

**Л.В. Авдеева<sup>1</sup>, И.В. Драговоз<sup>1</sup>, Ю.В. Корж<sup>1</sup>, Н.О. Леонова<sup>1</sup>, Г.А. Иутинская<sup>1</sup>,  
А.В. Бережная<sup>2</sup>, В.Н. Купцов<sup>2</sup>, М.Н. Мандрик<sup>2</sup>, Э.И. Коломиец<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Институт микробиологии и вирусологии им. Д.К. Заболотного НАН Украины,  
ул. Академика Заболотного, 154, Киев ГСП, 03680, Украина

<sup>2</sup>Государственное научное учреждение Институт микробиологии НАН Беларуси  
ул. Купревича, 2, Минск, 220141, Республика Беларусь

## **АНТАГОНИСТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ШТАММОВ *BACILLUS AMYLOLIQUEFACIENS* SUBSP. *PLANTARUM* IMB В-7404 И БИМ В-439Д ПО ОТНОШЕНИЮ К ФИТОПАТОГЕННЫМ БАКТЕРИЯМ И МИКРОМИЦЕТАМ**

В работе исследована антагонистическая активность штаммов *Bacillus amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* IMB В-7404 и БИМ В-439Д в отношении бактериальных и грибных возбудителей заболеваний сельскохозяйственных культур. Показано, что оба штамма бацилл проявляли высокий уровень антагонизма по отношению к возбудителю сосудистого бактериоза, средний к микромицетам – возбудителям корневых гнилей. К возбудителю офиобулеза штамм *B. amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* БИМ В-439Д оказался более активным. Культуральная жидкость этого штамма эффективно подавляла прорастание спор фитопатогенных микромицетов *Penicillium expansum* и *Botrytis cinerea*. Оба штамма бацилл синтезировали ряд гидролитических экзоферментов: протеазы, амилазы,  $\beta$ -глюканазы, хитиназы и ксиланазы.

Полученные данные свидетельствуют о возможности расширения спектра применения штамма *B. amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* БИМ В-439Д, а также о необходимости дальнейшего изучения экзо-метаболизма штамма *B. amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* IMB В-7404 и их биологической активности с целью создания эффективного биопрепарата для растениеводства.

**Ключевые слова:** *Bacillus amyloliquefaciens* subsp. *plantarum*, бактериальные и грибные фитопатогены, гидролитические ферменты, антагонистическая активность.

В настоящее время отмечается широкое распространение заболеваний сельскохозяйственных культур бактериальной и грибной этиологии, что приводит к значительному снижению их урожайности [4]. Основное место в системе защиты растений занимает химический метод борьбы, применение которого, с одной стороны, позволяет быстро и эффективно подавлять возбудителей болезней, с другой – приводит к загрязнению окружающей среды и продукции растениеводства. В связи с этим во всем мире возрастает интерес к использованию биологических методов защиты сельскохозяйственных культур. Так, в США биопрепараты используются на 8 % посевных площадей, а в Китае, благодаря использованию биопрепаратов, применение пестицидов при возделывании хлопка снизилось на 90 %. Увеличивается также доля биопрепаратов и в сельскохозяйственном растениеводстве России [<http://dic.academic.ru/dic.nsf/ecolog/131>].

При разработке биологических средств защиты растений заслуживают внимания аэробные спорообразующие бактерии рода *Bacillus*, которые, как правило, безопасны для людей, животных и растений, а также являются перспективными объектами для биотехнологического производства [6]. Кроме того, бациллы обладают высоким уровнем антагонистической активности по отношению к возбудителям заболеваний растений, поскольку синтезируют антибиотики, токсины, летучие органические соединения, фитогормоны и другие экзо-метаболиты различной химической природы [15, 16].

