

Обзоры, проблемы

УДК 632.937:579.64

doi: 10.15389/agrobiologia.2020.3.421rus

**МИКРОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ЗАЩИТА РАСТЕНИЙ В ТЕХНОЛОГИЯХ  
ФИТОСАНИТАРНОЙ ОПТИМИЗАЦИИ АГРОЭКОСИСТЕМ:  
ТЕОРИЯ И ПРАКТИКА**  
(обзор)**В.А. ПАВЛЮШИН, И.И. НОВИКОВА, И.В. БОЙКОВА**

Фитосанитарная оптимизация агроэкосистем должна быть основана на использовании комплекса полифункциональных биопрепаратов на основе штаммов микробов — антагонистов возбудителей болезней, продуцентов биологически активных веществ и энтомопатогенных микроорганизмов для контроля вредных членистоногих и возбудителей болезней (В.Д. Надыкта с соавт., 2010; Rohini с соавт., 2016; M. Ghorbanpour с соавт., 2017). Для защиты растений наиболее перспективны штаммы микроорганизмов, которые обладают не только прямым целевым действием на вредные объекты, но и повышают болезнестойчивость растений, опосредованно защищая их за счет фиторегуляторной активности штаммов-продуцентов (И.И. Новикова, 2016). Целостная концепция микробиологической защиты предполагает разработку и применение биопрепаратов на основе живых культур энтомопатогенных микроорганизмов и микробов-антагонистов, обладающих профилактическим и пролонгированным действием, а также препаративных форм на основе метаболитных комплексов для быстрого снижения плотности популяций фитопатогенов (И.И. Новикова с соавт., 2016). Методология создания полифункциональных биопрепаратов для защиты растений основана на использовании технологичных штаммов с высокой биологической активностью, безопасных для человека и теплокровных животных. Показано, что роль энтомопатогенных вирусов, микроспоридий, бактерий и грибов в динамике численности насекомых-фитофагов определяется типом патогенеза (облигатный или факультативный). При внутриклеточном облигатном паразитизме бакуловирусов и микроспоридий отмечены массовые эпизоотии у непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* Linnaeus), листовёрток (сем. *Tortricidae* Latreille), капустной белянки (*Pieris brassicae* Linnaeus), лугового и кукурузного мотыльков (*Loxostege sticticalis* Linnaeus и *Ostrinia nubilalis* Hübner), рыжего соснового (*Neodiprion sertifer* Geoffroy) и черного хлебного (*Cephus pygmeus* Linnaeus) пилильщика, сибирского шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus* Tschetverikov), хлопковой (*Helicoverpa armigera* Hübner) и серой зерновой совки (*Apamea anceps* Denis & Schiffermüller) (И.В. Исси, 1986; A. Vey с соавт., 1989; А.Н. Фролов с соавт., 2008; В.А. Павлюшин с соавт., 2013). Регулирующая роль энтомофторозов наиболее ярко проявляется у различных видов тлей и некоторых видов саранчовых (Г.Р. Леднев с соавт., 2013). При факультативном паразитизме, который характерен для энтомопатогенных грибов из родов *Beauveria*, *Metarhizium*, *Lecanicillium* и др. (E. Quessada-Moraga с соавт., 2004), а также бактерий группы *Bacillus thuringiensis* (Н.В. Кандыбин, 1989) и представителей рода *Xenorhabdus*, важнейший фактор в реализации вирулентных свойств — токсигенность в отношении насекомых-хозяев (M. Faria с соавт., 2007). Выявлена роль гидролитических ферментов (хитиназ, липаз, протеаз), токсинов, а также факторов антифагоцитарной защиты в реализации признака вирулентности энтомопатогенных грибов. Микробиологическая защита растений от болезней основана на использовании штаммов с высокой конкурентоспособностью, синтезирующих комплексы гидролаз и биологически активных соединений и эффективно колонизирующих подходящие экологические ниши (И.В. Максимов с соавт., 2015; И.И. Новикова, 2016; И.И. Новикова с соавт., 2016). Ряд активных соединений, образуемых ризосферными микроорганизмами, обладают элиситорной активностью и запускают механизмы индуцированной устойчивости (J.W. Клоергг с соавт., 2009; N. Ohkama-Ohtsu с соавт., 2010). Биологическая эффективность биопрепаратов, разработанных во Всероссийском НИИ защиты растений, в отношении развития и распространенности основных вредоносных заболеваний сельскохозяйственных культур достигает 60-90 %, что обеспечивает повышение продуктивности на 20-25 % и улучшение качества растениеводческой продукции (И.И. Новикова, 2017). Основные задачи микробиологической защиты растений включают расширение перспективных для создания новых биопрепаратов видов и штаммов микроорганизмов, разработку оптимальных для использования в разных экологических условиях новых препаративных форм, а также разработку систем биологической и интегрированной защиты растений на основе сочетания биопрепаратов разного целевого назначения с учетом состава фитопатогенных комплексов и фитосанитарной ситуации в целом (Н.А. Белякова с соавт., 2013).

Ключевые слова: биопрепараты, биологическая эффективность, энтомопатогенные микроорганизмы, микробы-антагонисты, вредные членистоногие, фитопатогенные грибы, фитопатогенные бактерии, препаративные формы, биоактивные комплексы, элиситоры.

