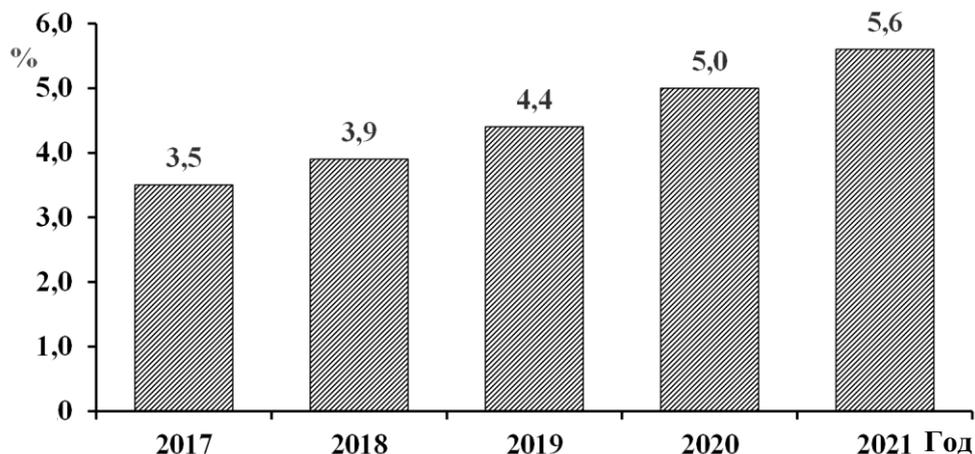


Рис. 2. Мировой рынок биопестицидов [40] /
Fig. 2. Global biopesticide market [40]

Микробные продукты являются важным и быстрорастущим сегментом мирового рынка (рис. 3). Они производятся в основном мелкими промышленными предприятиями, специализирую-

щимися на создании продуктов для борьбы с различными вредителями. Однако всё чаще технологии производства биопестицидов внедряются на средние и крупные предприятия.

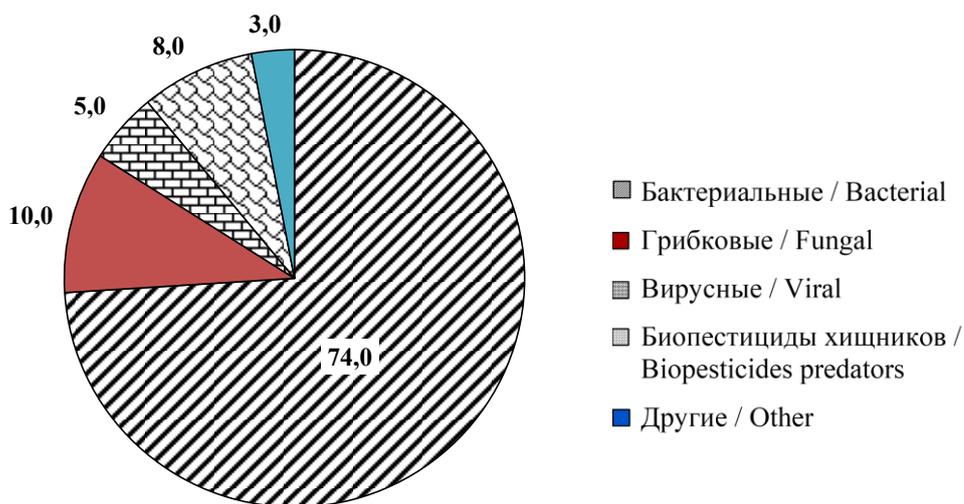


Рис. 3. Рынок биопестицидов микробного происхождения, % [42] /
Fig. 3. Market of biopesticides of microbial origin, % [42]

Важное место отводится биофунгицидам, занимающим свыше половины объема всего рынка биопрепаратов. Не меньшее значение имеют биоинсектициды, доля которых ограничивается 1 %, что свидетельствует о необходимости развития данного сегмента (рис. 4).

В таблице 2 приведен список биопестицидов, представленных на рынке РФ, а также микроорганизмы, на основе которых созданы данные биопестициды.

К предприятиям, лидирующим в области разработок биопестицидов, относят: научно-

внедренческое предприятие БашИнком, группу компаний «Агробиотехнология», филиалы ФГБУ «Россельхозцентр», ООО ПО «Сиббиофарм», ООО «Биотехагро», ООО СХП «Нива», «Бионоватик» и другие. Основным направлением сбыта биопестицидов являются южные регионы России (Краснодарский край, Ставропольский край, Воронежская область и др.). Однако, согласно данным Союза органического земледелия², только 2 % сельхозугодий РФ заинтересованы во внедрении биологической системы защиты растений.

² Союз органического земледелия. Официальный сайт.

URL: <https://soz.bio/events/uroven-vnedreniya-agrobiotekhnologiy/?ysclid=lna6ax295i93419768> (дата обращения: 28.09.2023).

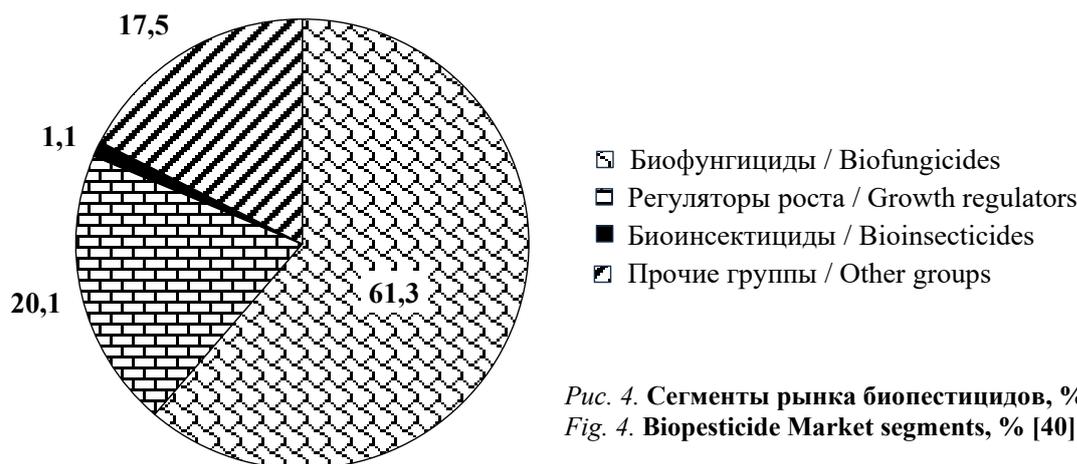


Рис. 4. Сегменты рынка биопестицидов, % [40] / Fig. 4. Biopesticide Market segments, % [40]

Таблица 2 – Биопестициды, используемые на территории РФ / Table 2 – Biopesticides used in the territory of the Russian Federation

| Микроорганизм / Microorganism | Биопестицид / Biopesticide |
|-----------------------------------|--|
| | Биоинсектицид / Bioinsecticide |
| <i>Beaveria Bassiana</i> | Зеленый барьер / Zelenyy bar'er |
| <i>Metarhizium anisopliae</i> | Метаризин / Metarizin |
| <i>Lecanicillim lecanii</i> | Биоверт / Biovert |
| <i>Bacillus thuringiensis</i> | Лепидоцид, Битоксибациллин, Биостоп / Lepidotsid, Bitoksibatsillin, Biostop |
| Вирусы / Viruses | ФермоВирин, Мадекс Твин, Хеликовекс / FermoVirin, Madeks Tvin, Khelikoveks |
| | Биофунгицид / Biofungicide |
| <i>Bacillus subtilis</i> | БисолбиСан, Алирин-В, Бактофит, Гамаир, Витаплан, Фитоспорин / BisolbiSan, Alirin-V, Baktofit, Ga-mair, Vitaplan, Fitosporin |
| <i>Pseudomonas fluorescens</i> | Ризоплан / Rizoplan |
| <i>Bacillus amyloliquefaciens</i> | БФТИМ КС-2, Оргамика С / BFTIM KS-2, Orgamika S |
| <i>Trichoderma harzianum</i> | Трихоцин, ТрихоПлант / Trikhotsin, TrikhoPlant |
| <i>Pseudomonas aureofaciens</i> | Псеводбактерин / Psevodbakterin |

Биопестициды микробного происхождения. Микроорганизмы-продуценты биопестицидов. Для борьбы с инфекционными заболеваниями сельскохозяйственных культур наиболее перспективным является использование микробных биопестицидов на основе бактерий, грибов, вирусов и др. Данные препараты набирают популярность и уже составляют большую часть рынка биопестицидов [43].

Наиболее часто в качестве агентов биологического контроля выделяют микроорганизмы следующих родов: *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Trichoderma*. Род *Bacillus* часто встречается в почве и обладает широким генетическим разнообразием. Большинство представителей – спорообразующие, за счет чего способны противостоять экстремальным температурам, кислотной реакции почвенной среды, засухе и

дефициту доступных питательных веществ. Виды рода *Bacillus* не только проявляют антагонистическую активность в отношении ряда фитопатогенов, но также способны колонизировать ризосферу и стимулировать рост растений, за счет чего выступают перспективным компонентом биопестицидов [44]. В таблице 3 приведен перечень ряда метаболитов представителей рода *Bacillus*, способных ингибировать развитие фитопатогенов.