Однако, в настоящее время арсенал биопрепаратов на основе бацилл весьма ограничен. Поэтому актуальной задачей является поиск новых штаммов, в частности среди бактерий рода *Bacillus*, высокоактивных антагонистов фитопатогенных бактерий и грибов, что является весьма актуальным при создании новых биологических средств защиты растений от заболеваний.

Целью работы было исследование антагонистической активности штаммов *Bacillus amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* IMB В-7404 и *B. amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* БИМ В-439Д по отношению к фитопатогенным бактериям и микромицетам.

**Материалы и методы.** Объектами исследований были штаммы: *B. amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* ИМВ В-7404, депонированный в депозитарии Института микробиологии и вирусологии им. Д.К. Заболотного (ИМВ) НАН Украины, а также *B. amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* БИМ В-439Д из Белорусской коллекции непатогенных микроорганизмов (БКМ) Института микробиологии НАН Беларуси. Данный штамм ранее был идентифицирован как *Bacillus subtilis*, затем на основании анализа нуклеотидных последовательностей генов 16S рРНК (номер доступа в GeneBank – KF977217) и *guyA* (KF977218) был отнесен к *B. amyloliquefaciens* subsp. *plantarum*. Этот штамм является основой препарата Бетапротектин для биологической защиты корнеплодов сахарной, столовой свеклы и моркови от болезней при хранении (кагатная гниль, поясковая парша, фузариозная гниль, бурая гниль), луковичных и клубнелуковичных цветочных культур для защиты от серой гнили, пенициллеза, фузариоза и хвойных пород от диплоидоза [10, 11].

Антагонистическую активность штаммов бацилл по отношению к фитопатогенным бактериям определяли методом радиальных штрихов на картофельном агаре [3]. В качестве тест-культур были использованы штаммы из коллекции отдела фитопатогенных бактерий и Украинской коллекции микроорганизмов (УКМ) ИМВ НАН Украины: *Clavibacter michiganensis* 10<sub>2</sub>, *Xantomonas campestris* pv. *campestris* 80036, *Pseudomonas syringae* УКМ В-1027<sup>а</sup>, *Pseudomonas fluorescens* 8573, *Agrobacterium tumefaciens* 8628, *Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum* УКМ В-1095<sup>а</sup>.

Антагонистическую активность штаммов бацилл по отношению к фитопатогенным микромицетам определяли методом двойной культуры в чашках Петри на картофельно-глюкозном агаре [5]. В качестве тест-культур использовали штаммы микромицетов – возбудителей болезни зерновых культур: *Fusarium graminearum* 9G, *Cochliobolus sativus* 10Z, *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* 10Z, *Magnaporthe grisea* 11K из коллекции отдела антибиотиков ИМВ НАН Украины, а также *Fusarium oxysporum* БИМ F-346, *Penicillium expansum* БИМ F-564 и *Botrytis cinerea* БИМ F-383 из БКМ Института микробиологии НАН Беларуси.

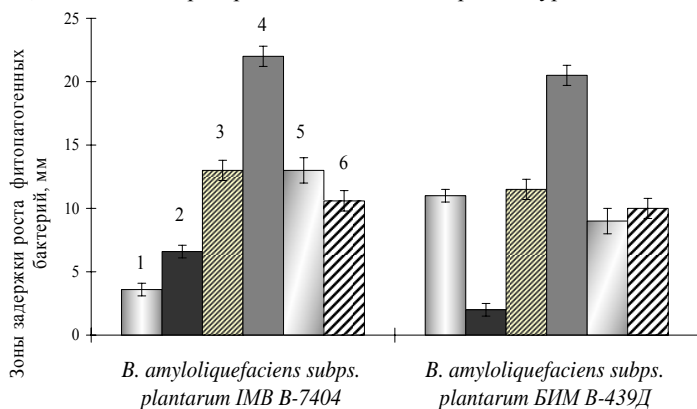
Уровень антагонистической активности штаммов бацилл определяли по размерам зон задержки роста тест-культур фитопатогенных бактерий и микромицетов. Если зоны задержки роста фитопатогенных бактерий были 15 мм и выше, штамм бацилл считался высокоактивным, от 10 до 14 мм – среднеактивным, 1-9 мм – слабоактивным [2]. Зона задержки роста фитопатогенных микромицетов, равная 5–9 мм, свидетельствовала о слабом, 10–19 мм – о среднем, 20 мм и более – о высоком уровне антагонизма исследуемых штаммов бацилл. Если зоны задержки роста микромицетов были 0–4 мм, культура бацилл считалась неактивной [5].

