

УДК 579.6

РОЛЬ БАКТЕРИЙ РОДА *PSEUDOMONAS* В УСТОЙЧИВОМ РАЗВИТИИ АГРОСИСТЕМ И ЗАЩИТЕ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ (ОБЗОР)

© 2021 г. Т. Ю. Коршунова¹, *, М. Д. Бакаева¹, Е. В. Кузина¹, Г. Ф. Рафикова¹, С. П. Четвериков¹, Д. В. Четверикова¹, [О. Н. Логинов]¹

¹Уфимский Институт биологии – обособленное структурное подразделение Уфимского федерального исследовательского центра РАН, Уфа, 450054 Россия

*e-mail: korshunovaty@mail.ru

Поступила в редакцию 03.11.2020 г.

После доработки 18.12.2020 г.

Принята к публикации 22.12.2020 г.

Применение специализированных культур микроорганизмов и биопрепаратов на их основе – наиболее приемлемый способ решения таких актуальных проблем, как повышение урожайности и защита растений от болезней, а также ликвидация последствий загрязнения нефтью и нефтепродуктами. Современной тенденцией развития сельскохозяйственной и экологической биотехнологии является использование микроорганизмов, обладающих комплексом полезных свойств. К таковым относятся представители рода *Pseudomonas*, многие из которых способны к стимуляции роста и развития растений, подавлению фитопатогенных организмов, деструкции различных по своей структуре углеводов, проявлению активности в широком диапазоне температур, продукции биосурфактантов и др. В обзоре показано, что поиск и изучение активных штаммов псевдомонад представляет значительный интерес с точки зрения возможности их широкого применения, как в аграрной, так и рекультивационной практике.

Ключевые слова: бактерии рода *Pseudomonas*, РГРВ, агенты биологического контроля, нефтеструкция, азотфиксация, биосурфактанты, биопрепараты

DOI: 10.31857/S0555109921030089

В современных условиях перед человечеством на первом месте по актуальности стоят проблемы, связанные с эффективным развитием сельского хозяйства и обеспечением продовольственной безопасности, а также очистки окружающей среды от антропогенных поллютантов. Интенсивное агропроизводство подразумевает широкую химизацию земледелия, что, зачастую, пагубно сказывается на качестве урожая и состоянии экосистемы в целом. В рамках перехода к органическому сельскому хозяйству предлагается минимизация использования пестицидов и удобрений в пользу альтернативных экологически безопасных систем землепользования, в том числе биотехнологических способов защиты и стимулирования роста растений, основанных на применении микробных препаратов.

Увеличение объемов добычи углеводородного сырья приводит к масштабной контаминации природных сред нефтью, продуктами и отходами ее переработки, которые негативно влияют на их физико-химические и биологические свойства и оказывают как прямое, так и опосредованное отрицательное воздействие на живые организмы. Наиболее приемлемым с экологической и эконо-

мической точки зрения способом очистки является включение указанных загрязнителей в естественный обмен веществ и энергии с участием микроорганизмов-деструкторов, осуществляющих их минерализацию.

Представителей рода *Pseudomonas* относят к числу наиболее подходящих и перспективных объектов как сельскохозяйственной, так и экологической биотехнологии. Помимо широкого распространения в окружающей среде, их преимуществом является высокая технологичность. Они поддерживают достаточную численность на минимальных питательных средах, характеризуются высокой скоростью размножения, интенсивным биосинтезом необходимых веществ, минимальным образованием побочных продуктов, безвредностью для человека и окружающей среды. Также для их культивирования возможно использование дешевого сырья (например, отходов других производств). Штаммы псевдомонад могут обладать одним или несколькими полезными для растений свойствами, такими как: способность подавлять фитопатогены, положительно влиять на рост и развитие растений, а также запускать в растениях собственные механизмы защиты от раз-

личных неблагоприятных факторов. Эти бактерии являются активными деструкторами из-за наличия ферментных систем, обладающих широкой субстратной специфичностью и катализирующих реакции биотрансформации практически всех классов органических соединений в значительном диапазоне концентраций и условий среды. Кроме того, они продуцируют биосурфактанты, способствующие диспергированию и солубилизации гидрофобных веществ, углеводов, в частности. В последнее время при разработке подходов к ремедиации почв особое внимание уделяется полифункциональным штаммам псевдомонад, сочетающим фитостимуляцию и способность к биодеградации поллютантов. Поэтому неудивительно, что ученые всего мира ведут интенсивный поиск активных штаммов рода *Pseudomonas* и разработку на их основе биопрепаратов для растениеводства и очистки экосистем от нефтяного загрязнения.

СВОЙСТВА ПСЕВДОМОНАД КАК ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ГРУППЫ RGPB

Мировая тенденция сокращения доз внесения агрохимикатов и переход к органическому земледелию стимулирует поиск и использование в растениеводстве новых, дополнительных источников минерального питания и альтернативных способов увеличения продуктивности сельскохозяйственных культур и защиты их от фитопатогенов. Оптимальным выбором может стать применение стимулирующих рост растений бактерий (RGPB, plant growth promoting bacteria) и содержащих их биопрепаратов [1, 2].

Прямое действие RGPB на растения связывают с такими их свойствами, как повышение доступности элементов минерального питания [3, 4]; продукция метаболитов с гормональными, сигнальными и другими функциями, регулирующими рост [5–7]; индукция механизмов системной устойчивости к стрессам абиотической и биотической природы [8, 9]. RGPB могут влиять на растения и опосредованно, что проявляется в вытеснении и подавлении развития фитопатогенных организмов и снижении содержания в почве вредных химических соединений и тяжелых металлов [10, 11]. Все вышеперечисленные особенности характерны для многих представителей рода *Pseudomonas*, способных успешно колонизировать ризосферу растений и выживать в ней [12–14].

Псевдомонады секретируют целый ряд соединений, стимулирующих рост растений, таких как фитогормоны и сидерофоры [15]. Наиболее хорошо изучена способность к выработке гормонов ауксинов (преимущественно индолил-3-уксусной кислоты, ИУК), стимулирующих деление, удлинение и дифференциацию клеток [16, 17]. Ауксинпродуцирующие штаммы, такие как *P. mendocina* и *P. alcaliphila* улучшали всхожесть семян, показате-

ли роста и урожайности растений пшеницы [18]; *P. fluorescens* – увеличивали длину и массу корней и побегов растений лука [19]; *Pseudomonas* sp. и *P. aeruginosa* – вызывали усиление роста у растений *Arabidopsis thaliana* [20]. Применение синтезирующих ИУК штаммов *Pseudomonas* повышало урожайность пшеницы в условиях засухи [21]. Однако способность к образованию этих гормонов обнаружена также и у фитопатогенных псевдомонад, вырабатывающих их в значительном количестве [22, 23].

Бактерии рода *Pseudomonas* продуцируют цитокинины, которые регулируют многие физиологические процессы: стимулируют деление растительных клеток и прорастание семян, прерывают период покоя спящих почек, задерживают старение срезанных листьев, повышают устойчивость клеток к различным неблагоприятным факторам [24, 25]. За счет их синтеза штаммы *P. fluorescens* AK1 и *P. aeruginosa* AK2 усиливали рост проростков риса [26], а *P. fluorescens* G20-18 эффективно контролировал инфекцию *P. syringae* у растений рода *Arabidopsis*, поддерживая целостность тканей и, в конечном счете, выход биомассы [27].

Гиббереллины. Гиббереллины индуцируют деление растительных клеток, стимулируют прорастание семян, увеличивают их всхожесть, способствуют раннему цветению и завязыванию плодов. Многие представители рода *Pseudomonas*, образующие указанные фитогормоны [28, 29], как было показано, положительно влияют на рост и развитие растений сои, даже в условиях засухи и засоления [30], салата-латука [31], пшеницы и нута [32].

Выявлены штаммы псевдомонад, обладающие комплексной фитогормональной активностью. Например, *P. stutzeri* МТР40, *P. putida* МТР50 и *P. putida* УКМ В-398 секретируют ИУК, цитокинины и гиббереллины. Такие микроорганизмы имеют большой потенциал для применения в растениеводстве и, безусловно, нуждаются в дальнейшем изучении [33, 34].

Абсцизовая кислота (АБК). АБК также участвует в созревании и прорастании семян, регуляции газообмена и водного баланса у растений, индуцируя процесс закрывания устьиц. Также АБК инициирует адаптивные изменения, происходящие под влиянием абиотических стрессовых факторов. Известны продуцирующие АБК штамм *P. fluorescens* Rt6M10, который смягчал стресс у растений винограда, уменьшая потери воды [35], и *P. putida* Rs-198, способствующий накоплению биомассы растений хлопчатника в условиях засоления почвы [36].

Железо. Железо является функциональной составляющей ферментных систем растений. Оно участвует в метаболизме нуклеиновых кислот, окислительном и энергетическом обменах, в образовании хлорофилла, а также необходимо для

протекания биохимических процессов, происходящих во время дыхания и фотосинтеза. При его дефиците в среде в микробных клетках происходит синтез сидерофоров — низкомолекулярных веществ различной природы (гидроксаматы, α -гидроксикарбоксилаты, катехолы и пиовердины), которые переводят связанное железо в доступную для микроорганизмов ионную форму Fe^{3+} , тем самым облегчая транспорт этого микроэлемента, как в клетки бактерий, так и в клетки корня. Кроме того, сидерофоры играют важную роль в подавлении различных заболеваний, лишая фитопатогены железа, в результате чего их рост замедляется. Способность к продукции сидерофоров очень широко распространена среди псевдомонад [37, 38]. Их образование присуще и патогенным псевдомонадам, в частности, *P. aeruginosa* [39]. Однако штамм *P. aeruginosa* FP6 за счет этой особенности оказался эффективным агентом биоконтроля *Rhizoctonia solani* и *Colletotrichum gloeosporioides*, вызывающих заболевания растений перца чили [40].

Азотфиксация. Имеется много данных о наличии у представителей рода *Pseudomonas* азотфиксирующей активности [41, 42]. Растения нуждаются в этом элементе в очень больших количествах, поскольку являясь составной частью аминокислот, из которых синтезируются белки, он играет важную роль практически во всех метаболических процессах в растительных клетках. При обработке различных бобовых и не бобовых культур диазотрофными псевдомонадами установлено усиление депонирования азота в их тканях и увеличение урожайности [43–45]. Обнаружено положительное действие ауксинпродуцирующих, азотфиксирующих бактерий *P. putida* и *P. fluorescens* на рост и урожайность зерновых и корнеплодных растений, за счет улучшения их минерального, в том числе азотного, питания и увеличения выноса урожаем микроэлементов из почвы. Это позволило уменьшить дозы вносимых минеральных удобрений в 1.5–3 раза без потерь биомассы [46].

Фосфор. Фосфор является вторым после азота ключевым элементом для растений с точки зрения значимости и количественной потребности, а также важен для формирования зачатков репродуктивных частей и ветвления корней. Хотя он присутствует в почве в различных формах, но только 0.1% от его общего количества доступно растениям из-за плохой растворимости. Кроме того, растения могут использовать очень небольшую часть такого фосфора, поскольку 75–90% его осаждается при образовании комплексов с металлами. Поэтому солибилизация и минерализация этого элемента является важной особенностью RGPB, которая обнаружена у многих бактерий рода *Pseudomonas* [47–49]. Предпосевная обработка семян пшеницы бактериями *P. extremaustralis* IB-Ki-13-1A, у которых сочеталась значительная способность к растворению фосфатов и продукции ауксинов,

дала существенную прибавку урожая [50], а три штамма *P. putida*, характеризующиеся такими же свойствами, оказывали стимулирующее влияние на рост растений мяты перечной и выход эфирного масла [51]. Однако псевдомонады, обладающие азотфиксирующей и фосфатмобилизирующей активностью (как и любые другие RGPB), не являются полной альтернативой минеральным удобрениям. Как правило, продуктивность сельскохозяйственных культур, инокулированных ими, ниже, чем при внесении химических соединений. Как уже отмечалось, целесообразность их использования связана, в первую очередь, с расходом меньшего количества минеральных удобрений [46].