Перспективными агентами биоконтроля являются также бактерии рода *Pseudomonas*. Данные микроорганизмы аэробные и грамотрицательные, питаются экссудатами корней, способны колонизировать ризосферу. К метаболитам *Pseudomonas* относят антибиотики, сидерофоры, летучие вещества и внеклеточные ферменты. Представители этого рода способны

конкурировать с другими микроорганизмами и адаптироваться к стрессовым факторам окружающей среды. Они повсеместно распространены в природе и перспективны для исследований за счет способности быстро расти в условиях *in vitro*. В то же время их реже включают в

состав биопестицидов, так как они не способны образовывать споры (в отличие от *Bacillus*), что усложняет их коммерческое использование [51]. Метаболиты рода *Pseudomonas*, проявляющие антагонистическую активность в отношении фитопатогенов, представлены в таблице 4.

Таблица 3 – Действие метаболитов представителей рода *Bacillus* /
Table 3 – The action of metabolites of representatives of the genus *Bacillus*

| Продуцент / Producer | Метаболит / Metabolite | Целевой организм / Target organism | Источник / Source |
|---------------------------------|-----------------------------------|---|-------------------|
| <i>B. subtilis</i> NCIB3610 | Бациллин / Bacillene | <i>Muxococcus xanthus</i> | [45] |
| <i>B. amyloliquefaciens</i> | Диффицидин / Difficidin | <i>Xanthomonas oryzae</i> | [46] |
| <i>B. subtilis</i> ZJ318 | Макролактин / Macrolactins | Метициллин-резистентный <i>Staphylococcus aureus</i> ; <i>Enterococci</i> / Methicillin-resistant <i>Staphylococcus aureus</i> ; <i>Enterococci</i> | [47] |
| <i>Paenibacillus</i> sp. F6-B70 | Паэнимакролидин / Paenimacrolidin | Метициллин-резистентный <i>Staphylococcus aureus</i> / Methicillin-resistant <i>Staphylococcus aureus</i> | [48] |
| <i>Paenibacillus polymyxa</i> | Полимиксин Е / Polymyxin E | <i>E. amylovora</i> ; <i>Erwinia carotovora</i> | [49] |
| <i>Paenibacillus polymyxa</i> | Фузарицидины / Fusaricidins | Грибы / Fungi | [50] |

Таблица 4 – Действие метаболитов представителей рода *Pseudomonas* /
Table 4 – The action of metabolites of representatives of the genus *Pseudomonas*

| Микроорганизм / Microorganism | Действие / Action | Целевой организм / Target organism | Метаболиты / Metabolites | Источник / Source |
|--------------------------------------|---|--|---|-------------------|
| <i>Pseudomonas chlororaphis</i> M71 | Противогрибковая активность / Antifungal activity | <i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>radicis-lycopersici</i> , <i>Seiridium cardinale</i> , <i>Pythium ultimum</i> , <i>Seiridium cardinale</i> | Феназин, летучие соединения / Phenazine, volatile compounds | [52] |
| <i>Pseudomonas chlororaphis</i> Pa23 | | <i>Sclerotinia sclerotiorum</i> | HCN, феназин, пирролнитрин / HCN, phenazine, pyrrolnitrine | [53] |
| <i>Pseudomonas chlororaphis</i> G05 | | <i>Fusarium graminearum</i> | Пирролнитрин, феназин / Pyrrolnitrine, phenazine | [54] |
| <i>Pseudomonas chlororaphis</i> R47 | | <i>Phytophthora infestans</i> | HCN | [55] |

Представители рода *Trichoderma* являются многофункциональным грибом, относящимся к семейству *Hypocreaceae* и известным в большом разнообразии экосистем. Данные микроорганизмы широко распространены в сельскохозяйственных, периферийных, лесных, солончаковых и пустынных почвах всех климатических зон [56]. В таблице 5 даны метаболиты представителей рода *Trichoderma*.

Представители данного рода метаболизируют большое количество субстратов, конку-

рируют с другими группами грибов за экологические ниши и питательные вещества, а также производят различные вторичные метаболиты, включая антибиотики. Некоторые виды *Trichoderma* обладают микопаразитарной способностью, что делает их потенциальными агентами биологической борьбы с фитопатогенными грибами. Например, виды *Trichoderma*, такие как *T. harzianum*, могут колонизировать и разрушать устойчивые структуры других фитопатогенных грибов [61].

Таблица 5 – Действие метаболитов рода *Trichoderma* /
Table 5 – The action of metabolites of representatives of the genus *Trichoderma*

| Микроорганизм / <i>Microorganism</i> | Действие / <i>Action</i> | Целевой организм / <i>Target organism</i> | Метаболиты / <i>Metabolites</i> | Источник / <i>Source</i> |
|---|---|---|--|-----------------------------|
| <i>Trichoderma erinaceum</i> | Противогрибковая активность / Antifungal activity | <i>Pythium ultimum</i> | (Z)-5-амино-5-(1,1,2-тригидроксибута-1,3-диенилокси) пентан-6,7,8,9-тетраол / (Z)-5-amino-5-(1,1,2-trihydroxybuta-1,3-dienyloxy)pentane-6,7,8,9-tetraol | [57] |
| <i>Trichoderma longibrachiatum</i> EF5 | | <i>Macrophomina Phaseolina</i> | 1,6-ангидро- α -d-глюкопираноза и 5-гептилдигидро-2(3H)-фуранон / 1,6-anhydro- α -d-Glucopyranose and 5-heptyl dihydro-2(3H)-Furanone | [58] |
| <i>Trichoderma hamatum</i> FB10 | Антимикробная активность / Antimicrobial activity | <i>Acidovorax avenae</i> , <i>Erutimacarafavora</i> и <i>Xanthomonas campestris</i> | 6-пентил-альфа-пирон / 6-pentyl-alpha-pyrone | [59] |
| <i>Trichoderma atroviride</i> | | <i>Macrophomina Phaseolina</i> и <i>Rhizoctonia solani</i> | 5-гидроксиметилфурфурол, 4H-пиран-4-он, 2,3-дигидро-3,5-дигидрокси-6-метил-, фурфурол, гексадекановая кислота, 2-гидрокси-1-(гидроксиметил) этиловый эфир, 1,2-циклопентандион и 2-фуранметанол / 5-hydroxymethylfurfural, 4 H-pyran-4-one, 2,3-dihydro-3,5-dihydroxy-6-methyl-, furfural, hexadecanoic acid, 2-hydroxy-1-(hydroxymethyl) ethyl ester, 1,2-cyclopentanedione and 2-furanmethanol | [60] |

Благодаря уникальным свойствам, перспективными продуцентами пестицидов биологической природы также могут являться эндофитные и экстремофильные микроорганизмы.

Эндофитные микроорганизмы. Эндофитные микроорганизмы (эндофиты) – это микроорганизмы, способные колонизировать ткани растений, не вызывая повреждений [62]. Они поселяются в тканях растений в ответ на колебания условий окружающей среды, в том числе на абиотические и биотические стрессы [63]. Наиболее часто эндофиты проникают в растение через поврежденную корневую систему, которая является источником поступления в почву растительных метаболитов, что делает данные участки привлекательными для эндофитов [64].

Эндофиты обладают рядом преимуществ перед микроорганизмами, населяющими ризосферу. Присутствие в тканях растений позволяет эндофитам постоянно контактировать с растительными клетками, а также их метаболитами, в результате чего они оказывают благотворное влияние на растения напрямую [62].

Механизм действия эндофитов не до конца понятен ученым, однако полезные эффекты

эндофитных грибов принято объединять в две группы: защитный эффект, направленный на обеспечение защиты растений от биотических и/или абиотических стрессов; адаптивный эффект [65]. Антагонистическая активность эндофитов в отношении фитопатогенов делает их перспективными агентами биологического контроля.

Защита растений от фитопатогенов характеризуется индивидуальным механизмом в зависимости от эндофита. Наиболее распространенным механизмом является прямой антагонизм *in vitro* против патогенов путем продуцирования вторичных метаболитов, обладающих антимикробными и фунгицидными свойствами [66]. Другим механизмом является конкуренция с патогенами за питательные вещества и пространство. Известно, что непатогенный эндофитный гриб *Fusarium oxysporum*, выделенный из пробкового дуба (*Quercus suber*), подавлял рост штаммов фитопатогена *Verticillium dahliae*, в том числе и за счет конкуренции за питательные вещества и пространство, что подтверждается мицелиальным разрастанием эндофита над колониями патогена [67]. Более подробно механизмы действия эндофитных грибов на патогены растений представлены в таблице 6.