Повышение продуктивности сельскохозяйственных культур и улучшение качества урожая — наиболее актуальные проблемы современного растениеводства, которые могут быть решены за счет эффективной оптимизации фитосанитарного состояния агроэкосистем на основе применения экологически малоопасных средств защиты растений. К ведущим показателям адаптивности и эффективности сельского хозяйства относятся природоохранительный эффект, ресурсо- и энергоэкономичность агротехнологий, обеспечивающих оптимизацию среды обитания полезных организмов и повышение устойчивости агробиоценозов (1-3). В последнее десятилетие существенно переосмыслены стратегия и тактика фитосанитарной оптимизации агроэкосистем с использованием экологически малоопасных средств защиты растений и инновационных технологий их применения. Общая концепция защиты растений как научной дисциплины — это разработка подходов к конструированию интенсивных и экологически устойчивых агроэкосистем на основе оптимизации трофических связей и других механизмов биоценотической регуляции.

Цель нашего обзора — на основе анализа результатов фундаментальных и прикладных исследований охарактеризовать состояние и современные тенденции развития микробиологической защиты растений в Российской Федерации и за рубежом.

В настоящее время происходит глубокая трансформация структурно-функциональной организации агроэкосистем различных типов вследствие антропогенного воздействия (4, 5). В агробиоценозах (как монодоминантных системах) отмечено повышение плотности популяций и вредоносности ряда видов фитопатогенов, вредных членистоногих и сорных растений, при этом интенсивно формируются группы доминантных и супердоминантных видов. Все чаще отмечаются случаи их массового размножения, расширяются зоны вредоносности, активизируются микроэволюционные процессы в популяциях. На фоне общего снижения разнообразия биологических сообществ эти факторы ухудшают фитосанитарное состояние посевов, что становится проблемой мирового масштаба.

Интенсификация антропогенного воздействия неизбежно приводит к существенным изменениям в педосфере — одной из главных фаз биосферного круговорота, который обеспечивает трансформацию ассимилированного при фотосинтезе атмосферного углерода. В частности, отмечены ослабление и редукция естественных биосферных функций почвы — трансформации почвой вещества и энергии, роли защитного и буферного биогеоценотического экрана, а также фитосанитарного эффекта (6, 7). Уменьшение внесения органических удобрений, отказ от севооборотов и переход к монокультуре вызвали ускоренную дегумификацию почв, обеднение почвенных микробиоценозов, снижение естественной супрессивности почвы и накопление почвенной инфекции. Следствием этого стало снижение саморегуляции устойчивости агроэкосистем и фитосанитарная дестабилизация.

Растения в биогеоценозах представляют собой ядро сложных биологических консорциев, которые включают разнообразные группы гетеротрофов, в том числе специфический микробиоценоз фитопатогенных видов, их антагонистов и гиперпаразитов. Биоценотический процесс, в котором участвуют организмы каждого трофического уровня, определяет устойчивость и фитосанитарное благополучие агроэкосистемы. Важнейшая часть биологической защиты в целом — это основанная на биоценологических принципах микробиологическая защита растений от болезней и фитофагов. Использование биологического разнообразия энтомопатоген-

ных микроорганизмов, микробов-антагонистов и гиперпаразитов возбудителей болезней растений с полифункциональным типом действия на фитопатогенные виды и растения составляет основу технологий микробиологической защиты.

В фитосанитарной оптимизации агроэкосистем существенное значение имеют насекомые-фитофаги. Среди 80 видов насекомых, снижающих объем и качество урожая, выделяют обособленные сверхдоминантные виды, находящиеся в состоянии так называемого экологического взрыва, который характеризуется существенным расширением ареалов и зон вредоносности. К таким видам относятся саранчовые (сем. *Acridoidea* MacLeay), клоп вредная черепашка (*Eurygaster integriceps* Puton), колорадский жук (*Leptinotarsa decemlineata* Say), луговой мотылек (*Loxostege sticticalis* Linnaeus), хлопковая совка (*Helicoverpa armigera* Hübner), хлебная жужелица (*Zabrus tenebrioides* Goeze) и др. Борьба с ними потребовала увеличения интенсивности химических обработок, что привело к появлению в России около 40 резистентных популяций насекомых-фитофагов. В динамике численности насекомых заметную роль играют энтомопатогенные микроорганизмы (вирусы, микроспоридии, бактерии, грибы, нематоды), вызывающие массовые эпизоотии насекомых-хозяев или снижение численности вредителей (большой частью во время перезимовки) на 15-30 %. Например, энтомофтороз итальянского пруса (*Calliptamus italicus* Linnaeus), перелетной саранчи (*Locusta migratoria* Linnaeus) и гороховой тли (*Acyrtosiphon pisum* Harris) поражает до 100 % численности популяции. Регулярно возникающий микроспоридиоз капустной белянки (*Pieris brassicae* Linnaeus) практически свел на нет ее вредоносность в Северо-Западном регионе Российской Федерации, что отмечается и в настоящее время (8, 9). Однако низкая частота возникновения эпизоотий и узкий набор облигатных энтомопатогенов не позволяют рассчитывать на постоянный и стабильный фитосанитарный эффект в агроэкосистемах. Эффективную защиту от насекомых-фитофагов могут обеспечить биопрепараты на основе отселектированных высоковирулентных и технологичных штаммов-продуцентов (10, 11).