Псевдомонады индуцируют устойчивость растений к абиотическому стрессу. Так, показано положительное влияние *Pseudomonas* spp. на засухоустойчивость, рост, накопление биомассы растений кукурузы и пшеницы [21, 52], на массу корня и побегов кукурузы в условиях солевого стресса и высокой температуры [53], а также на прорастание семян и выживаемость растений *Arabidopsis thaliana* при засолении [54]. Штаммы вида *P. fluorescens* увеличивали соле- и засухоустойчивость, растворимость фосфатов, рост, сухую биомассу, способность к поглощению питательных веществ и устойчивость к бактериальным и грибным патогенам растений пшеницы [55, 56], а также толерантность к свинцу, рост и урожайность подсолнечника [57]. Штамм *P. brassicacearum* положительно влиял на рост в присутствии тяжелых металлов (меди), массу корней, общую сухую биомассу, нодуляцию корней люцерны [58]; *P. frederiksbergensis* — на солеустойчивость и рост растений перца [59].

Способы положительного воздействия псевдомонад на растения весьма разнообразны и многие из этих бактерий обладают комплексным действием. Так, использование *P. libanensis* TR1 приводило к увеличению биомассы и урожайности, термо-, соле- и засухоустойчивости растений вигны. Изолят фиксировал азот, солибилизировал фосфор, а также вырабатывал сидерофоры, ИУК и аммиак. Бактерии *P. reactans* Ph3R3 синтезировали ИУК, сидерофоры и 1-аминоциклопропан-1-карбоксилат-деаминазу (**АЦК-деаминазу**). Оба эти штамма проявляли высокую устойчивость к тяжелым металлам, антибиотикам, солености, засухе и экстремальным температурам. Как показано Ма с соавт. [10, 60], инокуляция ими значительно увеличивала рост растений капусты в условиях дефицита воды и присутствия тяжелых металлов. Штамм *Pseudomonas* sp. KVS20, обладал способностью к азотфиксации, продукции ИУК, цианида водорода и сидерофоров, благодаря чему он заметно стимулировал рост растений горчицы [61]. Бактерии *Pseudomonas* sp. AF-54 образовывали ИУК, фиксировали азот и растворяли соединения фосфора, а также ингибировали рост и развитие *Fusarium oxysporum*, благодаря чему происходило

значительное увеличение роста, урожайности, содержания масла в семени и поглощения азота и фосфора из почвы инокулированными растениями подсолнечника [62]. Обработка растений кукурузы и пшеницы фосфатсолобилизирующим, продуцирующим ИУК и сидерофоры штаммом *P. pleco-glossicida* приводила к значительному увеличению параметров роста, урожайности и поглощения фосфора на фоне природного фосфорного удобрения по сравнению с контролем, где использовалось только это удобрение [63]. Бактерии *P. oitidis* SE8 и OL2 вырабатывали ИУК, гиббереллины и сидерофоры, солобилизировали фосфор и калий. Обработка ими проростков томатов приводила к подавлению почвенных фитопатогенов, усилению поглощения азота, фосфора и калия, а также способствовала росту растений [64].

ПСЕВДОМОНАДЫ ДЛЯ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ ОТ БОЛЕЗНЕЙ, ВЫЗЫВАЕМЫХ ГРИБНЫМИ ФИТОПАТОГЕНАМИ

Серьезной проблемой растениеводства являются патогенные микроорганизмы и вредители, приводящие ежегодно к значительным потерям в мировом аграрном производстве [65, 66]. Длительное использование химических средств защиты растений приводит к выработке устойчивости у возбудителей, загрязнению и нарушению естественных экосистем и представляет угрозу для здоровья человека из-за высокого уровня токсичных соединений в сельскохозяйственной продукции [67, 68]. Анализ мирового опыта показывает возрастающую роль биологических средств защиты растений в комплексе природоохранных мероприятий, которые, в отличие от синтетических пестицидов, безвредны для окружающей среды и потребителя, малобюджетны и безотходны [69, 70]. Бактерии рода *Pseudomonas* являются типичными представителями почвенного биоценоза и способны быстро и успешно колонизировать ризосферу растения-хозяина. Они обладают целым рядом механизмов, определяющих их способность ингибировать развитие почвенных фитопатогенов и поэтому могут служить агентами биологического контроля, под которым понимают использование живых организмов для ограничения роста и развития фитопатогенных микроорганизмов [71, 72]. Это, в первую очередь, синтез антимикробных метаболитов различной структуры (феназины, цианид водорода, аммиак, биосурфактанты и др.) [73, 74]. Во-вторых, индукция защитных систем растений, которые запускаются благодаря образуемым бактериями веществам: салициловая и жасмоновая кислоты, сидерофоры, липополисахариды, летучие органические соединения (кетоны, пиазины и серосодержащие соединения) и др. [75–77]. Вызванная псевдомонадами системная устойчивость описана у целого ряда

растений [78, 79]. В-третьих, конкуренция за питательные субстраты и поверхность корней [80, 81], эффективным орудием в которой являются бактериальные сидерофоры, уже упомянутые выше. В-четвертых, синтез литических ферментов (хитиназ, глюканаз, пептидаз), гидролизующих хитин, бета-глюканы и белки, вследствие чего происходит либо прямое подавление роста и развития патогена, либо высвобождение из его полимерных структур вторичных эндогенных индукторов устойчивости (олигосахаридов, хитозана), которые вызывают в растениях каскад защитных реакций: генерацию активных форм кислорода, синтез фитоалексинов, патогенно-зависимых белков, лигнификацию и т.д. [82]. К настоящему времени в литературе описано множество бактерий рода *Pseudomonas*, обладающих антагонизмом в отношении широкого круга фитопатогенных грибов и бактерий, при этом один штамм может использовать несколько механизмов воздействия на возбудителей заболеваний одновременно [83, 84].

Псевдомонады показали хорошие результаты при испытании против базидиомицета *Rhizoctonia solani*, поражающего преимущественно корни и прикорневую часть стебля различных культур [85, 86]. Штамм *Pseudomonas* sp. RU47 облегчал протекание болезни у растений картофеля и салата-латука в различных типах почв [87]. Сочетание обработки семян и почвы *P. fluorescens* PF-8 снижало заболеваемость ризоктониозом на 52.6% и повышало урожайность бамии на 30.8% за счет солобилизации фосфатов, продукции сидерофоров, цианида водорода, ИУК, салициловой кислоты [88].

Выделены бактерии *Pseudomonas* spp., подавляющие рост и развитие аскомицета *Gaeumannomyces graminis* – причины офиоболезной корневой гнили злаков [89, 86]. В работе [90] показано, что штамм *P. chlororaphis* 30-84 ингибировал развитие этого микромицета за счет синтеза нескольких феназиновых антибиотиков. Изогенные производные *P. chlororaphis* 30-84, различающиеся только типом продуцируемых феназинов, обладали антигрибной активностью в отношении более широкого спектра фитопатогенов и более высокой степенью подавления вызываемых ими болезней.

Опрыскивание растений пшеницы, пораженных листовой гнилью (альтернариоз, возбудитель *Alternaria trititica*), штаммом *Pseudomonas* sp. приводило к более эффективному снижению интенсивности заболевания, увеличению длины и массы побега и корня, количеству побегов и урожайности по сравнению с известными химическими фунгицидами [91]. Вне- и внутриклеточные метаболиты бактерий *P. putida* F19 и *P. aurantiaca* B-162 индуцируют системную устойчивость к альтернариозам у овощных культур разных семейств. При-

менение их смеси снижает заболеваемость проростков на 26.8–77.9% [92].

Ежегодно от 10 до 30% урожая риса теряется из-за поражения пирикулярнозным грибом *Pyricularia oryzae*. Помимо риса, патоген вирулентен для более, чем восьмидесяти видов культурных и дикорастущих растений. Для борьбы с ним из 200 штаммов *Pseudomonas* spp. – антагонистов *P. oryzae*, были отобраны 25, способные ингибировать рост мицелия на 25–98%. Два из них – *P. fluorescens* AI05 и *P. putida* AJ13 кроме подавления роста патогена и уменьшения тяжести симптомов пирикулярной инфекции (на 41%), обладали азотфиксирующей активностью, солюбилизовали неорганические фосфаты и продуцировали сидерофоры [93]. Установлено, что бактерии *P. chlororaphis* EA105 уменьшают проявление пирикулярноза за счет индукции системной резистентности растений [82, 94].

Обнаружена высокая антагонистическая активность представителей вида *P. fluorescens* против возбудителей следующих заболеваний: шоколадной пятнистости бобов [95], корневых гнилей растений семейств злаковых [96] и имбирных [97]; ложной мучнистой росы и серой плесени виноградной лозы [98]; бурой монилиозной гнили плодов косточковых культур [99]. В ряде исследований одновременно применяли несколько штаммов *P. fluorescens* для достижения лучшего биоконтроля вредителей и фитопатогенов. По данным Агусты с соавт. [100] инокуляция растений клубники сразу двумя штаммами вида *P. fluorescens*, которые различались по продукции вторичных метаболитов, приводила к лучшему подавлению *Phytophthora cactorum* по сравнению с обработкой каждым штаммом по отдельности. В работе [101] изучены геномы 10 изолятов *P. fluorescens* и показано, что эти бактерии значительно различаются по своим защитным свойствам, что позволяет по-разному сочетать их для достижения более высокого результата. Комбинация трех штаммов *P. fluorescens* содействовала борьбе с микромицетом *Sarocladium oryzae*, вызывающим гниль риса, а также сокращению популяции корневой нематоды [102, 103].

Показано, что бактерии *P. putida* [104], *P. fluorescens* [105], *Pseudomonas* sp. [106] и *P. chlororaphis* [107] являются активными антагонистами оомицетов. Из 330 изолятов *Pseudomonas* spp., выделенных из различных источников, 118 проявляли антагонизм в отношении хотя бы одного из пяти видов этих микромицетов, вызывающих корневую гниль проростков сои, а 16 штаммов подавляли развитие всех патогенов, что свидетельствует об их перспективности как агентов биоконтроля [108].

Микроорганизмы *P. chlororaphis* subsp. *chlororaphis* Vsk-26a3 высвобождают неорганические фосфаты и ингибируют рост 15 видов фитопатогенных грибов, в том числе двух штаммов *Microdochium nivale* при пониженных температурах (4–8°C),

а также бактерий-возбудителей болезней человека, животных и растений (представителей родов *Erwinia*, *Xantomonas*, *Acinetobacter*, *Staphylococcus*, *Klebsiella* и пр.). При инокуляции ими повышается урожайность растений [109].

Возрастающие в последнее время распространение и вредоносность болезней, вызываемых грибами рода *Fusarium*, во всех странах, производящих зерно, требуют разработки более эффективных и безопасных средств борьбы с ними. Кроме потерь урожая, которые могут достигать 50% и ухудшения его качества, заболевание проявляется в загрязнении зерна токсинами, опасными для человека и животных. Современные химические фунгициды не обеспечивают полного подавления возбудителей, поскольку под их действием из биоценоза элиминируются и чувствительные к фунгицидам микромицеты-сапротрофы – конкуренты фитопатогенов. Поэтому биопрепараты на основе природных антагонистов, безвредные для растений, животных и человека, при своей специфичности позволят избежать многих нежелательных изменений в экосистемах, уменьшить загрязнение окружающей среды и снизить содержание фузариотоксинов в зерне [110, 111]. Так, бактерии *Pseudomonas* sp. WBC10 и *P. mediterranea* HU-9 продемонстрировали высокую эффективность в полевых опытах против фузариозов пшеницы [112, 113]. Растущий в широком диапазоне рН, психро- и галотолерантный штамм *P. chlororaphis* GBPI_507, продуцирует фенозиновые антибиотики и проявляет антигрибные свойства в отношении *F. solani*, *F. oxysporum*, *Alternaria alternata*, *Phytophthora* sp. и обладает такими важными характеристиками, как солюбилизация фосфатов и продукция сидерофоров, цианида водорода, аммиака и литических ферментов [114].