Таблица 6 – Механизмы действия эндофитных грибов против ряда фитопатогенов /
Table 6 – The mechanism of action of endophytic fungi against a number of phytopathogens

| Эндофитный гриб или растение-хозяин / Endophytic fungi or host plant | Фитопатоген / Phytopathogenic | Механизм действия / Mechanism of action | Заключение / Conclusion | Источник / Source |
|--|---|---|--|----------------------|
| <i>Aspergillus, Botryotina, Colletotrichum, Penicillium</i> и др. / <i>Panax notoginseng</i> Wall. | <i>Mycocentrospora acerina, Fusarium oxysporum, Fusarium solani, Alternaria panax, Phoma herbarum</i> | Продуцирование БАВ / Production BAS | За счет действия БАВ эндофиты обеспечивали защиту растения от болезнетворных организмов / By the action of BAS endophytes protected the plant from pathogens | [68] |
| <i>Cladosporium cladosporioides / Zygothryllum mandavillei</i> Hadidi | <i>Pseudomonas syringae, Xanthomonas oryzae, Aspergillus flavus, Fusarium solani</i> | Продуцирование метаболитов антимикробного действия, а именно: 3-фенилпропионовая кислота, 1-ацетил-17-метокси-аспидоспермидин-20-ол, изокладоспорин, кладоспорин и др. / Production of antimicrobial metabolites, namely: 3-phenylpropionic acid, 1-acetyl-17-methoxyaspido-spermidin-20-ol, Isocladosporin, Cladosporin, etc. | 3-фенилпропионовая кислота является наиболее активным соединением против потенциальных грибковых и бактериальных фитопатогенов / 3-phenylpropionic acid is the most active compound against potential fungal and bacterial phytopathogens | [69] |
| <i>Cryptosporiopsis sp., Phialocephala sphareoides</i> или <i>Picea abies</i> L. H. Karst. | <i>Botrytis cinerea, Phytophthora pini, Heterobasidium parviporum</i> | Продуцирование метаболитов антимикробного действия обоими эндофитами / Production of antimicrobial metabolites by both endophytes | <i>P. sphareoides</i> оказывал ингибирующее воздействие на все исследуемые патогены, одновременно с этим улучшая рост растения; <i>Cryptosporiopsis sp.</i> более выражено ингибировал рост патогенов / <i>P. Sphareoides</i> had an inhibitory effect on all studied pathogens while improving plant growth; <i>Cryptosporiopsis sp.</i> more pronounced inhibition of the growth of pathogens | [70] |
| <i>Trichoderma asperellum / Lactuca sativa</i> L. | <i>Curvularia aeria, Corynespora cassiicola</i> | Антагонистическая активность (микопаразитизм) / Antagonist activity (mycoparasitism) | Ингибирование роста фитопатогенов / Growth inhibition of phytopathogens | [71] |
| <i>Trichoderma viride / Spilanthes pariculata</i> Rich. ex Pers. | <i>Alternaria solani, Fusarium solani, Colletotrichum acutatum</i> | | | [72] |
| <i>Penicillium simplicissimum, Leptosphaeria sp.</i> или <i>Gossypium arboretum</i> L | <i>Verticillium dahlia</i> | | | [73] |
| <i>Diaporthe sp., Leptosphaeria spp., Nigrospora oryzae / Olea europaea</i> L | <i>Colletotrichum acutatum</i> | | | [74] |
| <i>Fomitopsis sp., Fusarium solani, Nigrospora sphaerica, Purpureocillium lilacinum / Sophora tonkinensis</i> Гарнеп | <i>Colletotrichum gloeosporioides</i> | | | [75] |
| <i>Trichoderma citrinoviridae / Panax ginseng</i> C. A. Mey. | <i>Botrytis cinerea, Alternaria panax, Rhizoctonia solani, Pythium spp.</i> | | | [76] |
| <i>Paenibacillus polymyxa / Morinda citrifolia</i> L | <i>Aspergillus aculeatus</i> | | | [77] |
| <i>Rhizopycnis vagnum / Zingiber officinale</i> Rosc | <i>Fusarium oxysporum, Sclerotium rolfsii, Rhizoctonia solani</i> | | | [78] |
| <i>Diaporthe citri, Phomopsis spp. / Sapindus Saponaria</i> L | <i>Fusarium solani, Glomerella spp., Moniliophthora pernicioso</i> | Продуцирование амилазы, пектиназы и целлюлазы / Production of amylase, pectinase and cellulase | Продуцируемые метаболиты демонстрировали защиту растения от фитопатогенов / Produced metabolites demonstrated plant protection against phytopathogens | [79] |

В современной научной литературе содержится значительное количество примеров антагонистических свойств эндофитов. Например, М. Ц. Манганьи и соавт. (M. C. Manganyi et al.) при изучении антимикробных свойств эндофитных грибов выяснили, что штамм *Fusarium oxysporum* (GG 008), выделенный из растения *Scelletium tortuosum* L., оказался антагонистом *Staphylococcus aureus* (ATCC 25923), *Escherichia coli* (ATCC 25922), *Pseudomonas aeruginosa* (ATCC 27853) и *Candida albicans* (ATCC 69548) [80]. Ю. Ли и соавт. (Y. Li et al.) исследовали биологическую активность соединений эндофита *Colletotrichum gloeosporioides* B12 [81]. В результате ученые выделили два новых соединения – коллетолид А и В, которые проявляли умеренную антибактериальную активность против бактерий *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, *X. oryzae* pv. *oryzicola* и *Ralstonia solanacearum*.

Важную роль в биологическом контроле играют эндофитные грибы рода *Aspergillus*. Данный род микроскопических грибов является продуцентом множества полезных вторичных метаболитов. К примеру, З. Ву и соавт. (Z. Wu et al.) выделили из гриба *Aspergillus micronesiensis* секохалазины А и В, являющиеся новыми соединениями бициклических 17, 18-секо-аспохалазинов [82]. Данные соединения обладали антимикробной активностью против патогенных микроорганизмов *Staphylococcus aureus*, метицилин резистентного *Staphylococcus aureus*, а также *Candida albicans*.

С. Гупта и соавт. (S. Gupta et al.) выделили несколько эндофитных микроорганизмов из имбиря аптечного (*Zingiber officinale* Roscoe) [83]. Особое внимание ученые уделили эндофиту *Aspergillus terreus*. Данный изолят проявлял высокую антибактериальную и противогрибковую активность. С помощью различных методов биоанализа удалось выделить вторичный метаболит данного гриба – терреин. Его ингибирующая способность была максимальной в отношении микроорганизмов *Enterococcus faecalis* и *Pseudomonas aeruginosa*. Также БАВ проявил ингибирующую способность в отношении фитопатогена *Colletotrichum gloeosporioides*, вызывающего появление пятен на листьях растений и негативно влияющего на качество корневища. Данный метаболит оказался эффективен на 63 %.

Помимо высокой антагонистической активности в отношении фитопатогенов эндофитные микроорганизмы обладают рядом других преимуществ, например, способностью улучшать питание растений, в частности за

счет синтеза фитогормонов, снижать воздействие окислительного стресса путем синтеза метаболитов, обладающих антиоксидантными свойствами.

Доказано, что эндофитные микроорганизмы способны оказывать на растение адаптивный эффект путем улучшения питательного статуса растения, а также повышения уровня его конкурентоспособности в сравнении с другими растениями [84]. Таким эффектом обладают метаболиты грибов рода *Trichoderma*. Исследованием А. Баазеем и соавт. (A. Baazeem et al.), направленным на изучение биологической активности микроорганизма *Trichoderma hamatum* FB10, установлено, что бобовая культура *Vigna radiata* в ассоциации с данным микроорганизмом показала увеличение роста (на 11 %) и содержания сухой массы (на 18 %) по сравнению с контролем [59]. Другим исследованием установлено, что штаммы *Trichoderma*, выделенные из ризосферной почвы северного Алжира, являлись продуцентами фосфатаз, сидерофоров, цианистого водорода и аммиака, а также фитогормонов (гиббереллиновая и индолилуксусная кислоты), тем самым стимулируя рост растений [85].

Известно, что некоторые виды *Epichloe* spp. и *Balansia* spp. продуцируют ауксины (индолилуксусная кислота и родственные индоловые соединения), поддерживая при этом клеточную жизнеспособность и способствуя накоплению питательных веществ тканями растения [86].

Необходимо отметить важную роль ферментного комплекса грибов-антагонистов в механизме защиты растений. Так, представители *Trichoderma* продуцируют внеклеточные литические ферменты, такие как целлюлазы, протеазы, хитиназы и ксиланазы [87]. Виды *Trichoderma* продуцируют разнообразные экзо- и эндохитиназы [88]. Хитиназы – это гидролитические ферменты, которые разрушают гликозидные связи в хитине, основном компоненте клеточных стенок грибов. В случае данного гриба, хитиназы обеспечивают микопаразитический характер взаимодействия *Trichoderma* с фитопатогенами [89]. Исследования Нгуыен Хоанг Лоц и соавт. (Nguyen Hoang Loc et al.) показали, что внеклеточная активность хитиназы в культуральной жидкости после 96 ч культивирования штамма *T. asperellum* PQ34 достигла 22 Ед/мл. Хитиназа в концентрации 60 ед/мл почти полностью ингибировала *in vitro* рост *Colletotrichum* sp. (около 95 %) и *Sclerotium rolfsii* (около 97 %) [90]. Известно также, что штаммы *Trichoderma* со сверхэкспрессией

гена хитиназы подавляли активность фитопатогена *B. cinerea* в экспериментах на растениях [91]. Некоторые протеазы, секретируемые *Trichoderma*, участвуют в инактивации внеклеточных ферментов фитопатогенных грибов [92].