Изучение влияния *B. amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* БИМ В-439Д на прорастание спор и развитие мицелия фитопатогенных грибов проводили с использованием модифицированного метода агаровой пластинки [9]. Культивирование штамма БИМ В-439Д осуществляли на жидкой минеральной среде следующего состава (г/л): меласса – 30,0; K<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>·3H<sub>2</sub>O – 7,0; KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> – 3,0; MgSO<sub>4</sub>·7H<sub>2</sub>O – 0,1; (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> – 1,0; Na-цитрат · 3H<sub>2</sub>O – 0,5; дрожжевой экстракт – 0,25; вода дистиллированная – 1 л; pH 7,0 – 7,2. Культуру выращивали в колбах объемом 2000 мл по 600 мл среды на качалке (200 об/мин) при 28-30°C течение 48 ч. В качестве тест-культур фитопатогенных микромицетов использовали *P. expansum* БИМ F-564 и *B. cinerea* БИМ F-383. Наблюдения за прорастанием спор и развитием мицелия проводили с помощью светового микроскопа (× 100).

Для качественного анализа наличия внеклеточных ферментов, штаммы бацилл высевали на чашки с агаризованной минерально-солевой средой следующего состава (г/л): K<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>·3H<sub>2</sub>O – 6,0; KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> – 2,0; MgSO<sub>4</sub>·7H<sub>2</sub>O – 0,1; (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> – 1,4; вода дистиллированная – 1 л; агар-агар – 20, pH 7,0-7,2. В качестве источника углерода использовали соответствующие субстраты-индукторы: для амилалитической активности – крахмал (0,5 %), протеолитической – желатин (0,5 %) и казеин (0,5 %), ксиланолитической – ксилан (0,5 %), целлюлозолитической – Na<sup>+</sup>-карбоксиметилцеллюлозу (0,5 %), липолитической – оливковое масло (0,5 %), пектинолитической – пектин (0,5 %), хитинолитической – коллоидный хитин (0,5 %). Культивирование микроорганизмов проводили в термостате при температуре 37° С в течение 3-х суток. Зоны гидролиза субстратов вокруг колонии оценивали визуально.

Опыты проводили в трех повторностях, полученные данные обрабатывали статистически с использованием компьютерных программ *STATISTICA 6.0* и *Microsoft Excel*. Различия средних показателей считали достоверными при уровне значимости  $p < 0,05$ .

**Результаты и их обсуждение.** Показано, что оба исследуемых штамма бацилл проявляли высокую антагонистическую активность только по отношению к полифагу *X. campestris* pv. *campestris* 8003б – возбудителю сосудистого бактериоза широкого спектра сельскохозяйственных растений (рис. 1). Средний уровень антагонизма оба штамма бацилл проявляли по отношению к *P. carotovorum* subsp. *carotovorum* УКМ В-1095<sup>г</sup> – возбудителю гнилей мягких тканей широкого спектра сельскохозяйственных культур и были не активными по отношению к *P. fluorescens* 8573, который является условным патогеном. В отличие от штамма ИМВ В-7404, который оказался неактивным в отношении *P. syringae* УКМ В-1027<sup>г</sup> – возбудителя бактериальных пятнистостей широкого спектра культур, штамм БИМ В-439Д проявлял средний уровень антагонистической активности (зона задержки роста 11 мм). Однако, зоны задержки роста культур *C. michiganensis* subsp. *michiganensis* 10<sub>2</sub> и *A. tumefaciens* 8628, которые являются возбудителями, соответственно, бактериального и корневого рака растений, штаммом БИМ В-439Д составляли 9,0 – 10,0 мм, что свидетельствует о его низком уровне антагонистической активности по отношению к этим патогенам. Зоны задержки роста последних при определении антагонистической активности штамма ИМВ В-7404 составляли 13,0 и 10,6 мм соответственно, что отвечает критериям для штамма со средним уровнем активности.