На основании анализа большого количества научных сообщений, начиная с 2000 г., показан положительный результат применения микроорганизмов, в том числе псевдомонад, в борьбе с заболеваниями огурца, банана и томата, вызываемыми штаммами *F. oxysporum* [115]. Установлена высокая биологическая эффективность микроорганизмов *P. chlororaphis* 14-3 против фузариоза сои (возбудитель *F. sporotrichioides*) и их ростостимулирующее влияние на длину и массу корней проростков этих растений [116]. Бубичи с соавт. [117] изучено значительное число публикаций, посвященных биологическому контролю над фузариозом бананов, вызванным *F. oxysporum* f.sp. *cubense*, и сделан вывод о том, что, в целом, в полевых условиях лучшие результаты в борьбе с болезнью (до 79%) достигнуты при использовании штаммов рода *Pseudomonas* по сравнению с представителями родов *Trichoderma*, *Bacillus*, грибами арбускулярной микоризы и непатогенными штаммами рода *Fusarium* (42–70% эффективности).

Несмотря на то, что *P. aeruginosa* является условным патогеном, существует много исследований, доказывающих эффективность применения штаммов этого вида в борьбе с болезнями сельскохозяйственных растений. Так, бактерии *P. aeruginosa* зарадили ИУК, сидерофоры и успешно колонизировали корни томата, а также способствовали росту растений и подавляли широкий спектр листовых и корневых патогенов за счет синтеза феназиновых веществ и индукции системной резистентности [118]. Госвами с соавт. [119] сообщили о штамме *P. aeruginosa* BG, ингибирующем рост *F. oxysporum* и секретирующем ферменты (каталаза, уреазы и фосфатаза), ИУК, сидерофоры, аммиак и цианид водорода. Другие представители вида были также с успехом протестированы против указанного фитопатогена на различных культурах [120–122]. Штамм *P. aeruginosa* PA1201 подавлял рост сразу нескольких патогенных микромицетов и бактерий путем продукции феназиновых антибиотиков в количествах, которые, по мнению авторов, максимальны для выделенных в настоящее время изолятов этого вида [123]. Бактерии *P. aeruginosa* JO и JO7 значительно усиливали рост растений томата и успешно боролись с болезнями, вызываемыми *F. oxysporum* и *Alternaria solani* [124]. Три штамма *P. aeruginosa* обладали антагонизмом в отношении 5 видов грибов, являющихся причиной различных гнилей корневищ куркумы, что связано с образованием ими антибиотиков, цианида водорода и литических ферментов [125].

Микромицет *Verticillium dahliae* вызывает вертициллезный вилт и раннее увядание многих растений. Штаммы *P. mandelii* PICF141, *P. aeruginosa* PIC25 и PIC105, продемонстрировали высокую ингибирующую активность в отношении этого фитопатогена [126]. Аналогичными свойствами обладают бактерии *P. mosselii* FS67 и *P. fluorescens* FS167, которые, кроме того, продуцируют ИУК, сидерофоры, протеазные и хитиназные ферменты, цианид водорода и растворяют фосфаты [72].

Изучены 2 штамма псевдомонад, подавляющих рост фитопатогенных грибов *R. solani*, *Gaeumannomyces graminis*, родов *Fusarium*, *Verticillium*, *Sclerotinia*, *Alternaria* и обладающих набором РГРВ-свойств, таких как продукция антибиотиков феназинового ряда, цианида водорода, ауксинов, биосурфактантов, солубилизация фосфатов. Инкуляция проростков огурца одним из них, *P. chlororaphis* Or3-3, в условиях инфекционного фона (*R. solani*) дает значительный прирост массы корней и надземной части растений. Другой микроорганизм — *P. fluorescens* O9-10, может быть использован для защиты растений от инфекций, вызываемых не только грибами, но и бактериями. Бактеризация семян штаммом O9-10 увеличивала длину корней проростков маша, ржи и пшеницы (10–54%), а урожай озимой пшеницы под

его воздействием увеличился на 6.9% и превысил этот показатель, полученный при использовании коммерческого биопрепарата Псевдобактерин-2 (2.9%) [127, 128].

Штаммы псевдомонад проявляют значительные антигрибные свойства по отношению к микромицету *Sclerotium rolfsii*, повреждающему корни, прикорневую часть, основание стебля более 500 видов растений из разных семейств. Бактерия *P. cf. monteilii* 9 является активным антагонистом этого гриба (до 94% подавления) за счет продукции антибиотика, цианида водорода, сидерофоров и протеазы. Обработка ею семян арахиса привела к снижению заболеваемости на 45.5–66.7% [129]. Способность ингибировать рост и развитие *S. rolfsii* (на 60%) обнаружена также у *P. aeruginosa* KK11EВa-3 [130].

В результате скрининга штаммов рода *Pseudomonas*, подавляющих рост и развитие *Colletotrichum gloeosporioides* и *F. oxysporum*, из ризосферы кофе было выделено 40 изолятов, один из которых, *P. putida* PT11, показал максимальное ингибирование указанных патогенов (на 70–72%) и обладал способностью к продукции фитогормонов (ИУК и гиббереллинов), сидерофоров, литических ферментов и солубилизации цинка. Обработка им семян кофе повышала всхожесть и снижала частоту заболеваний, вызванных этими фитопатогенами [78].

Аскомицет *Botrytis cinerea* является причиной серой гнили стебля, листьев, плодов и имеет более 200 видов сельскохозяйственных культур-хозяев. Обнаружен штамм *P. chlororaphis* Q16, подавляющий рост мицелия *B. cinerea* на 55–60% [131]. Бактерии *P. aeruginosa* LV повреждали гифы гриба [132], *Pseudomonas* sp. QBA5 — угнетали прорастание конидий и удлинение половых трубок гриба [133], *P. protegens* RhiNA — замедляли прорастание спор [134].

Выявлены штаммы псевдомонад-антагонистов следующих фитопатогенных микромицетов: *Phytophthora infestans*, являющегося причиной фитофтороза — самой тяжелой и широко распространенной болезни картофеля [107]; *Phaeo- moniella chlamydospora* и *Phaeoacremonium aleophilum*, вызывающие трахеомикозы — болезни, разрушающие сосуды стволы растений, для которых до сих пор не найдено каких-либо эффективных методов контроля [135]; *Bipolaris sorokiniana* — возбудителя корневых гнилей злаковых культур [136].

Среди бактерий рода *Pseudomonas* достаточно часто встречаются антагонисты, эффективные против бактериальных поражений растений [123, 127, 128, 137]. Штамм *P. graminis* 49M подавляет *Erwinia amylovora*, вызывающую бактериальную ожог плодовых деревьев [138]. *P. brassicacearum* БИМ В-446 обладает аналогичным действием и, кроме того, ингибирует рост мицелия некоторых

фитопатогенных грибов [139]. Штамм *P. aeruginosa* LN, эффективно зарекомендовал себя против трех видов рода *Xanthomonas* – возбудителей листовых болезней растений. Благодаря его использованию количество поражений на листьях хлопка и апельсина уменьшилось на 94%, на листьях бобов – на 73% [140].

Еще одним подтверждением перспективности применения псевдомонад в качестве агентов биологической защиты растений стало выявление у некоторых бактерий (и их комбинаций) нематоцидной активности [141–143]. Известны штаммы, которые могут одновременно подавлять рост и развитие нематод и фитопатогенных грибов [144, 145] и, кроме того, проявлять инсектицидные свойства [146, 147].

Таким образом, в многочисленных опытах получено подтверждение того, что представители рода *Pseudomonas* могут применяться в экологически устойчивом агропроизводстве для снижения и предотвращения заболеваний сельскохозяйственных культур. Очевидно, что наиболее подходящими для практического использования следует считать штаммы с широким спектром антимикробной активности. Из приведенных примеров также видно, что многие псевдомонады-антагонисты могут оказывать стимулирующее воздействие на растения благодаря продукции регуляторов роста, улучшения доступности фосфора, т.е. проявлять свойства PGPB.

БИОПРЕПАРАТЫ НА ОСНОВЕ ПСЕВДОМОНАД ДЛЯ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ ОТ БОЛЕЗНЕЙ

В настоящее время можно констатировать, что интенсификация растениеводства, основанного на использовании исключительно синтетических пестицидов и минеральных удобрений, достигла своих пределов. Появление органического сегмента в агропромышленном комплексе многих стран явилось реакцией на чрезмерную химизацию сельского хозяйства. По данным ежегодного отчета Международной федерации движений за органическое сельское хозяйство (IFOAM), в мире его практикуют 178 стран [148]. В 2018 г. к ним присоединилась и Российская Федерация.

Органическое земледелие подразумевает отказ от использования агрохимикатов в пользу альтернативных экологически безопасных систем земледелия, в том числе биотехнологических способов защиты и стимулирования роста растений, когда применяются препараты на основе микроорганизмов и их метаболитов [1, 2, 149]. По сравнению с химическими пестицидами они обладают рядом преимуществ:

– являются полифункциональными (эффективны в отношении широкого спектра фитопато-

генов, способны стимулировать рост растений и улучшать их минеральное питание);

– экологически безопасны, так как бактерии, входящие в состав препаратов, являются естественными обитателями почвы и самих растений и не изменяют состав агробиocenозов;

– безвредны для человека, животных и растений;

– обладают пролонгированным действием, поскольку микроорганизмы, образующие активное начало биопрепаратов, способны заселять ризо- и филлосферу;

– не вызывают привыкание фитопатогенов;

– не имеют срока ожидания.

Кроме того, при использовании микробиологических препаратов происходит снижение химической нагрузки, как непосредственно на агроценоз, так и на прилегающие среды (почвы, грунтовые воды, водоприемники, воздушный бассейн и пр.), сокращение вносимых доз минеральных удобрений и пестицидов [150].

Из информации, представленной в предыдущих разделах, следует, что бактерии рода *Pseudomonas* обладают разнообразным набором свойств, позволяющих использовать их в качестве действующего вещества биопрепаратов аграрного назначения. Ниже даны примеры наиболее известных отечественных биопрепаратов для растениеводства, содержащих штаммы псевдомонад (табл. 1).

Белорусскими учеными разработаны и успешно внедрены в производство такие биопрепараты на основе псевдомонад, как биологический регулятор роста растений **Гулливер** (действующее вещество – штамм *P. aureofaciens* A8-6 и гуминовые кислоты), биопестициды **Аурин** (*P. aurantiaca* B-162/498), **Стимул** (*P. fluorescens* S-32), **Экогрин** (*P. brassicacearum* БИМ В-446) и препарат для подавления галловой нематоды **Немацид** (*P. putida* U) [153]. В табл. 2 приведен ряд зарубежных коммерческих биопрепаратов для борьбы с болезнями сельскохозяйственных культур, действующим началом которых являются псевдомонады, из которой следует, что достаточно часто это штаммы *P. fluorescens*. В Индии биофунгициды на основе бактерий этого вида доступны под торговыми наименованиями АВТЕС Pseudo, Biomonas, Esvin Pseudo, Sudo, Phalada 104PF, Sun Agro Monus и Biosure-B [154]. Известны биопестициды с антигрибной активностью Mycolytin, содержащий штамм *P. aurantiaca* M-518 [155] и Deny и Intercept, включающие *P. cepatia* [156].