Примечательно исследование российских ученых, которые создали рекомбинантный штамм на основе гриба *Penicillium verruculosum* [93]. Полученный штамм (*Penicillium verruculosum* ХТ403) содержал в себе комплекс внеклеточных ферментов, включая хитиназу. Ферментные препараты, полученные из биомассы *Penicillium verruculosum* ХТ403, проявляли ферментативную активность 0,55, 0,53 и 0,66 ед/мг белка по хитину и хитозанам с молекулярной массой 200 и 1000 кДа соответственно. Ученые пришли к выводу, что данные ферментные препараты могут быть эффективны в борьбе с фитопатогенными грибами за счет разрушения их мицелия.

Продуцировать миколитические ферменты способен ряд бактерий. Г. Э. Актуганов и его коллеги установили, что штамм *Bacillus sp.* 739 продуцирует ряд внеклеточных ферментов, оказывающих разрушительное действие на сапрофитные грибы [94]. В ходе совместного культивирования данного штамма с возбудителем корневой гнили злаков *Bipolaris sorokiniana* процесс деградации гриба возникал за счет активности β -13-глюканазы и протеазы. Бактерии рода *Paenibacillus* являются продуцентами гидролитических ферментов, обуславливающих защиту растений от насекомых, болезнетворных бактерий, грибов, нематод и вирусов [95].

Кроме того, эндофиты способны защищать растение от абиотического стресса путем снижения негативных эффектов, вызванных тепловым и солевым стрессом [96, 97, 98, 99], а также формированием устойчивости к токсичным веществам, содержащимся в почвах [100].

Экстремофильные микроорганизмы. Организмы, обладающие способностью выживать в агрессивных средах, называются экстремофилами. Их места обитания характеризуются экстремальными температурами, давлением, крайними значениями pH, засоленностью, высокими концентрациями загрязняющих веществ, радиацией. Данные факторы оказывают влияние на внутренние механизмы микроорганизмов, вызывая ряд биохимических и структурных процессов, приводящих к развитию уникальных качеств [101].

Биологический контроль патогенов растений с использованием экстремофильных

микроорганизмов является перспективной областью исследований в сфере патологии растений [102]. В целом механизмы воздействия экстремофилов на фитопатогены не отличаются от механизмов, используемых другими микроорганизмами, и включают [103]:

- прямой антагонизм;
- индуцированную систематическую резистентность;
- микопаразитизм;
- интерференцию сигналов;
- конкуренцию за питательные вещества.

Среди экстремофильных микроорганизмов, проявляющих антагонистическую активность в отношении фитопатогенов, выделяют виды, принадлежащие к родам *Gliocladium* и *Trichoderma*. Летучие метаболиты, выделяемые данными экстремофилами, нацелены на ряд патогенов, включая *Ustilago hordei*, *F. oxysporum*, *Rhizoctonia solani* и *Phythium ultimum* [101]. В исследовании А. П. Сантос и соавт. (А. Р. Santos et al.) изолят *Exiguobacterium sp.* S56a, выделенный из экстремальных условий почв Анд, проявлял антагонистическую активность в отношении нескольких штаммов фитопатогена *M. Phaseolina* за счет синтеза полиаминов и литических ферментов [104].

Помимо ингибирования фитопатогенов, экстремофильные микроорганизмы способны также стимулировать рост и развитие растений. Обнаружены штаммы, которые повышают устойчивость растений к стрессам, вызванным засухой, температурой (высокой или низкой), pH или засолением. Например, психрофильные микроорганизмы, выделенные из кратера высокогорного вулкана, синтезировали сидерофоры, солибилизировали неорганические фосфаты, ингибировали развитие фитопатогенов, а также увеличивали всхожесть семян томатов (*Solanum lycopersicum* L.) в условиях температурного стресса [105]. Отмечена способность к стимулированию роста растений и у психрофильных видов рода *Pseudomonas*. Дж. Дж. Рондон и соавт. (J. J. Rondon et al.) сообщили, что данные бактерии солибилизировали фосфаты, синтезировали глюконовую кислоту, сидерофоры, индолилуксусную кислоту, а также летучие метаболиты, проявляющие антагонистические свойства в отношении *P. ultimum inhibition assay* [106].

Применение экстремофильных микроорганизмов способно решить ряд проблем, препятствующих эффективной коммерциализации биопестицидов, а именно:

- короткий срок хранения из-за чувствительности биопестицидов к колебаниям температуры и влажности;

- ограниченную полевую эффективность из-за климатических/региональных различий в температуре, влажности, почвенных условиях и т. д.

В то же время для разработки биопестицидов и биопрепаратов на основе экстремофильных микроорганизмов необходимо расширение научной базы и проведение дополнительных исследований. Некоторые штаммы экстремофилов крайне сложно выделяются из природных сред, характеризуются низкой скоростью роста и выходом биомассы. В связи с этим необходим поиск методик, позволяющих накопить необходимую для препарата биомассу с максимальной экономической эффективностью. Особое внимание следует уделить выбору экстремальных условий для скрининга потенциальных кандидатов в состав препаратов для сельского хозяйства, так как свойства изолятов из различных агрессивных сред значительно различаются. При этом наиболее

перспективен поиск экстремофилов, характеризующихся мультирезистентностью [107].

Заключение. Таким образом, получение биопестицидов является перспективным направлением современного сельского хозяйства. Биопестициды, полученные путем микробного синтеза, более безопасны по сравнению с пестицидами химического происхождения, так как не оказывают негативного воздействия на окружающую среду и здоровье человека.

Продуцентами биопестицидов могут служить эндофитные микроорганизмы, которые населяют ткани растения-хозяина и, тем самым, оказывают больший положительный эффект, чем другие микроорганизмы ризосферы. Перспективными компонентами биопестицидов могут также являться экстремофильные микроорганизмы, которые сохраняют эффективность в неблагоприятных условиях окружающей среды. Однако для успешной коммерциализации препаратов на основе таких микроорганизмов необходимы дополнительные исследования по их выделению и культивированию (в особенности в промышленных масштабах).

Список литературы

1. Drakopoulos D., Kägi A., Six J., Zorn A., Wettstein F. E., Bucheli T. D., Forrer H., Vogelgsang S. The agronomic and economic viability of innovative cropping systems to reduce Fusarium head blight and related mycotoxins in wheat. *Agricultural Systems*. 2021;192:103198. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2021.103198>
2. Mu H., Yang X., Wang K., Tang D., Xu W., Liu X., Ritsema C. J., Geissen V. Ecological risk assessment of pesticides on soil biota: An integrated field-modelling approach. *Chemosphere*. 2023;326:138428. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2023.138428>
3. Asyakina L. K., Vorob'eva E. E., Proskuryakova L. A., Zharko M. Yu. Evaluating extremophilic microorganisms in industrial regions. *Foods and Raw Materials*. 2023;11(1):162-171. DOI: <http://doi.org/10.21603/2308-4057-2023-1-556>
4. Rani L., Thapa K., Kanojia N., Sharma N., Singh S., Grewal A. S., Srivastav A. L., Kaushal J. An extensive review on the consequences of chemical pesticides on human health and environment. *Journal of Cleaner Production*. 2021;283:124657. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2020.124657>
5. Миленцева И. С., Фотина Н. В., Жарко М. Ю., Проскурякова Л. А. Перспективы использования микробных препаратов для снижения окислительного стресса сельскохозяйственных растений. *Техника и технология пищевых производств*. 2022;52(4):750-761. DOI: <https://doi.org/10.21603/2074-9414-2022-4-2403> EDN: EDMFLC
6. Milentyeva I. S., Fotina N. V., Zharko M. Yu., Proskuryakova L. A. Microbial treatment and oxidative stress in agricultural plants. *Tekhnika i tekhnologiya pishchevykh proizvodstv* = Food Processing: Techniques and Technology. 2022;52(4):750-761. (In Russ). DOI: <https://doi.org/10.21603/2074-9414-2022-4-2403>
7. Mostafalou S., Abdollahi M. Pesticides: an update of human exposure and toxicity. *Archives of Toxicology*. 2017;91(2):549-599. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00204-016-1849-x>
8. Bolognesi C., Holland N. The use of the lymphocyte cytokinesis-block micronucleus assay for monitoring pesticide-exposed populations. *Mutation Research/ Reviews in Mutation Research*. 2016;770(A):183-203. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.mrrev.2016.04.006>
9. Patel O., Syamlal G., Henneberger P. K., Alarcon W. A., Mazurek J. M. Pesticide use, allergic rhinitis, and asthma among US farm operators. *Journal of Agromedicine*. 2018;23(4):327-335. DOI: <https://doi.org/10.1080%2F1059924X.2018.1501451>
10. Dhananjayan V., Ravichandran B. Occupational health risk of farmers exposed to pesticides in agricultural activities. *Current Opinion in Environmental Science & Health*. 2018;4:31-37. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.coesh.2018.07.005>
11. Sun S., Sidhu V., Rong Y., Zheng Y. Pesticide Pollution in Agricultural Soils and Sustainable Remediation Methods: a Review. *Current Pollution Reports*. 2018;4:240-250. DOI: <https://doi.org/10.1007/s40726-018-0092-x>