**Рис. 1. Антагонистическая активность штаммов *Bacillus amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* по отношению к тест-культурам фитопатогенных бактерий:**

- 1 – *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* УКМ В-1027<sup>г</sup>;
- 2 – *Pseudomonas fluorescens* 8573;
- 3 – *Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum* УКМ В-1095<sup>г</sup>;
- 4 – *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* 8003б;
- 5 – *Clavibacter michiganensis* subsp. *michiganensis* 10<sub>2</sub>;
- 6 – *Agrobacterium tumefaciens* 8628.

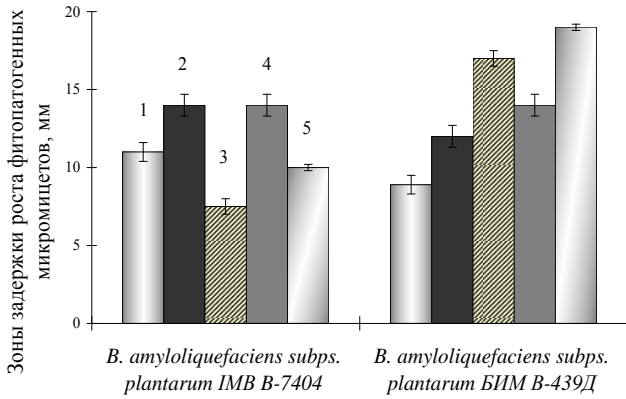
По отношению к фитопатогенным микромицетам оба исследуемых штамма бацилл проявляли средний уровень антагонизма, угнетая их рост на 7,5–19,0 мм (рис. 2).

Следует отметить невысокий уровень антагонизма исследуемых штаммов бацилл по отношению к фитопатогенным грибам *F. graminearum* 9G и *C. sativus* 10Z, которые являются возбудителями корневых гнилей. Однако, по отношению к *G. graminis* var. *tritici* 10Z – возбудителю офиобулеза – штамм БИМ В-439Д оказался более активным, по сравнению со штаммом ИМВ В-7404, который задерживал рост этого возбудителя на 7,5 мм.

Антифунгальная активность штамма БИМ В-439Д была показана также при изучении влияния культуральной жидкости на прорастание спор фитопатогенных микромицетов *P. expansum* БИМ F-564 и *B. cinerea* БИМ F-383. Экзометаболиты этого штамма вызывали деформирование спор и ростовых трубок грибов, сопровождающееся вакуолизацией и появлением опухлеобразных вздутий (рис. 3, 4), а также угнетали рост субстратного и воздушного мицелия. При этом, гифы мицелия оказались более чувствительными к действию экзометаболитов *B. amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* БИМ В-439Д по сравнению со спорами, что вполне логично и не противоречит данным литературы [8].

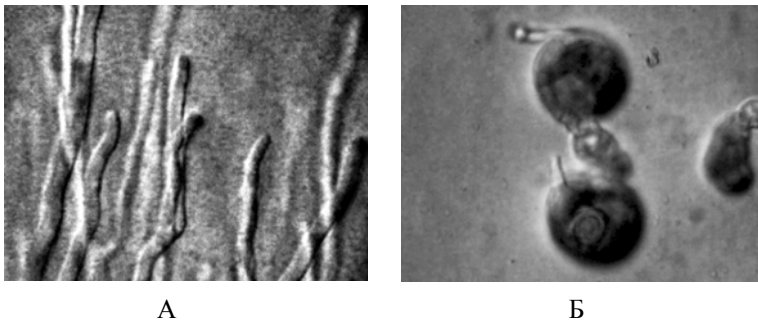
Результат такого воздействия экзометаболитов изучаемого штамма бацилл до конца не исследован. Вероятно, причиной деформации спор и гифов грибов является нарушение струк-