Таблица 1. Российские биопрепараты для растениеводства на основе псевдомонад [151, 152]

Название	Действующее начало	Назначение	Действие	Обрабатываемая культура
Ризоплан	<i>P. fluorescens</i> AP-33	Биофунгицид	Подавляет развитие возбудителей гельминтоспориозной и фузариозной корневой гнили, различных видов пятнистости, бурой ржавчины, септориоза, мучнистой росы, церкоспороза, пероноспороза, ризоктониоза, плесневения семян, фитофтороза, черной ножки, парши и монилиоза	Зерновые, овощные, плодово-ягодные
Псевдобактерин-2	<i>P. aureofaciens</i> BS 1393	Биопестициды	Подавляет развитие возбудителей корневых гнилей различной этиологии, бурой ржавчины, бурой пятнистости, септориоза, мучнистой росы, церкоспороза, ризоктониоза, фитофтороза	Зерновые, овощные (в том числе культуры защищенного грунта)
Псевдобактерин-3	<i>P. aureofaciens</i> ВКМ В-2391Д			
Агат-25К	Метаболиты штамма <i>P. aureofaciens</i> Н16 (ИУК, α -аланин и α -глутаминовая кислота)	Регулятор роста растений	Усиливает рост, устойчивость к болезням и неблагоприятным факторам среды, а также повышает урожайность	Овощные, зерновые, бобовые, ягодные, цветочно-декоративные, хвойные
Бинорам	Смесь трех штаммов <i>P. fluorescens</i> 7Г, 7Г2К, 17-2	Биопестицид	Подавляет развитие возбудителей гельминтоспориозных и фузариозных корневых гнилей, ризоктониоза, сосудистого и слизистого бактериозов	Зерновые, овощные
Елена	<i>P. aureofaciens</i> ИБ 51	Биопестицид	Подавляет развитие возбудителей фузариозной и гельминтоспориозной корневой гнили, плесневения семян	Зерновые
Гаупсин	Смесь двух штаммов <i>P. chlororaphis</i> subsp. <i>aureofaciens</i>	Биопестицид, биоинсектицид	Обладает антигрибной, энтомопатогенной активностью и оказывает положительное влияние на урожайность и качество растениеводческой продукции	Овощные, зерновые, плодово-ягодные, цветочно-декоративные

**БАКТЕРИИ РОДА *Pseudomonas*
ДЛЯ БИОЛОГИЧЕСКОЙ
РЕКУЛЬТИВАЦИИ ЗАГРЯЗНЕННЫХ
УГЛЕВОДОРОДАМИ ОБЪЕКТОВ**

Интенсификация процессов разведки и добычи углеводородного сырья, обусловленная постоянно возрастающими потребностями в источниках энергии, неизбежно приводит к усилению

контаминации окружающей среды, поэтому задача ликвидации последствий нефтяного загрязнения еще долго будет оставаться очень актуальной [162–164].

По сравнению с другими методами очистки нефтезагрязненных объектов, биотехнологический, базирующийся на использовании углеводородокисляющих микроорганизмов, признан

Таблица 2. Коммерческие биопрепараты иностранного производства на основе псевдомонад для защиты растений от болезней

Название биопрепарата	Действующее начало	Объект воздействия	Производитель	Источник
Conquer, Victum	<i>P. fluorescens</i>	<i>P. tolaasii</i>	Mauri Foods, Австралия	[156]
Dagger G	<i>P. fluorescens</i>	<i>Rhizoctonia</i> spp., <i>Pythium</i> spp.	Ecogen, США	[157]
BlightBan A506	<i>P. fluorescens</i> A506	<i>Erwinia amylovora</i>	Nufarm Americas Inc., США	[158]
BioCoat	<i>P. fluorescens</i> WCS374r	<i>F. oxysporum</i>	S&G seeds, BV, Нидерланды	[156]
Proradix	<i>Pseudomonas</i> sp. DSMZ 13134	<i>Rhynchosporium secalis</i> <i>Gaeumannomyces graminis</i>	Sourcon Padena, GmbH & Co. KG, Германия	[159]
Серия Bio-Save	<i>P. syringae</i> ECS-100	<i>Botrytis cinerea</i> , <i>Geotrichum candidum</i>	Eco Science Corp, США	[156]
Cedomon, Cerall	<i>P. chlororaphis</i> MA 342	<i>Fusarium</i> spp., <i>Pyrenophora teres</i> , <i>P. graminea</i> , <i>Tilletia caries</i> , <i>Septoria nodorum</i>	BioAgri AB, Швеция	[160]
AtEze	<i>P. chlororaphis</i> 63-28	<i>Pythium</i> spp., <i>Rhizoctonia solani</i> , <i>F. oxysporum</i>	Turf Science Laboratories, США	[161]
Spot-Less	<i>P. aureofaciens</i> Tx-1	<i>Sclerotinia homeocarpa</i> , <i>Colletotrichum graminicola</i> , <i>Pythium aphanadermatum</i> , <i>Microdochium nivale</i>	Turf Science Laboratories, США	[161]

наиболее экологически и экономически целесообразным [164, 165]. У бактерий рода *Pseudomonas* обнаружен ряд особенностей, позволяющих эффективно разрушать углеводороды и использовать их в качестве источника углерода и энергии, а именно: комплекс ферментов, окисляющих данные соединения (главным образом оксидаз); синтез поверхностно-активных веществ (ПАВ), увеличивающих биодоступность гидрофобных веществ, входящих в состав нефти; способность повышать уровень гидрофобности клеточной стенки при росте на углеводородах; дополнительный генетический материал в виде плазмид биодegradации, которые содержат гены, ответственные за деструкцию углеводородов и гетероциклических соединений [166–169]. Поэтому очевидно, что среди представителей этого рода обнаруживается значительное количество бактерий, которые можно применять для очистки почвы и воды от нефтяного загрязнения [170–172].

Выделены штаммы псевдомонад, подвергающие деградации различные нефтепродукты —

бензин, керосин, дизельное топливо, моторное масло [173–175]. Штамм *P. panipatensis* C71 в водной среде при температуре 8°C разрушал 79.6% нефти и 40.0% дизельного топлива; при 20°C эти показатели составили 94.5 и 48.5%, при 30°C — 96.4 и 67.7% соответственно. При биорекультивации разлива арктического дизельного топлива за один вегетационный период (2 мес.) интродукция микроорганизмов в мерзлотную почву приводила к деструкции 91.7% нефтепродуктов. На основе иммобилизованной биомассы бактерий *P. panipatensis* C71 разработан биопрепарат для очистки почвы и воды от нефтяного загрязнения [176–178].

Несмотря на то, что вид *P. aeruginosa* является оппортунистическим патогеном человека, установлено, что некоторые его штаммы, выделенные из сред, загрязненных нефтью, способны разлагать широкий спектр алканов за счет наличия двух гомологичных *AlkB*-гидроксилаз, которые индуцируются в зависимости от длины углеводородной цепи [179, 180]. Кроме того, представители вида синтезируют биосурфактанты, чаще

всего рамнолипидной природы [180, 181]. Как показано Чебби с соавт. [183], штамм *P. aeruginosa* W10 разрушал 10, 20, 80, 90 и 99% гексадекана, пирена, флуорантена, фенантрена и сырой нефти соответственно. Продуцируемый им сурфактант показал значительную активность и высокую стабильность в широком диапазоне солёности (до 150 г/л), температуры (до 100°C) и pH (2–12). Бактерии *P. aeruginosa* GOM1 подвергали деструкции 96% алифатической фракции (C₁₂–C₃₈) сырой нефти и образовывали биоПАВ [184]. Один из изолятов этого вида разлагал 58% дизельного топлива в почве [185], у другого обнаружена способность к очистке озерной воды от нефтепродуктов [186]. Обнаружены галотолерантные углеводородокисляющие бактерии *P. aeruginosa* [187, 188]. Так, в морской воде с помощью штамма AspH2 произошло разложение 58, 64, 56, 55 и 53% общего объема углеводородов, алканов, ароматических соединений, асфальтенов и смол соответственно [189].

Достаточно часто у псевдомонад наблюдается способность к деградации и очистке окружающей среды от полициклических ароматических углеводородов (ПАУ) [183, 190, 191], например, у представителей вида *P. stutzeri* [192, 193]. Благодаря использованию бактерий *P. putida* содержание нафталина в почве уменьшилось на 63.6%, а пирена – на 96.6% [194]. Степень биodeградации пирена штаммами *P. plecoglossicida* АТА118 и *P. aeruginosa* АТА119 составляла 45.3 и 31.2% соответственно [192]. Микроорганизмы *P. denitrificans* Fd1 разлагали фенантрен за 14 сут на 83.2%, а в присутствии детергента – за 1 сут на 100% [195]. Два штамма *P. aeruginosa* RM1 и SK1 обладали значительной способностью к деструкции отработанного моторного масла в целом (на 63.4–90.8%), и содержащихся в нем ПАУ (антрацен, пирен, фитан и пристан), в частности [196]. Продуцирующая биоПАВ алкалофильная, металлоторантная бактерия *P. aeruginosa* san ai разрушала n-алканы и такие ПАУ, как флуорен, фенантрен и пирен, с эффективностью 80–98, 96, 50 и 41% соответственно [197]. Показана способность штаммов псевдомонад к деструкции хризена, флуорантена [198, 199]. Микроорганизмы *P. veronii* и *P. gesardii* и разлагали нафталин, аценафтен, флуорен и фенантрен при 10 и 20°C. Кроме того, бактерии *P. veronii* были способны преобразовывать антрацен, флуорантен и пирен [198].

Проблема контаминации окружающей среды углеводородами очень актуальна для нашей страны, поэтому на сегодняшний день на основе псевдомонад или их ассоциаций с другими микроорганизмами разработано большое количество препаратов для очистки почвы и воды от нефтяного загрязнения. В качестве примеров можно привести Путидойл (*P. putida*) [200], Деворойл (*P. stutzeri*) [201], МикроБак (*Pseudomonas* sp., *P. puti-*

da) [202], Биоионит (*P. putida*) [203], биопрепараты серии Нафтокс (*P. aeruginosa* или *P. citronellolis*) [204], серии Ленойл® (*P. turukhanskensis* или *P. koreensis*) [205–207] и серии Soilin (*P. azotoformans* KM-161 СА или *P. migulae* KP-24CO) [208, 209]. Однако качественный и количественный состав нефти и нефтепродуктов, а также почвенно-климатические условия очищаемых территорий неодинаковы, что объясняет необходимость продолжения исследований по созданию биопрепаратов-нефтедеструкторов.

Ведущим направлением современной экологической биотехнологии является поиск и применение полифункциональных микроорганизмов, обладающих кроме окислительной активности и другими важными характеристиками. Гидрофобность молекул углеводородов является основной причиной, затрудняющей их микробное разложение. Решить эту проблему способны биосурфактанты – различные поверхностно-активные вещества, синтезируемые микроорганизмами, механизм действия которых связан с процессами десорбции органических загрязнителей и переводом их в водную фазу, что увеличивает доступность для микроорганизмов, а также с гидрофобизацией клеточной поверхности бактерий для улучшения контакта с молекулами углеводородов [210]. Обнаружен изолят *Pseudomonas* sp. NEE2, эффективно разрушающий n-гексан за счет продукции биосурфактанта [172]. В состав биопрепарата “МикроБак” для очистки почв от нефтяных загрязнений в условиях холодного и умеренного климата входят бактерии *Pseudomonas* spp., образующие биоПАВ рамнолипидной природы [202]. Применение штамма *P. cepacia* ССТ6659, продуцирующего гликолипидный биосурфактант, способствовало деградации моторного масла в почве за 10 сут на 83% и удалению нефтепродуктов из производственных сточных вод [211, 212].