11. Alengebawy A., Abdelkhalek S. T., Qureshi S. R., Wang M. Heavy Metals and Pesticides Toxicity in Agricultural Soil and Plants: Ecological Risks and Human Health Implications. *Toxics*. 2021;9(3):42. DOI: <https://doi.org/10.3390/toxics9030042>
12. Alexandrino D. A. M., Mucha A. P., Almeida C. M. R., Carvalho M. F. Microbial degradation of two highly persistent fluorinated fungicides – epoxiconazole and fludioxonil. *Journal of Hazardous Materials*. 2020;394:122545. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2020.122545>
13. Sule R. O., Condon L., Gomes A. V. A Common Feature of Pesticides: Oxidative Stress – The Role of Oxidative Stress in Pesticide-Induced Toxicity. *Oxidative Medicine and Cellular Longevity*. 2022;2022:31. DOI: <https://doi.org/10.1155/2022/5563759>
14. Shahid M., Ahmed B., Zaidi A., Khan M. S. Toxicity of fungicides to *Pisum sativum*: a study of oxidative damage, growth suppression, cellular death and morpho-anatomical changes. *RSC Advances*. 2018;8(67):38483-38498. DOI: <https://doi.org/10.1039/c8ra03923b>
15. Satapute P., Kamble M. V., Adhikari S. S., Jogaiah S. Influence of triazole pesticides on tillage soil microbial populations and metabolic changes. *Science of the Total Environment*. 2019;651(2):2334-2344. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.10.099>
16. Monkiedje A., Ilori M. O., Spitteller M. Soil quality changes resulting from the application of the fungicides mefenoxam and metalaxyl to a sandy loam soil. *Soil Biology and Biochemistry*. 2002;34(12):1939-1948. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(02\)00211-0](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(02)00211-0)
17. Wołojko E., Jabłońska-Trypuć A., Wydro U., Butarewicz A., Łozowicka B. Soil biological activity as an indicator of soil pollution with pesticides – a review. *Applied Soil Ecology*. 2020;147:103356. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.09.006>
18. Cenkseven S., Kocak B., Kuzu S. B., Korkmaz-Guvenmez H., Darici C. Response of microbial activity to addition of *Nerium oleander* L. leaves in soil under different moisture conditions. *Fresenius Environmental Bulletin*. 2017;26(12a):377-385. URL: https://www.researchgate.net/publication/321716956_Response_of_microbial_activity_to_addition_of_Nerium_oleander_L_leaves_in_soil_under_different_moisture_conditions
19. Feng J., Wei K., Chen Z. H., Lü X., Tian J., Wang C., Chen L. Coupling and decoupling of soil carbon and nutrient cycles across an aridity gradient in the drylands of northern china: evidence from ecoenzymatic stoichiometry. *Global Biogeochemical Cycles*. 2019;33(5):559-569. DOI: <https://doi.org/10.1029/2018GB006112>
20. Acar M., Celik I., Gunal H., Acir N., Barut Z. B., Budak M. Tillage effects on soil organic carbon, microbial biomass carbon and betaglucosidase enzyme activity in a typic haploxerert soil. *Scientific Papers Series A. Agronomy*. 2018;LXI(1):13-20. URL: https://agronomyjournal.usamv.ro/pdf/2018/issue_1/Art1.pdf
21. Fournier B., Santos S. P., Gustavsen J. A., Imfeld G., F. Lamy, Mitchell E. A. D., Mota M., Noll D., Planchamp C., Heger T. J. Impact of a synthetic fungicide (fosetyl-Al and propamocarb-hydrochloride) and a biopesticide (*Clonostachys rosea*) on soil bacterial, fungal, and protist communities. *Science of the Total Environment*. 2020;738:139635. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.139635>
22. Lloyd A. W., Percival D., Yurgel S. N. Effect of Fungicide Application on Lowbush Blueberries Soil Microbiome. *Microorganisms*. 2021;9(7):1366. DOI: <https://doi.org/10.3390/microorganisms9071366>
23. Katsoula A., Vasileiadis S., Sapountzi M., Karpouzas D. G. The response of soil and phyllosphere microbial communities to repeated application of the fungicide iprodione: accelerated biodegradation or toxicity? *FEMS Microbiology Ecology*. 2020;96(6):fiae056. DOI: <https://doi.org/10.1093/femsec/fiae056>
24. Wang X., Li X., Wang Y., Qin Y., Yan B., Martyniuk C. J. A comprehensive review of strobilurin fungicide toxicity in aquatic species: Emphasis on mode of action from the zebrafish model. *Environmental Pollution*. 2021;275:116671. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.116671>
25. Завялова Я. С., Богданова В. Д. Влияние пестицидов на организм человека. *Medicus*. 2017;(1):16-18. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=27812742> EDN: XKQHCL
- Zavyalova Ya. S., Bogdanova V. D. The influence of pesticides on human organism. *Medicus*. 2017;(1):16-18. (In Russ.). URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=27812742>
26. Бойко Т. В., Герунова Л. К., Герунов В. И., Гонохова М. Н. Токсикологическая характеристика неоникотиноидов. *Вестник Омского государственного аграрного университета*. 2015;(4(20)):49-54. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=25108645> EDN: VDLTRD
- Boyko T. V., Gerunova L. K., Gerunov V. I., Gonokhova M. N. Toxicological characteristics of neonicotinoids. *Vestnik Omskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* = *Vestnik of Omsk SAU*. 2015;(4(20)):49-54. (In Russ.). URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=25108645>
27. McCarroll N. E., Protzel A., Ioannou Y., Stack H. F., Jackson M. A., Waters M. D., Dearfield K. L. A survey of EPA/OPP and open literature on selected pesticide chemicals. III. Mutagenicity and carcinogenicity of benomyl and carbendazim. *Mutation Research/Reviews in Mutation Research*. 2002;512(1):1-35. DOI: [https://doi.org/10.1016/s1383-5742\(02\)00026-1](https://doi.org/10.1016/s1383-5742(02)00026-1)
28. Sviridov A. V., Shushkova T. V., Ermakova I. T., Ivanova E. V., Epiktetov D. O., Leontievsky A. A. Microbial degradation of glyphosate herbicides (review). *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2015;51(2):188-195. DOI: <https://doi.org/10.1134/S0003683815020209>