турно-функционального состояния клеточных мембран под действием антибиотических веществ. Результатом этого является осмотический шок с последующим разрушением клеток. Известно, что к мембранотропным антибиотикам относятся, в частности, циклические липопептиды, биоцидная активность которых обусловлена специфическими амфифильными свойствами [18]. Они могут легко встраиваться в плазмалемму, приводя к изменению заряда мембраны, нарушая ее барьерные функции и работу ионных каналов [17].

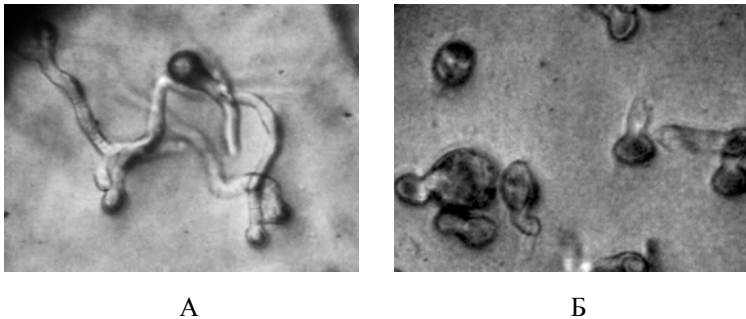


**Рис. 2. Антагонистическая активность штаммов *Bacillus amyloliquefaciens subsp. plantarum* по отношению к фитопатогенным микромицетам:**

- 1 – *Fusarium graminearum* 9G;
- 2 – *Cochliobolus sativus* 10Z;
- 3 – *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* 10Z;
- 4 – *Magnaporthe grisea* 11K;
- 5 – *Fusarium oxysporum* БИМ F-346.



**Рис. 3. Ингибирование прорастания спор *Penicillium expansum* БИМ F-564 под действием культуральной жидкости *Bacillus amyloliquefaciens subsp. plantarum* БИМ В-439 (А – контроль без антагониста, Б – споры гриба в присутствии антагониста).**



**Рис. 4. Ингибирование прорастания спор *Botrytis cinerea* БИМ F-383 под действием культуральной жидкости *Bacillus amyloliquefaciens subsp. plantarum* БИМ В-439Д (А – контроль без антагониста, Б – споры гриба в присутствии антагониста).**

Кроме исследования антагонизма по отношению к фитопатогенным бактериям и микромицетам, представляло интерес проанализировать ферментативную активность экзометаболитов исследуемых штаммов бацилл. Последняя, как известно, может играть важную роль в проявлении антагонизма бактериями рода *Bacillus* [6]. Как видно из данных, представленных в таблице, штаммы *B. amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* IMB В-7404 и БИМ В-439Д проявляли внеклеточную протеазную, амилолитическую,  $\beta$ -глюканазную, хитиназную и ксиланазную активности. В то же время липолитическая и пектинэстеразная активности не были обнаружены.