Для восполнения недостатка азота, возникающего при попадании нефти в почву, обычно используют большое количество минеральных азотных удобрений, что является экономически невыгодным и экологически небезопасным [213]. Применение для этих целей азотфиксирующих бактерий-нефтедеструкторов представляется перспективным направлением биотехнологических исследований [214, 2015]. В работе [216] показано, что diaзотрофный штамм *P. aeruginosa* активно утилизирует сырую нефть и усиливает ее деградацию в заболоченных почвах с низким содержанием азота. По мнению Соркхох с соавт. [217], для биоремедиации дефицитной по азоту нефтезагрязненной почвы можно использовать бактерии видов *P. putida*, *P. stutzeri*, *P. pseudoalcaligenes*, способные к деградации нефти, накоплению молекулярного азота и устойчивые к присутствию ртути в среде. Разработаны и внедрены в производство полифункциональные биопрепа-

раты-нефтедеструкторы “Ленойл”® – супер и “Ленойл”® – гранд (Россия, производитель ЗАО НПП “Биомедхим”, г. Уфа), в состав которых входит штамм *P. koreensis* ИБ-4, обладающий значительной нитрогеназной активностью [206, 218]. Применение этих препаратов позволяет уменьшить расходы на биорекультивацию за счет снижения дозы вносимых азотных удобрений.

Современным подходом к биоремедиации почв является использование штаммов-нефтедеструкторов, способных также к фитостимуляции путем продукции различных биологически активных веществ, улучшения фосфорного и азотного питания, повышения стрессоустойчивости и опосредованной стимуляции за счет антагонизма в отношении фитопатогенных агентов. Высокий биотехнологический потенциал имеют бактерии *P. putida* DB1, которые разрушали 65% сырой нефти, снижали фитотоксичность нефтезагрязненной почвы и увеличивали всхожесть семян, длину проростков и корней зернобобовой культуры *Vigna mungo* [219], а также штаммы *P. aeruginosa* AS03 и NA108, интродукция которых в контаминированную углеводородами почву привела к уменьшению содержания поллютанта на 40%, повышению активности почвенных ферментов и усилению роста чайных растений [220]. В работе [221] установлено, что штаммы *Pseudomonas* spp. VI4.1 и VI4T1, разлагающие дизельное топливо, нафталин, бензол, толуол, этилбензол, ксилол и синтезирующие сидерофоры, органические кислоты и фитогормоны могут быть использованы в составе микробно-растительных комплексов для биорекультивации. Инокуляции нефтезагрязненной почвы бактериями *P. aeruginosa* положительно сказывалась на длине корней и побегов растений люцерны, выращиваемой на ней, и способствовала снижению содержания углеводов на 68%. Фиторемедиация с помощью люцерны приводила к уменьшению содержания поллютанта на 47%, а использование только бактерий – на 59% [222]. Обработка почвы, контаминированной нефтью, углеводородоокисляющими и продуцирующими ауксины бактериями *P. plecoglossicida* 2,4-D, *P. extremaustralis* K2 или *P. hunanensis* C7, стимулировала рост и развитие растений ячменя и приводила к ускорению разложения поллютанта [223, 224]. Выделены и сконструированы новые плазмидосодержащие штаммы бактерий рода *Pseudomonas*, совмещающие способность деградировать ПАУ, подавлять рост фитопатогенов и продуцировать ИУК, которые можно использовать для разработки нового поколения биопрепаратов для защиты и усиления роста растений, а также очистки почв от комплексного загрязнения нефтепродуктами, ПАУ и тяжелыми металлами [137]. Бактерия *P. aeruginosa* L10 эффективно разлагает н-алканы (C₁₀–C₂₆) и ПАУ (нафталин, фенантрен и пирен), продуцирует биосурфактант рамнолипидной природы и облада-

ет стимулирующими рост растений свойствами, включая образование сидерофоров и ИУК [225].

Некоторые псевдомонады-нефтедеструкторы не теряют активности в широком диапазоне температур и переносят условия засоления. Так, для очистки почвы и воды от нефти и нефтепродуктов при низких положительных температурах предлагаются штаммы *P. panipatensis* C71 [175], *P. turukhanskensis* ИБ 1.1 [204], *P. libanensis* В-3041D [226] и *P. azotoformans* 1Y-2014 [227]. Обнаружены штамм *P. migulae* KP-24CO и галотолерантный изолят *P. zotoformans* KM-161 SA, которые эффективно окисляют углеводороды в интервале от 1 до 20°C и синтезируют биосурфактант группы липопептидов вискозин [207, 228]. Использование микроорганизмов *P. extremaustralis* ARC 38 и *P. deceptionensis* ARC 44 способствует удалению нефтяного загрязнения акваторий и береговой линии при –2.5–20°C и солености 20–40 г/л [229, 230]. Запатентован консорциум для очистки вод и осадков Балтийского моря от нефти, в составе которого бактерии *P. abietaniphila* 30W, имеющие плазмиду деградации нафталина и растущие при 3–5% NaCl и температуре 6–30°C [231].

* * *

Повсеместное загрязнение окружающей среды, связанное с неэффективным использованием природных ресурсов (углеводородов, в частности) и создающее угрозу для жизни и здоровья людей, а также борьба с голодом и необходимость обеспечения продовольственной безопасности являются, в настоящее время, наиболее острыми проблемами мирового масштаба. Выходом может стать создание технологий и микробиологических продуктов, целенаправленно воздействующих на биосферу и ее компоненты. При их разработке необходимо руководствоваться современными тенденциями в биотехнологии, а именно, применением в качестве основы для биопрепаратов как экологического, так и сельскохозяйственного назначения полифункциональных штаммов микроорганизмов, обладающих комплексом полезных характеристик, позволяющих решать сразу несколько задач. Наиболее часто этим требованиям отвечают бактерии рода *Pseudomonas*, которые распространены повсеместно и характеризуются высокой технологичностью. Они проявляют свойства PGPB, продуцируют метаболиты, регулирующие рост и развитие растений, повышают доступность элементов минерального питания, индуцируют механизмы системной устойчивости к стрессам абиотической и биотической природы. Кроме того, эти микроорганизмы являются действенными агентами биологического контроля фитопатогенов путем синтеза антимикробных соединений различной структуры, запуска защитных систем растений, конкуренции за питательные субстраты и поверхность корней,

образования литических ферментов. Естественно, что наибольший интерес для растениеводства представляют штаммы, обладающие одновременно стимулирующим и защитным действием. Псевдомонады являются активными деструкторами углеводов, в том числе ПАУ, благодаря наличию окислительных ферментных систем и образованию биосурфактантов. Они могут интенсивно размножаться и сохранять высокую численность в широком диапазоне температур, рН, концентрации поллютантов и в присутствии NaCl. Интродукция штаммов углеводородокисляющих псевдомонад-азотфиксаторов способна приводить к коррективке углеродно-азотного баланса, нарушенного в результате нефтяного загрязнения. Перспективным направлением является использование для биорекультивации почв бактерий, сочетающих деструктивные и фитостимулирующие свойства. Не смотря на то, что на основе псевдомонад уже разработано много биопрепаратов для растениеводства и очистки окружающей среды, поиск и изучение активных штаммов микроорганизмов рода *Pseudomonas* продолжает представлять значительный интерес для расширения возможности их применения, как в аграрной, так и природоохранной практике.

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме № АААА-А18-118022190100-9, а также при финансовой поддержке гранта РФФИ № 18-29-05025/20.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Nawaz M., Mabubu J.I., Hua H. // J. Entomol. Zool. Stud. 2016. V. 4. № 2. P. 241–246.
2. Majeed A., Muhammad Z., Ahmad H. // Plant Cell Rep. 2018a. V. 37. № 12. P. 1599–1609.
3. Stokstad E. // Science. 2016. V. 353. № 6305. P. 1225–1227.
4. Jacoby R., Peukert M., Succurro A., Koprivova A., Kopriva S. // Front. Plant Sci. 2017. V. 8. Art. 1617. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01617>
5. Бакаева М.Д., Четвериков С.П., Коршунова Т.Ю., Логинов О.Н. // Прикл. биохимия и микробиология. 2017. Т. 53. № 2. С. 204–212.
6. Gouda S., Kerry R. G., Das G., Paramithiotis S., Shin H.-S., Patra J.K. // Microbiol. Res. 2018. V. 206. P. 131–140.
7. Kudoyarova G., Arkhipova T., Korshunova T., Bakaeva M., Loginov O., Dodd I.C // Front. Plant Sci. 2019. V. 10. Art. 1368. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01368>
8. Singh M., Awasthi A., Soni S.K., Singh R., Verma R.K., Kalra A. // Sci. Rep. 2015. V. 5. Art. 15500. <https://doi.org/10.1038/srep15500>
9. Shameer S., Prasad T. // Plant Growth Regul. 2018. V. 84. № 3. P. 603–615.
10. Ma Y., Rajkumar M., Zhang C., Freitas H. // J. Hazard. Mater. 2016. V. 320. P. 36–44.
11. Rahman M., Sabir A.A., Mukta J.A., Khan M.M.A., Mohi-Ud-Din M., Miah M.G., Islam M.T. // Sci. Rep. 2018. V. 8. Art. 2504. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-20235-1>
12. Hu J., Wei Z., Weidner S., Friman V.-P., Xu Y.-C., Shen Q.-R., Jousset A. // Soil Biol. Biochem. 2017. V. 113. P. 122–129.
13. Kim Y.C., Anderson A.J. // Mol. Plant Pathol. 2018. V. 19. № 10. P. 2349–2359.
14. Fang K., Bao Z.-S.-N., Chen L., Zhou J., Yang Z.-P., Dong X.-F., Zhang H.-B. // PeerJ. Microbiology. 2019. V. 7. Art. e7099. <https://doi.org/10.7717/peerj.7099>
15. Priyanka, Goudar G., Nath P.J.N., Patil P.V. // Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci. 2017. V. 6. № 12. P. 3883–3898.
16. Kudoyarova G.R., Vysotskaya L.B., Arkhipova T.N., Kuzmina L.Yu., Galimsyanova N.F., Sidorova L.V., Gabbasova I.M., Melentiev A.I., Veselov S.Yu. // Acta Physiol. Plant. 2017. V. 39. Art. 253. <https://doi.org/10.1007/s11738-017-2556-9>
17. Hassan T.U., Bano A. // Geomicrobiol. J. 2019. V. 36. № 4. P. 376–384.
18. Iqbal A., Hasnain S. // Am. J. Plant Sci. 2013. V. 4. № 9. P. 1693–1700.
19. Reetha S., Bhuvaneswari G., Thamizhiniyan P., Ravi Mycin T. // Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci. 2014. V. 3. № 2. P. 568–574.
20. Ali B. // Turk. J. Bot. 2015. V. 39. <https://doi.org/10.3906/bot-1401-31>
21. Raheem A., Shaposhnikov A., Belimov A.A., Dodd A.C., Ali B. // Arch. Agron. Soil Sci. 2018. V. 64. № 4. P. 574–587.
22. Flores O., Prince C., Nuñez M., Vallejos A., Mardones C., Yañez C., Besoain X., Bastías R. // Front. Microbiol. 2018. V. 9. Art. 1907. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01907>
23. McClerkin S.A., Lee S.G., Harper C.P., Nwumeh R., Jez J.M., Kunkel B.N. // PLoS Pathog. 2018. V. 14. № 1. Art. e1006811. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1006811>
24. Maheshwari D.K., Dheeman S., Agarwal M. // Bacterial Metabolites in Sustainable Agroecosystem. / Ed. D.K. Maheshwari. Springer Int., 2015. P. 159–182.
25. Kapoor R., Kaur M. // Afr. J. Microbiol. Res. 2016. V. 10. № 32. P. 1274–1279.
26. Karnwal A., Kaushik P. // Arch. Phytopathol. Plant Protec. 2011. V. 44. № 17. P. 1728–1735.
27. Großkinsky D.K., Tafner R., Moreno M.V., Stenglein S.A., García de Salamone I.E., et al. // Sci. Rep. 2016. V. 6. Art. 23310. <https://doi.org/10.1038/srep23310>
28. Sharma S., Sharma A., Kaur M. // J. Pharmacogn. Phytochem. 2018. V. 7. № 1. P. 2790–2795.
29. Kapoor R., Soni R., Kaur M. // Int. J. Agricul. Environ. Biotechnol. 2016. V. 9. № 2. P. 193–199.
30. Kang S.M., Radhakrishnan R., Khan A.L., Kim M.J., Park J.M., Kim B.R., Shin D.H., Lee I.J. // Plant Physiol. Biochem. 2014. V. 84. P. 115–124.
31. Феклистова И.Н., Маслак Д.В., Гринева И.А., Садовская Л.Е., Скакун Т.Л., Максимова Н.П. // Труды