29. Дулатов А. Ю., Аманкулова А. А., Макимбетов Е. К. Роль химических агентов в генезе острых лейкозов у детей. *Современные проблемы науки и образования*. 2020;(2):165. DOI: <https://doi.org/10.17513/spno.29663>
- Dulatov A. Yu., Amankulova A. A., Makimbetov E. K. The role of chemical agents in the genesis of acute leukemia in children. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya* = Modern problems of science and education. 2020;(2):165. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.17513/spno.29663> EDN: OWCRLH
30. Турова Н. А., Паскарелов С. И. Влияние пестицидов на организм человека. *Modern Science*. 2020;(12-3):11-14. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=44405003> EDN: QNQRZX
- Turova N. A., Paskarelov S. I. The effect of pesticides on the human body. *Modern Science*. 2020;(12-3):11-14. (In Russ.). URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=44405003>
31. Ruiu L. Microbial Biopesticides in Agroecosystems. *Agronomy*. 2018;8(11):235. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy8110235>
32. Kumar J., Ramlal A., Mallick D., Mishra V. An Overview of Some Biopesticides and Their Importance in Plant Protection for Commercial Acceptance. *Plants*. 2021;10(6):1185. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants10061185>
33. Kesho A. Microbial bio-pesticides and their use in integrated pest management. *Chemical and Biomolecular Engineering*. 2020;5(1):26-34. DOI: <http://dx.doi.org/10.11648/j.cbe.20200501.15>
34. Salimi F., Hamed J. Biofertilizers: Microbes for Agricultural Productivity. Chapter 14. In Book: *Soil Microbiomes for Sustainable Agriculture*. Baru Sahib.: Springer, 2021. pp. 407-469. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-030-73507-4>
35. Chakraborty N., Mitra R., Pal S., Ganguly R., Acharya K., Minkina T., Sarkar A., Keswani C. Biopesticide Consumption in India: Insights into the Current Trends. *Agriculture*. 2023;13(3):557. DOI: <https://doi.org/10.3390/agriculture13030557>
36. Yadav R., Singh S., Singh A. N. Biopesticides: Current status and future prospects. *Proceedings of the International Academy of Ecology and Environmental Sciences*. 2022;12(3):211-233. URL: [http://www.iaees.org/publications/journals/piaees/articles/2022-12\(3\)/biopesticides-current-status-and-future-prospects.pdf](http://www.iaees.org/publications/journals/piaees/articles/2022-12(3)/biopesticides-current-status-and-future-prospects.pdf)
37. Essiedu J. A., Adepoju F. O., Ivantsova M. N. Benefits and limitations in using biopesticides: A review. *AIP Conference Proceedings*. 2020;2313(1):080002. DOI: <https://doi.org/10.1063/5.0032223>
38. Itkina D. L., Suleimanova A. D., Sharipova M. R. Isolation, Purification, and Identification of the Secretion Compound *Pantoea breneri* AS3 with Fungicidal Activity. *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2022;58:456-462. DOI: <https://doi.org/10.1134/S000368382204007X>
39. Salomon M. V., Pinter I. F., Piccoli P., Bottini R. Use of Plant Growth-Promoting Rhizobacteria as Biocontrol Agents: Induced Systemic Resistance Against Biotic Stress in Plants. *Microbial Applications*. 2017;2:133-152. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-52669-0_7
40. Догадина М. А., Таракин А. В., Игнатова Г. А., Степанова Е. И., Велкова Н. И., Касаточкина М. Ю., Правдюк А. И., Криворотова Е. И. Аспекты снижения пестицидной нагрузки на экосистемы. *Вестник аграрной науки*. 2022;(5(98)):107-113. DOI: <https://doi.org/10.17238/ISSN2587-666X.2022.5.107> EDN: UCJUZR
- Dogadina M. A., Tarakin A. V., Ignatova G. A., Stepanova E. I., Velkova N. I., Kasatochkina M. Yu., Pravdyuk A. I., Krivorotova E. I. Aspects of reducing pesticide load on ecosystems. *Vestnik agrarnoy nauki* = Bulletin of agrarian science. 2022;5(98):107-113. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.17238/ISSN2587-666X.2022.5.107>
41. Сафроновская Г. Биопестициды – перспективный сегмент рынка средств защиты растений. *Наше сельское хозяйство*. 2021;1(249):28-35.
- Safronovskaya G. Biopesticides are a promising segment of the plant protection market. *Nashe sel'skoe khozyaystvo*. 2021;1(249):28-35. (In Russ.).
42. Arthurs S., Dara S. K. Microbial biopesticides for invertebrate pests and their markets in the United States. *Journal of Invertebrate Pathology*. 2019;165:13-21. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jip.2018.01.008>
43. Verma D. K., Guzmán K. N. R., Mohapatra B., Talukdan D., Chávez-Conzález M. L., Kumar V., Srivastava S., Singh V., Yulianto R., Malar S. E., Ahmad A., Utama G. L., Aguilar C. N. Recent Trends in Plant- and Microbe-Based Biopesticide for Sustainable Crop Production and Environmental Security. *Recent Developments in Microbial Technologies*. 2021. pp.1-37. DOI: http://dx.doi.org/10.1007/978-981-15-4439-2_1
44. Khan A. R., Mustafa A., Hyder S., Valipour M., Rizvi Z. F., Gondal A. Sh., Yousuf Z., Iqbal R., Daraz U. *Bacillus* spp. as Bioagents: Uses and Application for Sustainable Agriculture. *Biology*. 2022;11(12):1763. DOI: <https://doi.org/10.3390/biology11121763>
45. Arnauteli S., Bamford N. C., Stanley-Wall N. R., Kovács Á. T. *Bacillus subtilis* biofilm formation and social interactions. *Nature Reviews Microbiology*. 2021;19(9):600-614. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41579-021-00540-9>
46. Wu L., Wu H., Chen L., Yu X., Borriss R., Gao X. Difficidin and bacilysin from *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 have antibacterial activity against *Xanthomonas oryzae* rice pathogens. *Scientific reports*. 2015;5(1):12975. DOI: <https://doi.org/10.1038/srep12975>
47. Zhang L., Jin M., Shi X., Jin L., Hou X., Yu Y., Liu B., Cao J., Quan C. Macrolactin metabolite production by *Bacillus* sp. ZJ318 isolated from marine sediment. *Applied Biochemistry and Biotechnology*. 2022;194(6):2581-2593. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12010-022-03841-8>

48. Romero-Tabarez M., Jansen B., Sylla M., Luensdorf H., Häussler S., Santosa D. A., Timmis K. N., Molinari G. 7-O-Malonyl macrolactin A, a new macrolactin antibiotic from *Bacillus subtilis* – active against methicillin-resistant *Staphylococcus aureus*, vancomycin-resistant enterococci and a small-colony variant of *Burkholderia cepacia*. *Antimicrobial Agents and Chemotherapy*. 2006;50(5):1701-1709. DOI: <https://doi.org/10.1128/aac.50.5.1701-1709.2006>
49. Yu Z., Sun Z., Yin J., Qiu J. Enhanced production of polymyxin E in *Paenibacillus polymyxa* by replacement of glucose by starch. *BioMed research international*. 2018;2018:1934309. DOI: <https://doi.org/10.1155/2018/1934309>
50. Mülner P., Schwarz E., Dietel K., Herfort S., Jähne J., Lasch P., Cernava T., Berg G., Vater J. Fusaricidins, Polymyxins and Volatiles Produced by *Paenibacillus polymyxa* Strains DSM 32871 and M1. *Pathogens*. 2021;10(11):1485. DOI: <https://doi.org/10.3390/pathogens10111485>
51. Fischer S., Príncipe A., Alvarez F., Cordero P., Castro M., Godino A., Jofré E., Mori G. Fighting Plant Diseases Through the Application of *Bacillus* and *Pseudomonas* Strains. *Symbiotic Endophytes*. 2013;37:165-193. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-642-39317-4_9
52. Raio A., Brilli F., Baraldi R., Neri L., Puopolo G. Impact of spontaneous mutations on physiological traits and biocontrol activity of *Pseudomonas chlororaphis* M71. *Microbiological Research*. 2020;239:126517. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126517>
53. Nandi M., Selin C., Brawerman G., Fernando W. G. D., Kievit T. Hydrogen cyanide, which contributes to *Pseudomonas chlororaphis* strain PA23 biocontrol, is upregulated in the presence of glycine. *Biological Control*. 2017;108:47-54. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2017.02.008>
54. Huang R., Feng Z., Chi X., Sun X., Lu Ya., Zhang B., Lu R., Luo W., Wang Ya., Miao J., Ge Y. Pyrrolnitrin is more essential than phenazines for *Pseudomonas chlororaphis* G05 in its suppression of *Fusarium graminearum*. *Microbiological research*. 2018;215:55-64. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.06.008>
55. Anand A., Chinchilla D., Tan C., Mène-Saffrané L., L'Haridon F., Weisskopf L. Contribution of Hydrogen Cyanide to the Antagonistic Activity of *Pseudomonas* Strains Against *Phytophthora infestans*. *Microorganisms*. 2020;8(8):1144. DOI: <https://doi.org/10.3390/microorganisms8081144>
56. Lyubenova A., Rusanova M., Nikolova M., Slavov S.B. Plant extracts and *Trichoderma* spp: possibilities for implementation in agriculture as biopesticides. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*. 2023;37(1):159-166. DOI: <https://doi.org/10.1080/13102818.2023.2166869>
57. Siebatcheu E. C., Wetadieu D., Youassi O. Y., Boat M. A. B., Bedane K. G., Tchameni N. S., Sameza M. L. Secondary metabolites from an endophytic fungus *Trichoderma erinaceum* with antimicrobial activity towards *Pythium ultimum*. *Natural Product Research*. 2023;37(4):657-662. DOI: <https://doi.org/10.1080/14786419.2022.2075360>
58. Sridharan A. P., Thangappa S., Karthikeya G., Nakkeeran S. Metabolites of *Trichoderma longibrachiatum* EF5 inhibits soil borne pathogen, *Macrophomina phaseolina* by triggering amino sugar metabolism. *Microbial Pathogenesis*. 2021;150:104714. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.micpath.2020.104714>
59. Baazeem A., Almanea A., Manikanda P., Alorabi M., Vijayaraghavan P., Abdel-Hadi A. In Vitro Antibacterial, Antifungal, Nematocidal and Growth Promoting Activities of *Trichoderma hamatum* FB10 and Its Secondary Metabolites. *Journal of Fungi*. 2021;7(5):331. DOI: <https://doi.org/10.3390/jof7050331>
60. El-Benawy N. M., Abdel-Fattah G. M., Ghoneem K. M., Shabana Y. M. Antimicrobial activities of *Trichoderma atroviride* against common bean seed-borne *Macrophomina phaseolina* and *Rhizoctonia solani*. *Egyptian Journal of Basic and Applied Sciences*. 2020;7(1):267-280. DOI: <https://doi.org/10.1080/2314808X.2020.1809849>
61. Rodríguez C. H., Evans H. C., de Abreu L. M., de Macedo D. M., Ndacnou M. K., Bekele K. B., Barreto R. W. Author Correction: New species and records of *Trichoderma* isolated as mycoparasites and endophytes from cultivated and wild coffee in Africa. *Scientific Reports*. 2021;11(1):19229. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-021-97704-7>
62. Morales-Cedeño L. R., Orozco-Mosqueda M. C., Loeza-Lara P. D., Parra-Cota F. I., Santos-Villalobos S., Santoyo G. Plant growth-promoting bacterial endophytes as biocontrol agents of pre-and post-harvest diseases: Fundamentals, methods of application and future perspectives. *Microbiological Research*. 2021;242:126612. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126612>
63. Latz M. A., Jensen B., Collinge D. B., Jørgensen H. J. L. Endophytic fungi as biocontrol agents: elucidating mechanisms in disease suppression. *Plant Ecology & Diversity*. 2018;11(5-6):555-567. DOI: <https://doi.org/10.1080/17550874.2018.1534146>
64. Santoyo G., Moreno-Hagelsieb G., Orozco-Mosqueda M. C., Glick B. R. Plant growth-promoting bacterial endophytes. *Microbiological research*. 2016;183:92-99. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2015.11.008>
65. Rodrigo S., García-Latorre C., Santamaria O. Metabolites Produced by Fungi against Fungal Phytopathogens: Review, Implementation and Perspectives. *Plants*. 2022;11(1):81. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants11010081>
66. Fadji A. E., Babalola O. O. Elucidating Mechanisms of Endophytes Used in Plant Protection and Other Bioactivities With Multifunctional Prospects. *Frontiers Bioengineering and Biotechnology*. 2020;8:467. DOI: <https://doi.org/10.3389/fbioe.2020.00467>
67. Mulero-Aparicio A., Agustí-Brisach C., Varo Á., López-Escudero F. J., Trapero A. A non-pathogenic strain of *Fusarium oxysporum* as a potential biocontrol agent against *Verticillium* wilt of olive. *Biological Control*. 2019;139:104045. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.104045>