Фундаментальные исследования по инфекционной патологии насекомых (Всероссийский НИИ защиты растений, Институт систематики и экологии животных СО РАН, Всероссийский НИИ сельскохозяйственной микробиологии, Всероссийский НИИ биологической защиты растений) позволили продвинуться в понимании механизмов патогенеза при поражении насекомых энтомопатогенными вирусами, микроспоридиями, бактериями и грибами. Так, установлена роль гидролитических ферментов (хитиназ, липаз, протеаз), токсинов, факторов антифагоцитарной защиты в реализации вирулентности энтомопатогенных грибов (*Beauveria bassiana*, *Metharizium anisopliae*, *Verticillium lecanii*) при поражении ими насекомых (10, 11). Вирулентность у грибов носит полидетерминантный характер и определяется способностью спор прорасти на кутикуле насекомого-хозяина, активностью образования ферментов, обеспечивающих проникновение патогена через кутикулу, скоростью накопления биомассы гриба в полости тела и синтезом токсинов. Генетико-селекционное улучшение штаммов по вирулентности базируется на указанном наборе признаков.

Роль энтомопатогенов в динамике численности насекомых-фитофагов обуславливается особенностями взаимоотношений хозяина и паразита. В конечном счете, тип патогенеза (облигатный или факультативный) определяет, регулируется ли численность популяций насекомых-вредителей, или происходит обычное снижение плотности популяции фитофагов. Так, при внутриклеточном облигатном паразитизме бакуловирусов и мик-

ропоридий, которые хорошо адаптированы для переживания во внешней среде с последующим постоянным персистируванием в природных популяциях насекомых, наблюдается высокая частота эпизоотий у непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* Linnaeus), листоверток (*Tortricidae* Latreille), капустной белянки (*P. brassicae*), лугового (*Loxostege sticticalis* Linnaeus) и кукурузного (*Ostrinia nubilalis* Hübner) мотыльков (12-14). Массовые эпизоотии вирозов отмечены у рыжего соснового и черно-желтого пилильщиков, сибирского шелкопряда, хлопковой и серой зерновой совки (11).

Энтомофторовые грибы, относящиеся к облигатным патогенам насекомых, проникают в тело хозяина через кутикулу и паразитируют в органах и тканях без внедрения в клетки с длительностью патогенеза до 14 сут. Наиболее ярко регулирующая роль энтомофторозов проявляется в отношении различных тлей (гороховая тля *A. pisum*) и некоторых видов саранчовых (итальянский прус (*C. italicus*), мароккская саранча (*Dociostaurus maroccanus* Thunberg) и перелетная саранча (*L. migratoria*). Отличительная особенность взаимоотношений хозяина и паразита при облигатном паразитизме — отсутствие ярко выраженных симптомов токсикоза, что указывает на низкий синтез токсинов при вирозах, микроспоридиозах и энтомофторозах насекомых (12-14).

При факультативном паразитизме, который характерен для энтомопатогенных грибов из родов *Beauveria*, *Metarhizium*, *Lecanicillium*, *Conidiobolus* и *Isaria*, а также бактерий группы *Bacillus thuringiensis* и представителей рода *Xenorhabdus*, важнейший фактор в реализации вирулентных свойств — токсигенность в отношении насекомых-хозяев. Большая часть энтомопатогенных грибов (*B. bassiana*, *M. anisopliae*, *L. muscardium* и *Conidiobolus obscurus*) проникают в тело насекомых-хозяев через кутикулу или дыхальца, при этом ростковые гифы секретируют протеазы, липазы и хитиназы для ускоренной деградации покровов. Далее в полости тела больных насекомых формируются гифальные тела, появляется зародышевый мицелий и продуцируются токсины, ускоряющие патогенез и гибель хозяина. Токсины указанных грибов представлены низкомолекулярными циклическими пептидами (15), органическими кислотами, гликопротеинами и другими метаболитами. Возбудители мускардинозов образуют боверицин, боверолид, варфарин и пиридоверин. Показано, что токсин *B. bassiana* бассаакридин высокоактивен в отношении личинок перелетной саранчи (*L. migratoria*). Важно отметить, что патогенез личиночных стадий сопровождается интенсивной меланизацией тканей, причем фагоцитарная защита не эффективна: при образовании гранулем элементы гриба образуют растущие гифы из клеточных агрегаций (16).

Детально изучено патогенное действие грамположительной спорообразующей почвенной бактерии *B. thuringiensis* (Bt), круг насекомых-хозяев которой достигает сотни видов. При пероральном заражении в кишечнике насекомых под воздействием протеаз происходит лизис белкового кристалла и активация протоксина, что приводит к гибели хозяина (17). Характерно, что при бактериозе биотрофная фаза практически не наблюдается, а основное накопление бактериальных клеток в теле хозяина происходит постмортально. Основную роль в токсигенности группы Bt играют белковые  $\delta$ -эндотоксины, которые кодируются генами *cry* и *cyt*, расположенными на плаزمиде Bt. Известно более 100 генов  $\delta$ -эндотоксинов Bt (18). В реализации признака вирулентности Bt участвуют и другие энтомотоксины, а именно  $\alpha$ -,  $\beta$ - и  $\gamma$ -экзотоксины (18).