- ды Белорусского гос. ун-та. 2015. Т. 10. № 1. С. 90–97.
32. *Pandya N.D., Desai P.V.* // Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci. 2014. V. 3. № 5. P. 110–115.
33. *Ямборко Н.А., Леонова Н.О., Иутинская Г.А.* // Мікробіологія і біотехнологія. 2016. № 4. С. 96–107.
34. *Patel T., Saraf M.* // J. Plant Interact. 2017. V. 12. № 1. P. 480–487.
35. *Salomon M.V., Bottini R., de Souza Filho G.A., Cohen A.C., Moreno D., Gil M.* // Physiol. Plant. 2014. V. 151. № 4. P. 359–374.
36. *Yao L.X., Wu Z.S., Zheng Y.Y., Kaleem I., Li C.* // Eur. J. Soil Biol. 2010. V. 46. № 1. P. 49–54.
37. *Sharma T., Kumar N., Rai N.* // Int. J. Pharm. Bio. Sci. 2016. V. 7. № 1. P. 306–314.
38. *Trapet P., Avoscan L., Klinguer A., Pateyron S., Citerne S., Chervin C. et al.* // Plant Physiol. 2016. V. 171. № 1. P. 675–693.
39. *Schiessl K.T., Janssen E.M.-L., Kraemer S.M., McNeill K., Ackermann M.* // Front. Microbiol. 2017. V. 8. Art. 1964. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01964>
40. *Sasirekha B., Srividya S.* // Agric. Nat. Resour. 2016. V. 50. № 4. P. 250–256.
41. *Li H.-B., Singh R.K., Singh P., Song Q.-Q., Xing Y.-X., Yang L.-T., Li Y.-R.* // Front. Microbiol. 2017. V. 8. Art. 1268. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01268>
42. *Hassen W., Neifar M., Cherif H., Najjari A., Chouchane H., Driouich R.C., et al.* // Front. Microbiol. 2018. V. 9. Art. 34. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00034>
43. *Fox A.R., Soto G., Valverde C., Russo D., Lagares A.J., Zorreguieta A. et al.* // Environ. Microbiol. 2016. V. 18. № 10. P. 3522–3534.
44. *Pham V.T., Rediers H., Ghequire M.G., Nguyen H.H., De Mot R., Vanderleyden J., Spaepen S.* // Arch. Microbiol. 2017. V. 199. № 3. P. 513–517.
45. *Ke X., Feng S., Wang J., Lu W., Zhang W., Chen M., Lin M.* // Syst. Appl. Microbiol. 2018. V. 42. № 2. P. 248–260.
46. *Шабает В.П.* // Успехи современной биологии. 2012. Т. 132. № 3. С. 268–281.
47. *Maroniche G.A., Rubio E.J., Consiglio A., Perticari A.* // J. Gen. Appl. Microbiol. 2016. V. 62. № 5. P. 248–257.
48. *Hajjam Y., Cherkaoui S.* // J. Material. Environ. Sci. 2017. V. 8. № 3. P. 801–808.
49. *Kalayu G.* // Int. J. Agronomy. 2019. V. 2019. Article ID 4917256. <https://doi.org/10.1155/2019/4917256>
50. *Arkhipova T.N., Galimsyanova N.F., Kuzmina L.Yu., Vysotskaya L.B., Sidorova L.V., Gabbasova I.M., Melentiev A., Kudoyarova G.* // Plant Soil Environ. 2019. V. 65. № 6. P. 313–319.
51. *Santoro M.V., Cappellari L.R., Giordano W., Banchio E.* // Plant Biol. 2015. V. 17. № 6. P. 1218–1226.
52. *Sandhya V., Ali S.Z., Grover M., Reddy G., Venkateswarlu B.* // Plant Growth Regul. 2010. V. 62. № 1. P. 21–30.
53. *Mishra S.K., Kha M.H., Misra S., Dixit K.V., Khare P., Srivastava S., Chauhan P.S.* // Antonie Van Leeuwenhoek. 2017. V. 110. № 2. P. 253–270.
54. *Chu T.N., Tran B.T.H., Van Bui L., Hoang M.T.T.* // BMC Res Notes. 2019. V. 12. № 1. Art. 11. <https://doi.org/10.1186/s13104-019-4046-1>
55. *Khan N., Bano A., Babar M.A.* // Symbiosis. 2017. V. 72. № 3. P. 195–205.
56. *Kadmiri I.M., Chaouqui L., Azaroual S.E., Sijlmassi B., Yaakoubi K., Wahby I.* // Arab. J. Sci. Eng. 2018. V. 43. № 7. P. 3403–3415.
57. *Saleem M., Asghar H.N., Zahir Z.A., Shahid M.* // Chemosphere. 2018. V. 195. P. 606–614.
58. *Kong Z., Deng Z., Glick B.R., Wei G., Chou M.* // Ann. Microbiol. 2017. V. 67. P. 49–58.
59. *Chatterjee P., Samaddar S., Anandham R., Kang Y., Kim K., Selvakumar G., Sa T.* // Front. Plant Sci. 2017. V. 8. Art. 705. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00705>
60. *Ma Y., Látr A., Rocha I., Freitas H., Vosátka M., Oliveira R.S.* // Agronomy. 2019. V. 9. № 1. Art. 33. <https://doi.org/10.3390/agronomy9010033>
61. *Vishwakarma K., Kumar V., Tripathi D.K., Sharma S.* // Environ. Sustain. 2018. V. 1. № 3. P. 253–265.
62. *Majeed A., Kaleem A.M., Hameed S., Yasmin S., Hanif M.K., Naqqash T., Imran A.* // Microbiol. Res. 2018b. V. 216. P. 56–69.
63. *Kaur G., Reddy M.S.* // J. Arch. Agronom. Soil Sci. 2014. V. 60. № 4. P. 549–564.
64. *Saber M.A.F., Abdelhafez A.A., Hassan E.A., Ramadan E.M.* // Ann. Agric. Sci. 2015. V. 60. № 1. P. 131–140.
65. *Zhang H., Mahunu G.K., Castoria R., Apaliya M.T., Yang Q.* // Trends Food Sci. Technol. 2017. V. 69. P. 36–45.
66. *Syed Ab Rahman S.F., Singh E., Pieterse C.M.J., Schenk P.M.* // Plant Sci. 2018. V. 267. P. 102–111.
67. *Figueroa M., Hammond-Kosack K.E., Solomon P.S.* // Mol. Plant Pathol. 2018. V. 19. № 6. P. 1523–1536.
68. *Schiro G., Müller T., Verch G., Sommerfeld T., Mauch T., Koch M., Grimm V., Müller M.E.H.* // J. Appl. Microbiol. 2018. V. 126. № 1. P. 177–190.
69. *Carmona-Hernandez S., Reyes-Pérez J.J., Chiquito-Contreras R.G., Rincon-Enriquez G., Cerdan-Cabrera C.R., Hernandez-Montiel L.G.* // Agronomy. 2019. V. 9. Art. 121. <https://doi.org/10.3390/agronomy9030121>
70. *Cuthbert R.N., Dick J.T., Callaghan A., Dickey J.W.* // Biol. Control. 2018. V. 121. P. 50–57.
71. *Müller T., Behrendt U., Ruppel S., von der Waydrink G., Müller M.E.H.* // Curr. Microbiol. 2016. V. 72. № 4. P. 383–389.
72. *Safdarpour F., Khodakaramian G.* // Biol. J. Microorg. 2019. V. 7. № 28. P. 77–90.
73. *Chen J., Wu O., Hua Y., Chen J., Zhang H., Wang H.* // Appl. Microbiol. Biotechnol. 2017. V. 101. P. 8309–8319.
74. *Monnier N., Furlan A., Botcazon C., Dahi A., Mongelard G., Cordelier S. et al.* // Front. Plant Sci. 2018. V. 9. Art. 1170. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01170>