68. Zheng Y. K., Miao C. P., Chen H. H., Huang F. F., Xia Yu. M., Chen Yo. W., Zhao L. X. Endophytic fungi harbored in *Panax notoginseng*: diversity and potential as biological control agents against host plant pathogens of root-rot disease. *Journal of Ginseng Research*. 2017;41(3):353-360. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jgr.2016.07.005>
69. Yehia R. S., Osman G. H., Assagaf H., Salem R., Mohamed M. S. M. Isolation of potential antimicrobial metabolites from endophytic fungus *Cladosporium cladosporioides* from endemic plant *Zygophyllum mandavillei*. *South African Journal of Botany*. 2020;134:296-302. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2020.02.033>
70. Terhonen E., Sipari N., Asiegbu F. O. Inhibition of phytopathogens by fungal root endophytes of Norway spruce. *Biological Control*. 2016;99:53-63. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2016.04.006>
71. Baiyee B., Ito S., Sunpapao A. J. P. *Trichoderma asperellum* T1 mediated antifungal activity and induced defense response against leaf spot fungi in lettuce (*Lactuca sativa* L.). *Physiological and Molecular Plant Pathology*. 2019;106:96-101. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2018.12.009>
72. Talapatra K., Das A. R., Saha A., Das P. In vitro antagonistic activity of a root endophytic fungus toward plant pathogenic fungi. *Journal of Applied Biology and Biotechnology*. 2017;5(2):68-71. DOI: <https://doi.org/10.7324/JABB.2017.5.0210>
73. Yuan Y., Feng H., Wang L., Li Z., Shi Y., Zhao L., Feng Z., Zhu H. Potential of endophytic fungi isolated from cotton roots for biological control against *Verticillium* wilt disease. *PLoS ONE*. 2017;12:e0170557. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170557>
74. Landum M. C., Félix M. D. R., Alho J., Garcia R., Cabrita M. J., Rei F., Varanda C. M. R. Antagonistic activity of fungi of *Olea europaea* L. against *Colletotrichum acutatum*. *Microbiological Research*. 2016;183:100-108. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2015.12.001>
75. Yao Y. Q., Lan F., Qiao Y. M., Wei J. G., Huang R. S., Li L. B. Endophytic fungi harbored in the root of *Sophora tonkinensis* Gapnep: diversity and biocontrol potential against phytopathogens. *MicrobiologyOpen*. 2017;6(3):e00437. DOI: <https://doi.org/10.1002/mbo3.437>
76. Park Y. H., Mishra R. C., Yoon S., Kim H., Park C., Seo S. T., Bae H. Endophytic *Trichoderma citrinoviride* isolated from mountain-cultivated ginseng (*Panax ginseng*) has great potential as a biocontrol agent against ginseng pathogens. *Journal of Ginseng Research*. 2019;43(3):408-420. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jgr.2018.03.002>
77. Liu Y., Bai F., Li T., Yan H. An endophytic strain of genus *Paenibacillus* isolated from the fruits of *Noni* (*Morinda citrifolia* L.) has antagonistic activity against a *Noni*'s pathogenic strain of genus *Aspergillus*. *Microbial Pathogenesis*. 2018;125:158-163. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.micpath.2018.09.018>
78. Anisha C., Jishma P., Bilzamal V. S., Radhakrishnan E. K. Effect of ginger endophyte *Rhizopycnis vagum* on rhizome bud formation and protection from phytopathogens. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*. 2018;14:116-119. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2018.02.015>
79. Santos C. M., Ribeiro A. S., Garcia A., Polli A. D., Polonio J. C., Azevedo J. L., Pamphile J. A. Enzymatic and antagonist activity of endophytic fungi from *Sapindus saponaria* L. (Sapindaceae). *Acta Biologica Colombiana*. 2019;24:322-330. DOI: <https://doi.org/10.15446/abc.v24n2.74717>
80. Manganyi M. C., Regnier T., Tchatchouang C. K., Bezuidenhout C. C., Ateba C. N. Antibacterial activity of endophytic fungi isolated from *Sceletium tortuosum* L. (Kougoed). *Annals of Microbiology*. 2019;69:659-663. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13213-019-1444-5>
81. Li Y., Wei W., Wang R. L., Liu F., Wang Y. K., Li R., Khan B., Lin J., Yan W., Ye Y. H. Colletolides A and B, two new γ -butyrolactone derivatives from the endophytic fungus *Colletotrichum gloeosporioides*. *Phytochemistry Letters*. 2019;33:90-93. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.phytol.2019.08.004>
82. Wu Z., Zhang X., Anbari W. H. A., Zhou Q., Zhou P., Zhang M., Zeng F., Chen C., Tong Q., Wang J., Zhu H., Zhang Yo. Cysteine residue containing merocytchalasans and 17, 18-seco-aspochalasins from *Aspergillus micronesiensis*. *Journal of Natural Products*. 2019;82(9):2653-2658. DOI: <https://doi.org/10.1021/acs.jnatprod.9b00016>
83. Gupta S., Choudhary M., Singh B., Singh R., Dhar M. K., Kaul S. Diversity and biological activity of fungal endophytes of *Zingiber officinale* Rosc. with emphasis on *Aspergillus terreus* as a biocontrol agent of its leaf spot. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*. 2022;39:102234. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2021.102234>
84. Lin W., Zeng J., Wan K., Lv L., Guo L., Li X., Yu X. Reduction of the fitness cost of antibiotic resistance caused by chromosomal mutations under poor nutrient conditions. *Environment international*. 2018;120:63-71. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envint.2018.07.035>
85. Abdenaceur R., Farida B., Mourad D., Rima H., Zahia O., Fatma S. Effective biofertilizer *Trichoderma* spp. isolates with enzymatic activity and metabolites enhancing plant growth. *International Microbiology*. 2022;25:817-829. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10123-022-00263-8>
86. Naik B. S. Functional roles of fungal endophytes in host fitness during stress conditions. *Symbiosis*. 2019;79:99-115. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13199-019-00635-1>
87. Tchameni S. N., Cotârleş, M., Ghinea I. O. Bedine M. A. B., Sameza M. L., Borda D., Bahrim G., Dinică R. M. Involvement of lytic enzymes and secondary metabolites produced by *Trichoderma* spp. in the biological control of *Pythium myriotylum*. *International Microbiology*. 2020;23:179-188. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10123-019-00089-x>