На основе штаммов-продуцентов Bt разработаны промышленные биопрепараты, которые обеспечивают основной объем микробиологиче-

ской защиты растений от насекомых-фитофагов. В настоящее время общее количество микоинсектицидных препаратов на основе штаммов *B. bassiana*, *M. anisopliae*, *Isaria fumosorosea* и *L. muscarium* достигло 171 наименований, из которых 75 % представлены на мировом рынке средств защиты растений (19, 20). Получены препаративные формы на основе отселектированных штаммов энтомопатогенных грибов из рода *Lecanicillium*, поражающих сосущих насекомых (оранжерейная белокрылка *Trialeurodes vaporariorum* Westwood), тлей (*Aphidoidea* Latreille) и др. (20 биопрепаратов). На основе токсигенного штамма *Lecanicillium muscarium* разработаны опытные партии биопрепарата Вертициллин М (ФГБНУ ВИЗР, Россия), эффективного при защите тепличных культур от белокрылок (*Aleyrodidae* Westwood), тлей (*Aphidoidea* Latreille), трипсов (*Thripidae* Stevens) и тетраниховых клещей (*Tetranychidae* Donnadieu) (20).

При разработке современных технологий защиты растений особое внимание уделяется биоинсектицидам на основе продуктов жизнедеятельности микроорганизмов (21, 22). Известны актиномицетные отечественные препараты на основе природного макролидного авермектинового комплекса Фитоверм®, КЭ (ООО НБЦ «Фармбиомед», Россия), Агровертин (новое название Акарин; ЗАО «Агроветсервис», Россия), инсектицидный препарат Спинтор™ 240, СК (SpinTor™, «Dow AgroSciences Vertriebsgesellschaft m.b.H.», Австрия) на основе спиносада, содержащего в составе активного комплекса макроциклические лактоны группы спиозинов (23, 24). На основе актиномицетов созданы препараты стрептозонин, оссамицин и дезоксиоссамицин, действующее вещество которых относится к спирокетальным макролидам, с высокой инсектоакарицидной активностью (25). Из широко известных инсектоакарицидов микробной природы можно отметить группу милбемицинов (25), близких по свойствам к авермектинам, а также специфический ингибитор синтеза хитина никкомицин (26). Для успешной реализации антирезистентной программы защиты растений, а также с учетом особенностей главных агентов биологической борьбы — энтомофагов, ассортимент средств защиты должен включать широкий набор эффективных, экологически безопасных и совместимых с энтомофагами биопрепаратов разной химической природы. Поэтому продолжается активный поиск новых штаммов микроорганизмов, которые продуцируют метаболиты с широким спектром инсектоакарицидного действия.

Изучение распространенности стрептомицетов, синтезирующих вещества с инсектицидными свойствами, в почвах разных климатических зон позволяет вести более целенаправленное выявление и отбор штаммов для разработки на их основе новых биопрепаратов (27). В почвах, собранных в Индии, Китае, Египте, Вьетнаме, на Украине и в Западной Сибири, проводится скрининг штаммов стрептомицетов с инсектоакарицидной активностью. Как показали наши многолетние исследования, максимальное видовое разнообразие продуцентов инсектоакарицидов встречается в черноземных и дерново-подзолистых неокультуренных почвах Западной Сибири (28). Государственная коллекция микроорганизмов, патогенных для растений и их вредителей (ГКМ ВИЗР) (WFCC WDCM № 760, <http://www.ckp-rf.ru/usu/200616/>), сейчас насчитывает более 1000 актиномицетов — продуцентов биологически активных веществ (БАВ) различной химической природы.

С использованием разработанной модели ступенчатого скрининга культур на широком наборе тест-насекомых и клещей в ВИЗР разработан ряд биопрепаратов, безопасных для теплокровных животных и человека и совместимых с энтомофагами. В условиях Ленинградской области, в Та-

джикистане, Белоруссии и Грузии опытные партии биопрепарата Алейцид (28) на основе штамма *Streptomyces aurantiacus* 0775 (действующее вещество 9-диметил-пиерицидин) показали высокую эффективность в отношении вредных сосущих клещинок, в том числе всех стадий развития оранжевой белокрылки (*T. vaporariorum*). Опытные партии биопрепарата Индоцид на основе штамма *Streptomyces loidensis* П-56, выделенного из почв Индии, активны против различных видов тлей (*Aphididae* Latreille) и трипсов (*Thripidae* Stevens), а также обыкновенного паутинного клеща (*Tetranychus urticae* C.L. Koch). По химическому составу инсектицидные компоненты метаболитного комплекса штамма относятся к депсипептидам типа остреогрицина. Опытные партии препарата Гербен, разработанного в ВИЗР на основе штамма *S. herbaricolor* S-100, вызывали 60-100 % гибель бахчевой (*Aphis gossypii* Glover), персиковой (*Myzodes persicae* Sulz.), пятнистой оранжевой (*Neomyzus circumflexus* Buckton), бобовой (*Aphis fabae* Scopoli), и гороховой (*A. pisum*) тли, а также обыкновенного паутинного клеща (*T. urticae*) (28, 29).