75. Raza W., Liu N.L.D., Wei Z., Huang Q., Shen Q. // Microbiol. Res. 2016. V. 192. P. 103–113.
76. Rojas-Solís D., Zetter-Salmón E., Contreras-Pérez M., Rocha-Granados M.C., Macías-Rodríguez L., Santoyo G. // Biocat. Agricul. Biotechnol. 2018. V. 13. P. 46–52.
77. Guevara-Avendano E., Bejarano-Bolivar A.A., Kiel-Martinez A.L., Ramirez-Vazquez M., Mendez-Bravo A., von Wobeser E.A. et al. // Microbiol. Res. 2019. V. 219. P. 74–83.
78. Kejela T., Thakkar V.R., Patel R.R. // Rhizosphere. 2017. V. 4. P. 9–15.
79. Fatima S., Anjum T. // Front. Plant Sci. 2017. V. 8. Art. 848.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00848>
80. Dinesh R., Anandaraj M., Kumar A., Bini Y.K., Subila K.P., Aravind R. // Microbiol. Res. 2015. V. 173. P. 34–43.
81. Jain A., Das S. // Int. J. Agronomy. 2016. V. 2016. Art. 4269010.
<https://doi.org/10.1155/2016/4269010>
82. Spence C.A., Raman V., Donofrio N.M., Bais H.P. // Planta. 2014. V. 239. № 1. P. 171–185.
83. Sun D., Zhuo T., Hu X., Fan X., Zou H. // Biol. Control. 2017. V. 114. P. 45–50.
84. Patkowska E. // Plant Soil Environ. 2018. V. 64. № 3. P. 120–125.
85. Akter S., Kadir J., Juraimi A.S., Saud H.M., Elmahdi S. // J. Environ. Biol. 2014. V. 35. № 6. P. 1095–1100.
86. Yang M.M., Wen S.S., Mavrodi D.V., Mavrodi O.V., von Wettstein D., Thomashow L.S., Guo J.H., Weller D.M. // Phytopathology. 2014. V. 104. № 3. P. 248–256.
87. Schreiter S., Babin D., Smalla K., Grosch R. // Front. Microbiol. 2018. V. 9. Art. 97.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00097>
88. Adhikari A., Dutta S., Nandi S., Bhattacharya I., De Roy M., Sarkar G., Mandal T. // Afr. J. Agric. Res. 2013. V. 8. № 4. P. 405–412.
89. Lagzian A., Saberi Riseh R., Khodaygan P., E. Sedaghati, Dashti H. // Arch. Phytopathol. Plant Protect. 2013. V. 46. № 17. P. 2104–2116.
90. Yu J.M., Wang D., Pierson L.S., III, Pierson E.A. // Plant Pathol. J. 2018 V. 34. № 1. P. 44–58.
91. Pandey G.K., Singh R.K., Simon S. // Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci. 2018. V. 7. № 2. P. 3466–3476.
92. Феклустова И.Н., Кулешова Ю.М., Федорович М.Н. // Вестник БГУ. Сер. 2. Химия. Биология. География. 2013. № 2. С. 38–42.
93. Hernandez-Rodriguez A., Acebo-Guerrero Y., Fernandez G.P., Diaz de la Osa A., Restrepo-Franco G.M. // Afr. J. Biotechnol. 2018. V. 17. № 38. P. 1196–1206.
94. Spence C.A., Lakshmanan V., Donofrio N., Bais H.P. // Front. Plant Sci. 2015. V. 6. Art. 1082.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01082>
95. Alemu F., Alemu T. // Afr. J. Microbiol. Res. 2013. V. 7. № 47. P. 5364–5373.
96. Mavrodi D.V., Parejko J.A., Mavrodi O.V., Kwak Y.-S., Weller D.M., Blankenfeldt W., Thomashow L.S. // Environ Microbiol. 2013. V. 15. P. 675–686.
97. Prabhukarthikeyan S.R., Keerthana U., Raguchander T. // Microbiol. Res. 2018. V. 210. P. 65–73.
98. Lakkis S., Trotel-Aziz P., Rabenoelina F., Schwarzenberg A., Nguema-Ona E., Clément C., Aziz A. // Front. Plant Sci. 2019. V. 10. Art. 1112.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01112>
99. Zhang Q., Ji Y., Xia Q., Chng S., Tong Y., Chen X., Liu F. // Microbiol. Res. 2016. V. 188. P. 106–112.
100. Agusti L., Bonaterra A., Moragrega C., Camps J., Montesinos E. // J. Plant Pathol. 2011. V. 93. № 2. P. 363–372.
101. Loper J.E., Hassan K.A., Mavrodi D.V., Davis E.W., Lim C.K., Shaffer B.T. // PLoS Genet. 2012. V. 8. № 7. Art. e1002784.
<https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1002784>
102. Saravanakumar D., Lavanya N., Muthumeena K., Raguchander T., Samiyappan R. // Biocontrol. 2009. V. 54. P. 273–286.
103. Seenivasan N., David P.M.M., Vivekanandan P., Samiyappan R. // Biocontrol Sci. Technol. 2012. V. 22. № 6. P. 611–632.
104. Shi J., Liu A., Li X., Chen W. // J. Sci. Food Agric. 2013. V. 93. № 3. P. 568–574.
105. Redondo-Nieto M., Barret M., Morrissey J., Germaine K., Martinez-Granero F., Barahona E. et al. // BMC Genomics. 2013. V. 14. Art. 54.
<https://doi.org/10.1186/1471-2164-14-54>
106. Van Der Voort M., Meijer H. J., Schmidt Y., Watrous J., Dekkers E., Mendes R., Dorrestein P.C., Gross H., Raaijmakers J.M. // Front. Microbiol. 2015. V. 6. Art. 693.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00693>
107. Guyer A., De Vrieze M., Bönisch D., Gloor R., Musa T., Bodenhausen N., Bailly A., Weisskopf L. // Front. Microbiol. 2015. V. 6. Art. 1309.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01309>
108. Wagner A., Norris S., Chatterjee P., Morris P.F., Wildschutte H. // Front. Microbiol. 2018. V. 9. Art. 1007.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01007>
109. Патент РФ. 2016. № 2603281.
110. Жиглецова С.К., Старшов А.А., Клыкова М.В., Кондрашенко Т.Н., Антошина О.А., Дунайцев И.А., Колембет Л.В. // Агрехимия. 2015. № 7. С. 49–57.
111. Müller T., Ruppel S., Behrendt U., Lentzsch P., Müller M.E.H. // Front. Microbiol. 2018. V. 9. Art. 2124.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.02124>
112. Kumar P., Thakur S., Dhingra G.K., Singh A., Pal M.K., Harshvardhan K., Dubey R.C., Maheshwari D.K. // Biocat. Agricul. Biotechnol. 2018. V. 15. P. 264–269.
113. Ullah H., Yasmin H., Mumtaz S., Jabeen Z., Naz R., Nosheen A., Hassan M.N. // Phytopathology. 2020. V. 110. № 3.
<https://doi.org/10.1094/PHYTO-10-19-0383-R>
114. Jain R., Pandey A. // Microbiol. Res. 2016. V. 190. P. 63–71.
115. Raza W., Ling N., Zhang R., Huang Q., Xu Y., Shen Q. // Critical Rev. Biotechnol. 2017. V. 37. № 2. P. 202–212.
116. Курилова Д.А. LAP LAMBERT Acad. Publ., 2017. 124 с.
117. Bubic G., Kaushal M., Prigigallo M.I., Gómez-Lama Cabanás C., Mercado-Blanco J. // Front. Microbiol.

2019. V. 10. Art. 616.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00616>
118. *Hariprasad P., Chandrashekar S., Singh S.B., Niranjana S.R.* // J. Basic Microbiol. 2014. V. 54. № 8. P. 792–801.
119. *Goswami D., Patel K., Parmar S., Vaghela H., Muley N., Dhandhukia P., Thakker A.N.* // Plant Growth Regul. 2015. V. 75. № 1. P. 253–263.
120. *Yasmin S., Hafeeza F.Y., Rasul G.* // Biocontrol. Sci. Technol. 2014. V. 24. № 11. P. 1227–1242.
121. *Sekhar A.C., Thomas P.* // Am. J. Plant Sci. 2015. V. 6. № 7. P. 943–954.
122. *Islam M.A., Nain Z., Alam M.K., Banu N.A., Islam M.R.* // Egypt. J. Biol. Pest. Contr. 2018. V. 28. Art. 90.
<https://doi.org/10.1186/s41938-018-0097-1>
123. *Zhou L., Jiang H.X., Sun S., Yang D.D., Jin K.M., Zhang W., He Y.W.* // World J. Microbiol. Biotechnol. 2016. V. 32. Art. 50.
<https://doi.org/10.1007/s11274-015-1987-y>
124. *Paramanandham P., Rajkumari J., Pattnaik S., Busi S.* // Int. J. Veg. Sci. 2017. V. 23. № 4. P. 294–303.
125. *Chenniappan C., Narayanasamy M., Daniel, G.M., Ramaraj G.B., Ponnusamy P., Sekar J., Ramalingam P.V.* // Biol. Control. 2019. V. 129. P. 55–64.
126. *Gómez-Lama Cabanás C., Legarda G., Ruano-Rosa D., Pizarro-Tobías P.* // Front. Microbiol. 2018. V. 9. Art. 277.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00277>
127. Патент РФ. 2016. № 2588473.
128. Патент РФ. 2018. № 2646160.
129. *Rakh R.R., Raut L.S., Dalvi S.M., Manwar A.V.* // Rec. Res. Sci. Tech. 2011. V. 3. № 3. P. 26–34.
130. *Chanutsa N., Phonkerd N., Bunyatratthata W.* // J. Advanc. Agricul. Technol. 2014. V. 1. № 2. P. 132–135.
131. *Zdravković J., Ugrinović M., Zdravković M., Đorđević S., Pavlović S., Jošić D.* // Pestic. Phytomed. 2015. V. 30. № 3. P. 169–178.
132. *Simionato A.S., Navarro M.O.P., de Jesus M.L.A., Barazetti A.R., da Silva C.S., Simões G.C. et al.* // Front. Microbiol. 2017. V. 8. Art. 1102.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01102>
133. *Gao P., Qin J., Li D., Zhou S.* // PLoS One. 2018. V. 13. № 1. Art. e0190932.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0190932>
134. *Abdelwahab R., Leila B., Nacera T., Yousra B., Fatma N., Cruz C., Nabti E.A.* // Int. J. Sci. Res. Sci. Technol. 2016. V. 2. № 6. P. 227–237.
135. *Andreolli M., Zapparoli G., Angelini E., Lucchetta G., Lampis S., Vallini G.* // Microbiol. Res. 2019. V. 219. P. 123–131.
136. *Минаева О.М., Акимова Е.Е., Терещенко Н.Н., Зубанова Т.И., Апеньшева М.В., Кравец А.В.* // Физиология растений. 2018. Т. 65. № 5. С. 366–375.
137. *Сиунова Т.В., Анохина Т.О., Сизова О.И., Соколов С.Л., Сазонова О.И., Кочетков В.В., Боронин А.М., Patil S.G., Chaudhari A.B.* // Биотехнология. 2017. № 2. С. 56–67.
138. *Mikiciński A., Sobiczewski P., Puławska J., Malusa E.* // Arch. Microbiol. 2016. V. 198. № 6. P. 531–539.
139. *Мандрик-Литвинкович М.Н., Носонова Т.Л., Купцов В.Н., Молчан О.В., Гриц А.Н., Янчевская Т.В., Коломиец Э.И.* // Микробные биотехнологии: фундаментальные и прикладные аспекты. Сборник науч. трудов. Минск: Белорусская наука, 2015. Т. 7. С. 184–197.
140. *Spago F.R., Ishii Mauro C.S., Oliveira A.G., Beranger J.P.O., Cely M.V.T., Stanganelli M.M., et al.* // Crop Prot. 2014. V. 62. № 1. P. 46–54.
141. *Canchignia H., Altimira F., Montes C., Sánchez E., Tapia E., Miccono M., et al.* // J. Gen. Appl. Microbiol. 2017. V. 63. № 1. P. 11–21.
142. *Wei J.Z., Siehl D.L., Hou Z., Rosen B., Oral J., Taylor C.G., Wu G.* // Appl. Environ. Microbiol. 2017. V. 83. № 19. Art. e00942-17.
<https://doi.org/10.1128/AEM.00942-17>
143. *Nam H.S., Anderson A.J., Kim Y.C.* // Plant Pathol. J. 2018. V. 34. № 3. P. 241–249.
144. *Nandi M., Berry C., Brassinga A.K.C., Belmonte M.F., Fernando W.G.D., Loewen P.C., de Kievit T.R.* // Appl. Environ. Microbiol. 2016. V. 82. № 23. P. 6889–6898.
145. *Kang B.R., Anderson A.J., Kim Y.C.* // Plant Pathol. J. 2018. V. 34. № 1. P. 35–43.
146. *Bensidhoum L., Nabti E., Tabli N., Kupferschmied P., Weiss A., Rothballer M., Schmid M., Keel C., Hartmann A.* // Eur. J. Soil Biology. 2016. V. 75. P. 38–46.
147. *Rangel L.I., Henkels M.D., Shaffer B.T., Walker F.L., Davis E.W., II, Stockwell V.O., et al.* // PLoS One. 2016. V. 11. Art. Ke0161120.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161120>
148. IFOAM. Annual Report 2017. <https://www.ifoam.bio/leading-change/organically-annual-report-2017>
149. *Bhattacharjee R., Dey U.* // Afr. J. Microbiol. Res. 2014. V. 8. № 17. P. 1749–1762.
150. *Itelima J.U., Bang W.J., Onyimba I.A., Egbere O.J.* // Microbiol. Biotechnol. Rep. 2018. V. 2. № 1. С. 22–28.
151. Государственный каталог пестицидов и агрохимикатов", разрешенных к применению на территории Российской Федерации. 2019, 2020. Ч. I. Пестициды. <https://mcx.gov.ru>
152. *Kiprianova E.A., Safronova L.A., Prosyantov A.O.* // Biotechnol. Acta. 2017. V. 10. № 1. P. 7–16.
153. *Феклистова И.Н., Садовская Л.Е., Маслак Д.В., Гринева И.А., Кулешова Ю.М., Скакун Т.Л., Ломоносова В.А., Лысак В.В., Максимова Н.П.* // Биологически активные препараты для растениеводства. Научное обоснование – рекомендации – практические результаты. Материалы XIV межд. науч.-практ. конф. Минск: БГУ, 2018. С. 196–198.
154. *Khan U., Khan M.R.* // Ann. Plant Protect. Sci. 2015. V. 23. № 2. P. 302–307.
155. *Shahid I., Mali, K.A., Mehnaz S.* // Environ. Sustain. 2018. V. 1. P. 3–17.
156. *Meena B.* Basic and Applied Aspects of Biopesticides // Ed. K. Sahayaraj: Springer, 2014. P. 17–30.
157. *Sharma P.D.* ECOLOGY AND ENVIRONMENT (BC-4). Rastogi Publications, 2013. 468 p.
158. *Stockwell V.O., Johnson K.B., Sugar D., Loper J.E.* // Phytopathology. 2010. V. 100. № 12. P. 1330–1339.
159. *Fröhlich A., Buddrus-Schiemann K., Durner J., Hartmann A., von Rad U.* // J. Plant Interac. 2012. V. 7. № 1. <https://doi.org/10.1080/17429145.2011.597002>