Таблица

**Ферментативная активность штаммов *Bacillus amyloliquefaciens* subsp. *plantarum***

Тип литической активности	Субстрат	Проявление активности штаммами <i>B. amyloliquefaciens</i> subsp. <i>plantarum</i>	
		IMB В-7404	БИМ В-439Д
Протеазная	Казеин	+	+
	Желатин	+	+
Амилолитическая	Крахмал	+	+
$\beta$ -глюканазная	Na-КМЦ	+	+
Хитиназная	Хитин	+	+
Ксиланазная	Ксилан	+	+
Пектинэстеразная	Пектин	–	–
Липолитическая	Стеариновые жирные кислоты, оливковое масло	–	–

**Примечание:** «+» – наличие активности;

«–» – отсутствие активности

Таким образом, штаммы *B. amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* IMB В-7404 и БИМ В-439Д, выделенные на территории Украины и Беларуси, соответственно, характеризовались широким спектром антагонистической активности по отношению к фитопатогенам. Они в системах *in vitro* подавляли рост грибных возбудителей заболеваний растений, таких как антракноз, фузариоз, серая гниль, гельминтоспориоз, кагатная гниль и др. Следует также отметить, что исследованные штаммы бацилл проявляли активность по отношению к некоторым фитопатогенным бактериям (*X. campestris* pv. *campestris*, *P. carotovorum* subsp. *carotovorum*, *A. tumefaciens*), для борьбы с которыми в настоящее время нет эффективных химических пестицидов [14].

Известно, что способность бацилл к синтезу веществ антибиотической природы – один из ключевых факторов, определяющих природу антагонизма [3]. Также в последние годы активно исследуется комплекс литических ферментов бацилл, как один из факторов, участвующих в проявлении антагонизма [7, 12, 13]. Согласно полученным результатам, исследуемые штаммы *B. amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* обладают широким спектром ферментативной активности. Особого интереса заслуживает факт проявления хитиназной активности, поскольку некоторые авторы полагают, что фермент принимает участие в деградации клеточных стенок микромицетов и может рассматриваться как один из показателей проявления антагонизма [6, 12]. В то же время, ряд авторов отрицает наличие положительной корреляции между проявлением антагонизма в отношении фитопатогенных микромицетов и хитиназной активностью у бацилл [1, 7]. Известно, что синтез гидролитических ферментов связан с их участием в обеспечении бацилл доступными источниками питания (т.н. синтез «адаптивных ферментов»), образующимися при ферментативном гидролизе тех субстратов, которые находятся в почве.

Таким образом, широкий спектр антагонистической активности исследуемых штаммов бацилл по отношению к фитопатогенным бактериям и микромицетам оправдывает возможность расширения сферы практического использования штамма *B. amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* БИМ В-439Д. Дальнейшее исследование биологической активности штамма *B. amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* IMB В-7404 и экзометаболитов, определяющих ее, также является целесообразным для создания в дальнейшем эффективного биопрепарата для сельскохозяйственного растениеводства.

Робота виконана в рамках проектів № Ф54.4/002 і № Б13К-006 при фінансовій піддержці Государственного фонда фундаментальных исследований України і Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований.

**Л.В. Авдєєва<sup>1</sup>, І.В. Драгозов<sup>1</sup>, Ю.В. Корж<sup>1</sup>, Н.О. Лєонова<sup>1</sup>, Г.О. Іутинська<sup>1</sup>,  
А.В. Березна<sup>2</sup>, В.М. Купцов<sup>2</sup>, М.М. Мандрик<sup>2</sup>, Е.І. Коломієць<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Інститут мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України,  
вул. Академіка Заболотного, 154, Київ МСП, 03680, Україна

<sup>2</sup>Державна наукова установа Інститут мікробіології НАН Білорусі  
вул. Купревича, 2, Мінськ, 220141, Республіка Білорусь

## **АНТАГОНІСТИЧНА АКТИВНІСТЬ ШТАМІВ *BACILLUS AMYLOLIQUEFACIENS* SUBSP. *PLANTARUM* IMV B-7404 І БИМ B-439D ЩОДО ФІТОПАТОГЕННИХ БАКТЕРІЙ ТА МІКРОМІЦЕТІВ**

### **Резюме**

У роботі досліджена антагоністична активність штамів *Bacillus amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* IMV B-7404 і БИМ B-439D щодо бактеріальних і грибних збудників захворювань сільськогосподарських культур. Показано, що обидва штами бацил проявляли високий рівень антагонізму щодо збудника судинного бактеріозу, середній стосовно мікроміцетів – збудників кореневих гнилей. Щодо збудника офіобульозу штам *B. amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* БИМ B-439D виявився більш активним. Культуральна рідина цього штаму ефективно пригнічувала проростання спор фітопатогенних мікроміцетів *Penicillium expansum* і *Botrytis cinerea*. Обидва штами бацил синтезували ряд гідролітичних екзоферментів: протеази, амілази, β-глюканази, хітинази і ксиланази.