Полезные микроорганизмы ризо- и филлосферы находятся в постоянных динамических ассоциативных взаимоотношениях с растениями (30). Наибольшее значение для биоконтроля популяций фитопатогенных видов имеют бактерии из родов *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Streptomyces* и *Serratia* (31-33). Механизмы взаимодействий растений и микроорганизмов, приводящие к подавлению плотности популяций фитопатогенных видов, сложны и многообразны (34-36). Защита растений основана на использовании штаммов микроорганизмов с высокой конкурентоспособностью, которые могут синтезировать комплексы гидролаз и биологически активных соединений и эффективно колонизировать подходящие экологические ниши (37-39). Многие активные соединения, продуцируемые ризосферными микроорганизмами, обладают элиситорной активностью и запускают механизмы индуцированной устойчивости (40-42).

Важнейшее значение в реализации биологической активности микробов — антагонистов фитопатогенных видов имеет синтез антибиотиков из разных химических классов (пептиды, макролиды, полиеновые соединения, аминогликозиды и т.д.) (43). Антибиотики способны нарушать синтез белка и компонентов клеточной стенки, функционирование мембран, а также ингибировать активность оксидаз. Например, феназин, образуемый псевдомонадами, подавлял рост *Fusarium oxysporum* и *Gaeumannomyces graminis*, влияя на окислительно-восстановительный потенциал в клетках грибов, тогда как 2,4-диацетилфлороглюцин ингибировал прорастание зооспор *Pythium* spp., лизируя мембраны (43). Метаболиты штаммов рода *Bacillus* (белки, пептидные и полиеновые антибиотики, циклические липопептиды, фенольные соединения и цианид) активны в отношении грамотрицательных и грамположительных бактерий, а также фитопатогенных грибов различных родов (*Fusarium*, *Alternaria*, *Drechlera*, *Colletotrichum*, *Verticillium*, *Phoma*, *Phomopsis*, *Sclerotinia*, *Puccinia* и многих других) (43, 44). Существенное значение в формировании механизма действия микробов-антагонистов имеет образование хитиназ, глюканаз, протеаз и липаз, лизирующих клеточные стенки фитопатогенных микромицетов и вызывающих деградацию эффекторных молекул фитопатогенов, в основном пептидов (45). Особое положение как продуценты полифункциональных биофунгицидов, синтезирующих богатые комплексы гидролаз, занимают микромицеты *Trichoderma* spp. Они обладают высокой гиперпаразитарной и антагонистической активностью, а также активностью против фитопатогенных почвообитающих микромицетов (за счет выработки антибиотиков

и ферментов), повышают болезнестойчивость растений, оказывают фиторегуляторный эффект, улучшают утилизацию азота, стимулируя развитие бактерий рода *Azotobacter* и клубеньковых бактерий. Следует отметить, что штаммы *Trichoderma* участвуют в разложении сложных органических полимеров, обогащая почву доступными для растения питательными веществами (45).

Существенное значение для обеспечения комплексного защитного действия имеет способность полезных микроорганизмов ризо- и филлосферы синтезировать метаболиты с гормональными и сигнальными функциями, влияющие на рост и устойчивость растений. Среди обнаруженных природных регуляторов роста — абсцизовая (АБК), жасмоновая и салициловая кислоты, цитокинины, гиббереллины, ауксины (46-48). Показано, что многие штаммы бактерий родов *Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Bacillus* и др. могут синтезировать ауксины, активизирующие развитие корневой системы, что позволяет растениям ускоренно проходить фазы развития, чувствительные к заражению (49-51). Штаммы рода *Bacillus* способны к образованию гиббереллинов (52). Представители родов *Bacillus*, *Rhizobium*, *Arthrobacter*, *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Pseudomonas* продуцируют цитокинины. Инокуляция растений продуцирующими цитокинин штаммами *B. subtilis* приводит к существенному повышению содержания хлорофилла и цитокининов, вследствие чего увеличивается биомасса корневой системы и надземной части (53). Способность к образованию АБК обнаружена у представителей родов *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Azospirillum*, *Brevibacterium* и *Lysinibacillus*. Иными словами, под влиянием полезной микрофлоры может происходить оптимизация эндогенного гормонального баланса растений (54-56).

Для повышения болезнестойчивости растений и обеспечения защиты от болезней важное значение имеет оптимизация минерального питания. Многие ризосферные микроорганизмы способны солиubilизировать фосфаты такими метаболитами, как органические кислоты и фосфатазы (56-59). При этом активная роль растений в растительно-микробных взаимодействиях сохраняется (60, 61). Следует особо отметить, что БАВ, синтезируемые микроорганизмами, обладают элиситорными свойствами и активируют механизмы системной индуцированной устойчивости в растениях (62, 63).

Многие бактериальные детерминанты (MAMPs, microbe-associated molecular patterns), в частности антибиотики, сидерофоры, метаболиты гормональной природы, биосурфактанты, липополисахариды, флагеллин, а также летучие органические соединения индуцируют защитные реакции растений (59, 60).