160. O'Callaghan M. // Appl. Microbiol. Biotechnol. 2016. V. 100. P. 5729–5746.
161. Arrebola E., Tienda S., Vida C., de Vicente A., Cazorla F.M. // Front. Microbiol. 2019. V. 10. Art. 719. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00719>
162. Ivshina I.B., Kuyukina M.S., Krivoruchko A.V., Elkin A.A., Makarov S.O., Cunningham C.J. et al. // Environ. Sci: Processes & Impacts. 2015. V. 17. № 7. P. 1201–1219.
163. Wu M., Ye X., Chen K., Li W., Yuan J., Jiang X. // Environ. Pollut. 2017. V. 223. P. 657–664.
164. Yu Y., Zhang Y., Zhao N., Guo J., Xu W., Ma M., Li X. // Int. J. Environ. Res. Public Health. 2020. V. 17. Art. 1471. <https://doi.org/10.3390/ijerph17051471>
165. Mapelli F., Scoma A., Michoud G., Aulenta F., Boon N., Borin S., Kalogerakis N., Daffonchio D. // Trends Biotechnol. 2017. V. 35. P. 860–870.
166. Sharma S., Pathak H. // Int. J. Pure App. Biosci. 2014. V. 2. № 1. P. 213–222.
167. Kahlon R.S. *Pseudomonas: Molecular and Applied Biology.* / Ed. R.S. Kahlon. Switzerland: Springer, 2016. P. 343–417.
168. Pandey P., Pathak H., Dave S. // Res. J. Environ. Toxicol. 2016. V. 10. № 1. P. 1–15.
169. Koshlaf E., Ball A.S. // AIMS Microbiol. 2017. V. 3, № 1. P. 25–49.
170. Safdari M., Kariminia H., Ghobadi Nejad Z., Fletcher T.H. // Water Air Soil Pollut. 2017. V. 228. Article 37. <https://doi.org/10.1007/s11270-016-3220-5>
171. Xu X., Liu W., Tian S., Wang W., Qi Q., Jiang P., Gao X., Li F., Li H., Yu H. // Front. Microbiol. 2018. V. 9. Art. 2885. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.02885>
172. He S., Ni Y., Lu L., Chai Q., Liu H., Yang C. // Sci. Rep. 2019. V. 9. Art. 16615. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-52661-0>
173. Патент РФ. 2016. № 2575063.
174. Kumar V., Singh S., Manhas A., Singh J., Singla S., Kaur P. et al. // Orient. J. Chem. 2014. V. 30. № 4. P. 1771–1776.
175. Vignesh R., Arularasan A., Gandhiraj V., Charu Deepika R. // Int. Res. J. Engin. Technol. 2016. V. 3. № 4. P. 2503–2508.
176. Патент РФ. 2013. № 2484130.
177. Патент РФ. 2014. № 2525932.
178. Патент РФ. 2016. № 2600872.
179. Liu H., Xu J., Liang R., Liu J. // PLoS One. 2014. V. 9. Art. e105506. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105506>
180. Thomas J.C., Wafula D., Chauhan A., Green S.J., Gragg R., Jagoe C. // Front. Microbiol. 2014. V. 5. Art. 149. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00149>
181. Souza E.C., Vessoni-Penna T.C., Pinheirode Souza Oliveira R // Int. Biodeter. Biodegrad. 2014. V. 89. P. 88–94.
182. Kezrane I., Harouna B.M., Hamadache M., Benkortbi O., Amrane A. // Environ. Monit. Assess. 2020. V. 192. Art. 287. <https://doi.org/10.1007/s10661-020-08269-3>
183. Chebbi A., Hentati D., Zaghden H., Baccar N., Rezgui F., Chalbi M., Sayadi S., Chamkha M. // Int. Biodeterior. Biodegrad. 2017. V. 122. P. 128–140.
184. Muriel-Millán L.F., Rodríguez-Mejía J.L., Godoy-Lozano E.E., Rivera-Gómez N., Gutierrez-Rios R.-M., Morales-Guzmán D. et al. // Front. Mar. Sci. 2019. V. 6. Art. 572. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00572>
185. You Z., Xu H., Zhang S., Kim H., Chiang P.-C., Yun W., Zhang L., He M. // Appl. Sci. 2018. V. 8. Art. 2551. <https://doi.org/10.3390/app8122551>
186. Kiraye M., John W., Gabriel K. // J. Bioremed. Biodegrad. 2016. V. 7. № 2. P. 335–339.
187. Pasumarthi R., Chandrasekaran S., Mutnuri S. // Mar. Poll. Bull. 2013. V. 15. № 76. P. 276–282.
188. Varjani S.J., Upasani V.N. // Bioresour. Technol. 2016. V. 222. P. 195–201.
189. Ali H.R., Ismail D.A., El-Gendy N.S. // Energy Sources. Part A. 2014. V. 36. № 13. P. 1429–1436.
190. Ghosal D., Ghosh S., Dutta T.K., Ahn Y. // Front. Microbiol. 2016. V. 7. Art. 1369. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01369>
191. Mukherjee A.K., Bhagwati P., Biswa B.B., Chanda A., Kalita B. // J. Proteomics. 2017. V. 167. P. 25–35.
192. Amini I., Tahmourespour A., Abdollahi A. // Pollution. 2017. V. 3. P. 9–19.
193. Singh P., Tiwary B. // Biocat. Agricul. Biotechnol. 2017. V. 10. P. 20–29.
194. Pizarro-Tobías P., Fernández M., Niqui J.L., Solano J., Duque E., Ramos J.-L., Roca A. // Microb. Biotechnol. 2015. V. 8. № 1. P. 77–92.
195. Патент РФ. 2016. № 2575064.
196. Salam L.B. // 3 Biotech. 2016. V. 6. № 1. Art. 98. <https://doi.org/10.1007/s13205-016-0419-5>
197. Medić A., Lješević M., Inui H., Bešković V., Kojić I., Stojanović K., Karadžić I. // RSC Adv. 2020. V. 10. P. 14060–14070.
198. Wald J., Hroudova M., Jansa J., Vrchotova B., Macek T., Uhlik O. // Front. Microbiol. 2015. V. 6. Art. 1268. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01268>
199. Nwinyi O.C., Ajayi O.O., Amund O.O. // Braz. J. Microbiol. 2016. V. 47. № 3. P. 551–562.
200. А.С. № 1076446. Б.И. 1984.
201. Патент РФ. 1994. № 2023686.
202. Патент РФ. 2007. № 2378060.
203. Патент РФ. 2015. № 2571219.
204. Rogozina E.A., Тимергазина И.Ф., Моргунов П.А. // Нефтегазовая геология. Теория и практика. 2014. Т. 9. № 2. http://www.ngtp.ru/rub/7/19_2014.pdf
205. Патент РФ. 2015. № 2539148.
206. Коршунова Т.Ю., Бакаева М.Д., Логинов О.Н. // Экология и промышленность России. 2018. № 9. С. 18–22.
207. Korshunova T.Y., Ramírez-Bahena M.-H., Chetverikov S.P., Igual J.M., Peix A., Loginov O. // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2016. V. 66. № 11. P. 4657–4664.
208. Патент РФ. 2015. № 2571180.
209. Патент РФ. 2016. № 2604788.

210. Mao X., Jiang R., Xiao W., Yu J.J. // Hazard. Mater. 2015. V. 285. P. 419–435.
211. Silva E.J., Rocha e Silva N.M.P., Rufino R.D., Luna J.M., Silva, R.O., Sarubbo L.A. // Colloids Surf. B Biointerfaces. 2014. V. 117. P. 36–41.
212. Silva E.J., Almeida D.G., Luna J.M., Rufino R.D., Santos V.A., Sarubbo L.A. // Bioprocess Biosyst. Eng. 2018. V. 41. P. 1599–1610.
213. Sutton M.A., Howard C., Erisman J.W., Billen G., Bleeker A., Grenfelt P., van Grinsven H., Grizzetti B. Cambridge University Press, 2011. 612 p.
214. Mazumdar A., Dekka M. // Int. J. Bio-Technol. Res. 2013. V. 3. № 4. P. 69–76.
215. Pérez-Vargas J., Viguera-Carmona S.E., Zamudio-Moreno E., Rivera Casado N.A., Calva Calva G. // Rev. Int. Contam. Ambie. 2017. V. 33. P. 105–114.
216. John R.C., Itah A.Y., Essien J.P., Ikpe D.I // Bull. Environ. Contam. Toxicol. 2011. V. 87. № 3. P. 343–353.
217. Sorkhoh N.A., Ali N., Dashti N., Al-Mailem D.M., Al-Awadhi H., Eliyas M., Radwan S.S. // Int. Biodeterior. Biodegrad. 2010. V. 64. № 3. P. 226–231.
218. Рафикова Г.Ф., Кориунова Т.Ю., Миннебаев Л.Ф., Четвериков С.П., Логинов О.Н. // Микробиология. 2016. Т. 85. № 3. С. 317–326.
219. Vinothini C., Sudhakar S., Ravikumar R. // Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci. 2015. V. 4. № 1. P. 318–329.
220. Roy A.S., Yenn R., Singh A.K., Boruah H.P.D., Saikia N., Dekka M. // Afric. J. Biotechnol. 2013. V. 12. № 19. P. 2600–2610.
221. Imperato V., Portillo-Estrada M., McAmmond B.M., Douwen Y., Van Hamme J.D., Gawronski S.W., Van-gronsveld J., Thijs S. // Genes. 2019. V. 10. Art. 443. <https://doi.org/10.3390/genes10060443>
222. Agnello A.C., Bagar, M., Van Hullebusch E.D., Esposito G., Huguenot D. // Sci. Total Environ. 2016. V. 563–564. P. 693–703.
223. Бакаева М.Д., Кузина Е.В., Рафикова Г.Ф., Высоцкая Л.Б., Архипова Т.Н., Ахтямова З.А., Четвериков С.П., Логинов О.Н. // Теоретическая и прикладная экология. 2020. № 1. С. 144–150.
224. Bakaeva M., Kuzina E., Vysotskaya L., Kudoyarova G., Arkhipova T., Rafikova G. et al. // Plants. 2020. V. 9. Art. 379. <https://doi.org/10.3390/plants9030379>
225. Wu T., Xu J., Xie W., Yao Z., Yang H., Sun C., Li X. // Front. Microbiol. 2018. V. 9. Art. 1087. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01087>
226. Патент РФ. 2017. № 2619183.
227. Патент РФ. 2019. № 2692629.
228. Патент РФ. 2015. № 2553338.
229. Патент РФ. 2019а. № 2694610.
230. Патент РФ. 2019б. № 2694612.
231. Патент РФ. 2019. № 2688725.

The Role of *Pseudomonas* Bacteria in Sustainable Development of Agrosystems and Protection of the Environment (Review)

T. Yu. Korshunova^{a,*}, M. D. Bakaeva^a, E. V. Kuzina^a, G. F. Rafikova^a,
S. P. Chetverikov^a, D. V. Chetverikova^a, and **O. N. Loginov^a**

^aUfa Institute of Biology, Ufa Federal Research Centre of Russian Academy of Sciences, Ufa, 450054 Russia

*e-mail: korshunovaty@mail.ru

The use of specialized cultures of microorganisms and biological products based on them seems to be the most acceptable way to solve such pressing problems as increasing yields and protecting plants from diseases, as well as eliminating the consequences of pollution with oil and oil products. The current trend in the development of agricultural and environmental biotechnology is the use of microorganisms with a set of useful properties. These include representatives of the genus *Pseudomonas*, many of which are capable of stimulating the growth and development of plants, suppressing phytopathogenic organisms, destruction of hydrocarbons of various structures, activity in a wide range of temperatures, production of biosurfactants, etc. This literature review shows that the search and study active strains of pseudomonads is of considerable interest from the point of view of the possibility of their widespread use, both in agricultural and recultivation practice.

Keywords: bacteria of the genus *Pseudomonas*, PGPB, biological control agents, oil degradation, nitrogen fixation, biosurfactants, biological products