88. Aoki Y., Haga S., Suzuki S. Direct antagonistic activity of chitinase produced by *Trichoderma* sp. SANA20 as biological control agent for grey mould caused by *Botrytis cinerea*. *Cogent Biology*. 2020;6(1):1747903. DOI: <https://doi.org/10.1080/23312025.2020.1747903>
89. Kolombet L. V. Fungi of the genus *Trichoderma* are producers of biological products for crop production. Biological features that ensure their activity as producers of biological products. *Prikladnaya toksikologiya*. 2010;1:42-48.
90. Loc N. H., Huy N. D., Quang H. T., Lan T. T., Thu Ha T. T. Characterisation and antifungal activity of extracellular chitinase from a biocontrol fungus, *Trichoderma asperellum* PQ34. *Mycology*. 2020;11(1):38-48. DOI: <https://doi.org/10.1080/21501203.2019.1703839>
91. Gentile A., Deng Z., La Malfa S., Distefano G., Domina F., Vitale A., Polizzi G., Lorito M., Tribulato E. Enhanced resistance to *Phoma tracheiphila* and *Botrytis cinerea* in transgenic lemon plants expressing a *Trichoderma harzianum* chitinase gene. *Plant Breeding*. 2007;126(2):146-151. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2007.01297.x>
92. Hasan S., Gupta G., Anand S., Kaur H. Lytic enzymes of *Trichoderma*: their role in plant defense. *International Journal of Applied Research and Studies*. 2014;3(2):1-5. URL: https://www.researchgate.net/publication/260983686_Lytic_Enzymes_of_Trichoderma_Their_Role_in_Plant_Defense
93. Синицына О. А., Рубцова Е. А., Синельников И. Г., Осипов Д. О., Рожкова А. М., Матыс В. Ю., Бубнова Т. В., Немашкалов В. А., Серeda А. С., Щербакова Л. А., Синицын А. П. Создание продуцента хитиназы и использование её препарата для разрушения клеточной стенки микроскопических грибов. *Биохимия*. 2020;85(6):840-848. DOI: <https://doi.org/10.31857/S0320972520060093> EDN: QFHITYP
- Sinitsyna O. A., Rubtsova E. A., Sinelnikov I. G., Osipov D. O., Rozhkova A. M., Matys V. Y., Bubnova T. V., Nemashkalov V. A., Sereda A. S., Tcshebakova L. A., Sinitsyn A. P. Development of the chitinase producer and use of enzyme preparation for disruption of mycelial fungal cell wall. *Biokhimiya*. 2020;85(6):840-848. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.31857/S0320972520060093>
94. Актуганов Г. Е., Галимзианова Н. Ф., Мелентев А. И., Кузмина Л. Ю. Внеклеточные гидролазы штамма *Bacillus* sp. 739 и их участие в лизисе клеточных стенок микромицетов. *Микробиология*. 2007;76(4):471-479.
- Aktuganov G. E., Galimzianova N. F., Melentyev A. I., Kuzmina L. Yu. Extracellular hydrolases of strain *Bacillus* sp. 739 and their involvement in the lysis of micromycete cell walls. *Mikrobiologiya = Microbiology*. 2007;76(4):471-479. (In Russ.).
95. Ха Т. З., Канарский А. В., Канарская З. А., Щербаков А. В., Щербакова Е. Н. Перспектива применения бактерий рода *Paenibacillus* в промышленной биотехнологии для получения биопрепаратов сельскохозяйственного назначения. *Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование*. 2020;3(47):74-84. DOI: <https://doi.org/10.25686/2306-2827.2020.3.74> EDN: EBCZEU
- Kha T. Z., Kanarskii A. V., Kanarskaia Z. A., Shcherbakov A. V., Shcherbakova E. N. Prospects and application of *Paenibacillus* in industrial biotechnology for obtaining the bio-based products for agriculture. *Vestnik Povolzhsogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie*. 2020;3(47):74-84. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.25686/2306-2827.2020.3.74>
96. Hamayun M., Hussain A., Iqbal A., Khan S. A., Lee I. J. Endophytic fungus *Aspergillus japonicus* mediates host plant growth under normal and heat stress conditions. *BioMed Research International*. 2018;2018:7696831. DOI: <https://doi.org/10.1155/2018/7696831>
97. Ismail I., Hamayun M., Hussain A., Iqbal A., Khan S. A., Khan M. A., Lee I. An Endophytic Fungus *Gliocladium cibotii* Regulates Metabolic and Antioxidant System of Glycine max and *Helianthus annuus* under Heat Stress. *Polish Journal of Environmental Studies*. 2021;30(2):1631-1640. DOI: <https://doi.org/10.15244/pjoes/125770>
98. Jan F. G., Hamayun M., Hussain A., Jan G., Iqbal A., Khan A., Lee I. An endophytic isolate of the fungus *Yarrowia lipolytica* produces metabolites that ameliorate the negative impact of salt stress on the physiology of maize. *BMC microbiology*. 2019;19(1):3. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12866-018-1374-6>
99. Gupta S., Schillaci M., Walker R., Smith P., Watt M., Roessner U. Alleviation of salinity stress in plants by endophytic plant-fungal symbiosis: Current knowledge, perspectives and future directions. *Plant and Soil*. 2021;461(1):219-244. DOI: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11104-020-04618-w>
100. Bilal S., Shahzad R., Khan A. L., Al-Harrasi A., Kim C. K., Lee I. Phytohormones enabled endophytic *Penicillium funiculosum* LHL06 protects *Glycine max* L. from synergistic toxicity of heavy metals by hormonal and stress-responsive proteins modulation. *Journal of hazardous materials*. 2019;379:120824. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2019.120824>
101. Odoh C. K., Obi C. J., Francis A., Unah U. V., Egbe K., Akpi U. K., Lerum N., Wanderi K. Extremophilic Fungi and Their Role in Control of Pathogenic Microbes. *Recent Trends in Mycological Research*. 2021. pp.219-249. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-030-60659-6_10
102. Carreras-Villaseñor N., Sánchez-Arreguín J. A., Herrera-Estrella A. H. *Trichoderma*: sensing the environment for survival and dispersal. *Microbiology*. 2012;158(1):3-16. DOI: <https://doi.org/10.1099/mic.0.052688-0>

103. Kalu A. U., Kenneth O. C. Antimicrobial Activity of *Pleurotus squarrosulus* on Clinical Pathogenic Bacteria and Fungi. *Journal of Advances in Microbiology*. 2017;4(3):1-9. DOI: <https://doi.org/10.9734/JAMB/2017/34644>

104. Santos A. P., Muratore L. N., Solé-Gil A., Farías M. E., Ferrando A., Blázquez M. A., Belfiore C. Extremophilic bacteria restrict the growth of *Macrophomina phaseolina* by combined secretion of polyamines and lytic enzymes. *Biotechnology Reports*. 2021;32:e00674. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.btre.2021.e00674>

105. Tapia-Vázquez I., Sánchez-Cruz R., Arroyo-Domínguez M., Lira-Ruan V., Sánchez-Reyes A., Sánchez-Carbente M. D. R., Padilla-Chacón D., Batista-García R. A., Folch-Mallol J. L. Isolation and characterization of psychrophilic and psychrotolerant plant-growth promoting microorganisms from a high-altitude volcano crater in Mexico. *Microbiological Research*. 2020;232:126394. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2019.126394>

106. Rondón J. J., Ball M. M., Castro L. T., Yarzabal L. A. Eurypsychrophilic *Pseudomonas* spp. isolated from Venezuelan tropical glaciers as promoters of wheat growth and biocontrol agents of plant pathogens at low temperatures. *Environmental Sustainability*. 2019;2:265-275. DOI: <https://doi.org/10.1007/s42398-019-00072-2>

107. Abbas R., Rasul S., Aslam K., Baber M., Shahid M., Mubeen F., Naqqash T. Halotolerant PGPR: A hope for cultivation of saline soils. *Journal of King Saud University – Science*. 2019;31(4):1195-1201. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jksus.2019.02.019>

Сведения об авторах

✉ **Фасхутдинова Елизавета Рафаиловна**, младший научный сотрудник лаборатории фиторемедиации техногенно нарушенных экосистем, ФГБОУ ВО «Кемеровский государственный университет», ул. Красная, д. 6, г. Кемерово, Российская Федерация, 650000, e-mail: rector@kemsu.ru,
ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9711-2145>, e-mail: fastkhutdinovae.98@mail.ru

Голубцова Юлия Владимировна, доктор техн. наук, проректор по развитию имущественного комплекса, ФГБОУ ВО «Кемеровский государственный университет», ул. Красная, д. 6, г. Кемерово, Российская Федерация, 650000, e-mail: rector@kemsu.ru, **ORCID:** <https://orcid.org/0000-0002-2958-4172>

Неверова Ольга Александровна, доктор биол. наук, профессор, заведующий кафедрой экологии и природопользования, ФГБОУ ВО «Кемеровский государственный университет», ул. Красная, д. 6, г. Кемерово, Российская Федерация, 650000, e-mail: rector@kemsu.ru, **ORCID:** <https://orcid.org/0000-0002-0309-5709>

Ларичев Тимофей Альбертович, кандидат хим. наук, ФГБОУ ВО «Кемеровский государственный университет», ул. Красная, д. 6, г. Кемерово, Российская Федерация, 650000, e-mail: rector@kemsu.ru,
ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0166-2527>

Хорошкина Наталья Николаевна, младший научный сотрудник лаборатории фиторемедиации техногенно нарушенных экосистем, ФГБОУ ВО «Кемеровский государственный университет», ул. Красная, д. 6, г. Кемерово, Российская Федерация, 650000, e-mail: rector@kemsu.ru, **ORCID:** <https://orcid.org/0000-0002-4236-5370>

Information about the authors

✉ **Elizaveta R. Faskhutdinova**, junior researcher, the Laboratory of Phytoremediation of Technogenically Disturbed ecosystems, Kemerovo State University, Krasnaya str., 6, Kemerovo, Russian Federation, 650000, e-mail: rector@kemsu.ru, **ORCID:** <https://orcid.org/0000-0001-9711-2145>, e-mail: fastkhutdinovae.98@mail.ru

Yulia V. Golubtsova, DSc in Engineering, vice-rector for the development of the property complex, Kemerovo State University, Krasnaya str., 6, Kemerovo, Russian Federation, 650000, e-mail: rector@kemsu.ru,
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2958-4172>

Olga A. Neverova, DSc in Biological Science, professor, head of the Department of Ecology and Nature Management, Kemerovo State University, Krasnaya str., 6, Kemerovo, Russian Federation, 650000, e-mail: rector@kemsu.ru,
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2958-4172>

Timothy A. Larichev, PhD in Chemistry, Kemerovo State University, Krasnaya str., 6, Kemerovo, Russian Federation, 650000, e-mail: rector@kemsu.ru, **ORCID:** <https://orcid.org/0000-0003-0166-2527>

Natalia N. Khoroshkina, junior researcher, the Laboratory of Phytoremediation of Technogenically Disturbed Ecosystems, Kemerovo State University, Krasnaya str., 6, Kemerovo, Russian Federation, 650000, e-mail: rector@kemsu.ru, **ORCID:** <https://orcid.org/0000-0002-4236-5370>

✉ – Для контактов / Corresponding author