Отримані дані свідчать про можливість розширення спектра застосування штаму *B. amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* БИМ B-439D для захисту рослин, а також про необхідність подальшого вивчення спектра екзометаболітів штаму *B. amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* IMV B-7404 та їх біологічної активності з метою створення ефективного біопрепарату для рослинництва.

Ключові слова: *Bacillus amyloliquefaciens* subsp. *plantarum*, бактеріальні і грибні фітопатогени, гідролітичні ферменти, антагоністична активність.

**L.V. Avdeeva<sup>1</sup>, I.V. Dragovoz<sup>1</sup>, Yu.V. Korzh<sup>1</sup>, N.O. Leonova<sup>1</sup>, G.A. Iutynska<sup>1</sup>,  
A.V. Berezhnaya<sup>2</sup>, V.N. Kuptsov<sup>2</sup>, M.N. Mandrik<sup>2</sup>, E.I. Kolomiets<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Zabolotny Institute of Microbiology and Virology, National Academy of Sciences of Ukraine,  
Zabolotny St., 154, Kyiv 03680, Ukraine

<sup>2</sup>State Scientific Institution Institute of Microbiology, National Academy of Sciences of Belarus,  
Kuprevicha St., 2, Minsk 220141, Republic of Belarus

## **ANTAGONISTIC ACTIVITY OF STRAINS *BACILLUS AMYLOLIQUEFACIENS* SUBSP. *PLANTARUM* IMV B-7404 AND BIM B-439D AGAINST TO PATHOGENIC BACTERIA AND MICROMYCETES**

### **Summary**

In this study the antagonistic activity of strains *Bacillus amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* IMV B-7404 and BIM B-439D against bacterial and fungal pathogens of agricultural crops has been researched. It is shown that both strains of bacilli demonstrated a high level of antagonism to the vascular bacteriosis pathogen, average level of antagonism to micromycetes – root rot pathogens. To ofiobulez pathogen strain *B. amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* BIM B-439D was more active. Cultural liquid of this strain effectively inhibited the spore's germination of pathogenic micromycetes *Penicillium expansum* and *Botrytis cinerea*. Both strains of bacilli synthesized several hydrolytic exoenzymes: proteases, amylases, β-glucanases, chitinases and xylanases.

The obtained data suggest the possibility of expanding the range of strain *B. amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* BIM B-439D application for plant protection, as well as the need for further researches of the exometabolites spectrum of strain *B. amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* IMV B-7404 and their biological activity in order to create an effective bioformulation for crop protection.

Key words: *Bacillus amyloliquefaciens* subsp. *plantarum*, bacterial and fungal phytopathogens, hydrolytic enzymes, antagonistic activity.