Биосурфактанты, образуемые штаммами родов *Pseudomonas* и *Bacillus*, — это циклические липопептиды трех семейств (итурины, сурфактины и фенгицины). Уменьшая коэффициент поверхностного натяжения воды и формируя гели, они повышают доступность труднорастворимых гидрофобных соединений для корневой системы (64, 65). Микробные липопептиды защищают растения от внедрения патогенов, а клетки бактерий — от неблагоприятных факторов среды, образуя биопленки на поверхности ризопланов. Благодаря способности биопленки менять проницаемость или разрушать структуру цитоплазматической мембраны, связываясь с липидным бислоем, фенгицины и итурины проявляют антигрибную активность, а сурфактины — антивирусную, антимикоплазную и антибактериальную (66, 67). Фенгицин и итурин образуют в мембране поры, а сурфактин растворяет ее (68, 69). Сурфактин и фенгицин стимулируют формирование вторичных метаболитов, повышая активность фер-

ментов липоксигеназного пути, вследствие чего обладают элиситорной активностью (70). Показано, что штаммы рода *Pseudomonas* способны к образованию липопептидов четырех семейств (амфизины, сириномицины, толазины и вискозины). Масситолд А из группы вискозинов, образующий штаммом *P. fluorescens* SS101, проявляет прямой антагонизм в отношении *Phytophthora infestans* и индуцирует болезнеустойчивость растений томата (71).

Основной механизм действия сидерофоров — конкуренция за  $Fe^{3+}$  между полезной ризосферной микрофлорой и фитопатогенными видами. Однако показано, что сидерофоры могут индуцировать в растениях устойчивость (72). Псевдобацин из штамма *Bacillus* sp. SLS18 подавлял развитие *F. oxysporum* в бедных железом почвах, псевдобацин из штамма *P. putida* WCS 358 ингибировал развитие *Ralstonia solanacearum* на эвкалипте, из *B. cinerea* — на томате, *Erwinia carotovora* — на табаке (73). Напротив, штаммы, не образующие псевдобацин, не обладали способностью индуцировать системную болезнеустойчивость в растениях. Псевдобацин из *P. fluorescens* WCS 374 индуцировал системную устойчивость против пирикулярриоза риса, вызываемого аскомицетом *Magnaporthe oryzae*, активируя образование фенольных соединений,  $H_2O_2$  в эпидермисе и укрепляя клеточную стенку растений в зоне инфицирования (74).

Таким образом, к настоящему времени накоплен значительный объем научных данных о физиолого-биохимических и экологических особенностях микроорганизмов, обитающих в ризо- и филлосфере, а также механизмах их антагонистической активности (75, 76).

Стратегия отбора перспективных штаммов-продуцентов и разработки технологий получения препаративных форм для оптимизации фитосанитарного состояния основных агроэкосистем, обеспечения гарантированного защитного эффекта, повышения урожайности и улучшения качества продукции определяется результатами фундаментальных исследований. Учеными ФГБНУ ВИЗР предложена оригинальная парадигма системы защиты растений с учетом многофакторности и разнообразия фитосанитарных объектов на фоне многолетней фитосанитарной дестабилизации. Эта парадигма базируется на управлении динамикой численности вредоносного состава, иммунитете сельскохозяйственных культур, использовании селективных и полифункциональных средств защиты растений, учете закономерностей функционирования паразитоценозов, растительно-микробных сообществ (77) и применима для интенсивного растениеводства, условий защищенного грунта и органического земледелия. Эта парадигма стала логическим продолжением исследований научных школ по микробиологической защите растений, энтомологии, фитопатологии и микологии, которые сформировались в ВИЗР в 1930-х годах под влиянием ведущих биологических научных школ Ленинграда и Москвы и связаны с именами Е.Н. Павловского, Г.Я. Бей-Биенко, А.В. Знаменского, И.В. Васильева, Н.Ф. Мейера, Л.С. Зимина, А.А. Ячевского, Н.А. Наумова, К.М. Степанова, М.С. Дунина, В.П. Поспелова. Многолетние исследования позволили теоретически обосновать перспективность использования микробов-антагонистов и энтомопатогенных видов для управления численностью популяций фитопатогенных микроорганизмов и вредных членистоногих с целью фитосанитарной оптимизации агроэкосистем (78). Разработаны концептуальные подходы к созданию и применению в защитных агротехнологиях двух типов полифункциональных биопрепаратов. Препараты первого типа обеспечивают прямое подавление размножения популяций фитопатогенных видов, второго — повышают болезнеустойчивость растений и оп-



тимизируют их физиологическое состояние. Биопрепараты, разработанные на основе живых культур микроорганизмов, обладают профилактическим и пролонгированным действием и представляют собой стратегическую основу микробиологического контроля фитопатогенных видов. Биопрепараты, основанные на активных метаболитных комплексах штаммов, могут применяться тактически для быстрого подавления численности активно размножающихся видов, например мучнисто-росяных и ржавчинных грибов. Методология создания этих полифункциональных биопрепаратов основана на использовании технологичных и безопасных для теплокровных животных и человека штаммов с высокой комплексной биологической активностью по ряду признаков (бактерицидная, фунгицидная, антивирусная, фиторегуляторная активность, вирулентность, токсигенность) (78). Перспективные штаммы должны обладать высокой экологической пластичностью и конкурентоспособностью, а также способностью синтезировать сложные комплексы веществ с высокой целевой биологической активностью. При выборе продуцента необходимо учитывать технологичность штамма, а именно способность утилизировать доступные и дешевые субстраты, устойчивость к различным режимам концентрирования и высушивания, сохранение целевой биологической активности и жизнеспособности в разных препаративных формах.