1. Актуганов Г.Э., Мелентьев А.И., Кузьмина Л.Ю., Галимзянова Н.Ф., Широков А.В. Хитиноподобная активность бактерий *Bacillus Cohn*. – антагонистов фитопатогенных грибов // Микробиология. – 2003. – 72, № 3. – С. 356–360.
2. Данкевич Л.А., Лапа С.В., Захарова О.М., Авдеева Л.В., Патыка В.П. Антагонистические свойства некоторых штаммов бактерий рода *Bacillus* к фитопатогенным бактериям рода *Erwinia* на яблоне // Международный симпозиум «Защита растений – проблемы и перспективы» (Кишинев, 30-31 октября 2012 г.): Тез. докл. – Кишинев, 2012. – С. 196–199.
3. Егоров Н.С. Основы учения об антибиотиках – М.: Высшая школа, 1986. – 448 с.
4. Захаренко В.А., Захаренко А. В. Экономический аспект применения пестицидов в современном земледелии России // Рос. хим. журн. – 2005. – 49, № 3. – С. 55–63.
5. Крочкова Л.О. Хвороби озимої пшениці, які спричинюються некротрофними грибними патогенами, та методи їх діагностики: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. – К., 2007. – 43 с.
6. Мелентьев А.И. Аэробные спорообразующие бактерии *Bacillus Cohn* в агроэкосистемах. – М.: Наука, 2007. – 149 с.
7. Мелентьев А.И., Актуганов Г.Э., Галимзянова Н.Ф. Роль хитиназы в проявлении антигрибной активности штаммом *Bacillus* sp. 739 // Микробиология. – 2001. – 70, № 5. – С. 636–641.
8. Мелентьев А.И. Курченко В.П., Леонтьев В.Н., Галимзянова Н.Ф., Кузьмина Л.Ю., Гильванова Е.А., Усанов Н.Г., Бойко Т.Ф., Семенова Е.А., Актуганов Г.Э. Выделение и предварительная характеристика антигрибных соединений штамма *Bacillus subtilis* ИБ-54 – антагониста почвенных микромицетов // Труды БГУ. – 2010. – 5, часть 1. – С. 200–209.
9. Молчан О.В. Физиолого-биохимические свойства бактерий *Bacillus subtilis* БИМ В-262 – агента биологического контроля патогенов плодово-ягодных культур: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Минск, 2005. – 22 с.
10. Свиридов А.В., Коломиец Э.И., Зенчик С.С., Сверчкова Н.В. Бетапротектин – биопрепарат для защиты столовой свеклы от кагатной гнили // Сельское хозяйство – проблемы и перспективы. Сб. научных трудов ГТАУ. – Том 3. Агрономия. – Гродно: УО “ГТАУ”, 2011. – С. 171–179.
11. Свиридов А.В., Коломиец Э.И. Бактерии-антагонисты в защите сахарной свеклы от кагатной гнили. – Гродно: ГТАУ, 2012. – 191 с.
12. Сираева З.Ю. Использование бактерий из рода *Bacillus* // Вестник Российск. акад. с-х наук. – 2004. – № 5. – С. 71–75.
13. Шустер А.Г., Максимова Н.П. Состав и активность хитиноподобного комплекса бактерий рода *Bacillus* // Вестник БГУ, Сер. 2. – 2008. – № 2. – С. 69-73.
14. Яцук В.У., Иванова Д.В., Каплина О.Л., Ткачук М.И., Корецький А.П. Перелік пестицидів і агрохімікатів, дозволених до використання в Україні – К.: Юніверс медіа, 2010. – 544 с.
15. Comrant S., Duffy B., Nowak J., Clement C., Barka E.A. Use of plant growth-promoting bacteria for biocontrol of plant diseases: principles, mechanisms of action, and future prospects // Appl. Environ. Microbiol. – 2005. – 71, N 9. – P. 4951–4959.
16. Moshafi M, Forootanfar H, Ameri A, Shakibaie M, Dehghan-Noudeh G, Razavi M. Antimicrobial activity of *Bacillus* sp. strain FAS1 isolated from soil // Pak. J. Pharm. Sci. – 2011. – 24, N 3. – P. 269–275.
17. Seydlova G., Svobodova J. Review of surfactin chemical properties and the potential biomedical applications // Cent. Eur. J. Med. – 2008. – 3, N 2. – P.123–133.
18. Stein T. *Bacillus subtilis* antibiotics: structures, syntheses and specific functions // Mol. Microbiol. – 2005. – 56, N 4. – P. 845–857.

Отримано 26.11.2013