Экологическая пластичность и высокий адаптационный потенциал позволяют штаммам микроорганизмов эффективно сдерживать нарастание плотности популяций фитопатогенов в течение длительного периода времени. Е.Л. Головлевым (79) введено понятие «экологическая тактика», которое можно охарактеризовать как особенности реакций микроорганизмов на изменение условий среды и типы поведения в одинаковых средах, число которых может быть очень велико. Стратегия микроорганизма складывается из комбинации экологических тактик. Существенную роль в обеспечении динамической устойчивости микробиоценозов почвы играют пластичные в экологическом отношении виды родов *Streptomyces* и *Bacillus*, которые доминируют в различных почвенных экосистемах (черноземах, серых лесных почвах, солончаках и т.д.) (79). Штаммы бацилл в оптимальной среде обитания показывают параметры роста, характерные для г-стратегов. Напротив, при неблагоприятных условиях они образуют эндогенные споры, как L-стратеги. Кроме того, в насыщенных микробных сообществах ризо- и филопланты бациллы проявляют К-стратегию. Актиномицеты также могут демонстрировать смешение К- и L-стратегий. По нашему мнению, именно бациллы и актиномицеты некоторых родов наиболее перспективны для интродукции в агроэкосистемы с целью длительного контроля популяций фитопатогенов.

Полифункциональность перспективных штаммов-продуцентов связана с образованием сложных комплексов БАВ с разной целевой активностью, обусловленной длительной эволюцией почвообитающих микроорганизмов в насыщенной среде обитания в условиях жесткого естественного отбора. Понятие «метастабильность фенотипа», сформулированное Е.Л. Головлевым (80), подразумевает фенотипическую изменчивость в рамках постоянного генотипа, которую можно рассматривать как способ адаптации к изменяющейся среде обитания и результат специфической формы естественного отбора, действующего в этих условиях. Метастабильность фенотипа эволюционно возникла как способ стабилизации вида, а не генерации разнообразия и дальнейшей дивергенции (80). Наибольшей конкурентоспособностью в процессе адаптогенеза обладают виды микроорганизмов, способные к образованию широкого спектра вторичных метаболитов.

Для разработки полифункциональных биопрепаратов наибольший интерес представляют именно такие виды и штаммы.

Представители родов *Bacillus* и *Streptomyces* широко используются в различных областях биотехнологического производства вследствие разнообразия метаболических процессов и низкой патогенности штаммов. Штаммы бацилл и стрептомицетов высокотехнологичны и в наибольшей степени отвечают требованиям, предъявляемым к штаммам-продуцентам при получении биопрепаратов для интродукции в агробиоценоз и контроля плотности популяций фитопатогенов. Представители рода *Bacillus* — одна из самых разнообразных и распространенных групп микроорганизмов (33, 35, 37). Они образуют разнообразные БАВ, в основном белковой природы, играющие важную роль в процессах индукции болезнестойчивости растений (36, 38). Актиномицеты — также ценные объекты промышленной биотехнологии, продуценты антибиотиков и биологически активных веществ. Эффективность расселения спор, устойчивость к высушиванию и временному отсутствию питательных веществ определяют широкое распространение актиномицетов в природе и их высокую технологичность (81). Одна из наиболее многочисленных групп актиномицетов — штаммы рода *Streptomyces* (82). Помимо синтеза гидролаз, для формирования супрессивности почвы большое значение имеют пептидные, макролидные и полиеновые антибиотики, образуемые стрептомицетами (83). Несмотря на то, что актиномицеты давно и широко используются в медицине и ветеринарии, их применение в сельском хозяйстве ограничено. Следует отметить, что среди почти 14000 известных активных вторичных метаболитов микроорганизмов около 9000 продуцируются актиномицетами, 80 % которых относятся к роду *Streptomyces* (81). В этой связи очевидно, что физиолого-биохимические особенности актиномицетов определяют целесообразность их использования как продуцентов специфических биологически активных соединений для защиты растений.

В настоящее время доля биопрепаратов на мировом рынке пестицидов составляет пока чуть более 2 %, но их применение в последние годы увеличивается на 20 % в год, тогда как производство химических пестицидов ежегодно увеличивается только на 3 %. Более 75 % мирового производства биопестицидов принадлежит США и ЕС. У крупнейших компаний «Valent Bioscience» (США), «Certis» (США), «Koppert Biological Systems» (Нидерланды), «Pasteuria Bioscience» (США), «Isagro» (Италия), «Terra Nostra Technology» (Канада) объемы ежегодных продаж средств биозащиты составляют от 100 млн USD. На мировом рынке 90 % всех коммерческих биопестицидов основано на использовании различных видов и штаммов *B. thuringiensis*. Затем по степени коммерциализации идут энтомопатогенные нематоды, биопрепараты на основе ряда видов микромицетов и только затем — бактериальные биопрепараты на основе микробов-антагонистов. Крупнейший производитель пестицидов — компания «Bayer AG» (Германия) выпускает коммерческие биофунгициды Sonata® на основе штамма *Bacillus pumilus* QST 2808, а также препарат Rhapsody® и три формы препарата Serenade®, в которых используется штамм *Bacillus subtilis* QST 713 (<https://www.agroxxi.ru>). В России для защиты растений от болезней широко используются биопрепараты Фитоспорин (ООО «Башинком»), Бактофит (ООО ПАО «Сиббиофарм»), Ризоплан (ООО «Биопестициды») и ряд других.

В Государственной коллекции микроорганизмов, патогенных для растений и их вредителей (ГКМ ВИЗР) общее число штаммов в настоящее время достигает 8120 единиц хранения. В результате скрининга сформи-

рована коллекция, включающая более 200 активных штаммов разной таксономической принадлежности, перспективных для создания биопрепаратов для защиты растений от вредителей и болезней. На их основе разработаны и зарегистрированы (совместно ФГБНУ ВИЗР и ЗАО «АБТ-груп») различные препаративные формы шести полифункциональных биопрепаратов для защиты сельскохозяйственных культур от болезней и повышения урожайности — Гамаир, Алирин-Б, Витаплан, Трихоцин, Стернифаг и Глиокладин.

Биопрепарат Алирин-Б (штамм *B. subtilis* В-10) предназначен для защиты растений от грибных заболеваний. Штамм синтезирует полипептидные и полиеновые антибиотики, а основное активное вещество алирин В<sub>1</sub> отнесено в группу бактериоцинов (84). Штамм *B. subtilis* М-22 — основа биопрепарата Гамаир, эффективного против микозов и бактериозов; он образует полипептид гамаир А, близкий к бациллину и отнесенный к подгруппе 1А (медиоцидина), а также гексаеновые антибиотики разной структуры гамаир В, С и Д (85).

Получены лабораторные образцы и опытные партии ряда новых биопрепаратов на основе наиболее активных штаммов, показана их высокая биологическая эффективность на ряде сельскохозяйственных культур. Перспективный штамм *Streptomyces felleus* S-8 синтезирует антибиотик оригинального строения алириномицин С, который отнесен к подгруппе основных макролидов типа карбомицина-циррамицина и обладает высокой активностью в отношении фитопатогенных микромицетов (86). Штаммы *S. chrysomallus* P-21 и *S. globisporus* Л-242 продуцируют разнообразные соединения с высокой фунгицидной, фиторегуляторной и противовирусной активностью. Штамм *S. chrysomallus* P-21 образует оригинальный полипептидный антибиотик хризомал А, который отнесен к пептидолактонам треонинового типа. Оба штамма продуцируют также гептаеновые ароматические антибиотики из группы полиэфиров. Глоберин и хризомал С отнесены к подгруппе ароматических гептаеновых полиенов (87). Полиеновые антибиотики связываются с определенными компонентами поверхностных оболочек грибов и обладают избирательным мембранотропным действием. Согласно классификации, оригинальные антибиотики хризомал С и глоберин отнесены к подгруппе леворин-партрицин-трихомицин. Установлено, что хризомал С наиболее близок к леворину, глоберин — к партрицину (88).

Инновационное направление в защите сельскохозяйственных культур — использование полифункциональных препаративных форм на основе различных штаммов-продуцентов БАВ, что позволяет существенно повысить биологическую эффективность биопрепаратов и расширить спектр их действия. К таким формам относится биопрепарат Витаплан, СП на основе штаммов *B. subtilis* ВКМ В-2604D и *B. subtilis* ВКМ В-2605D. Штамм *B. subtilis* ВКМ В-2605D образует близкий к бациллину полипептид, а также гексаеновые антибиотики, один из которых отнесен к подгруппе медиоцидина. Штамм *B. subtilis* ВКМ В-2604D синтезирует антибиотики различной структуры (полипептидный антибиотик из группы бактериоцинов и полиеновый антибиотик) (84, 85).

Проведенные исследования позволили обосновать перспективность использования микроорганизмов — продуцентов антибиотиков для разработки полифункциональных препаративных форм, предназначенных для защиты растений от фитопатогенов, а также оценить роль вторичных микробных метаболитов различного химического строения в механизме комплексной активности штаммов-продуцентов. Тем не менее отбор стабиль-

ного высокоактивного штамма — необходимое, но не достаточное условие для разработки эффективных технологий микробиологической защиты. Ключевая проблема — создание высокотехнологичных препаративных форм с учетом биологических особенностей штамма-продуцента, обеспечивающих длительную жизнеспособность клеток и биологическую активность в процессе хранения и использования в системах защиты растений (89).

**Эффективность биопрепаратов, разработанных на основе штаммов *Bacillus subtilis* для интегрированных и биологических систем защиты сельскохозяйственных культур, в регионах Российской Федерации (90-92)**

Биопрепарат (разработчик)	Культура, сорт или гибрид, место испытаний	Заболевание	Биологическая эффективность, %	Прибавка урожая
Алирин-Б, СП (ВИЗР)	Пшеница озимая, сорт Безенчукская 380, СХПК «Грачевский, Липецкая обл.	Корневые гнили	60-80	8-10 %
		Септориоз	85-90	
	Бурая ржавчина	75-80		
	Фузариоз колоса	60-70		
Гамаир, СП (ВИЗР)	Свекла сахарная, гибрид ХМ-5455, ООО «Заречье», Воронежская обл.	Комплекс болезней (церкоспороз, фомоз, бактериоз)	60-65	93,3 ц/га
	Яблоня, сорт Айдоред, ОПХ «Центральное», г. Краснодар	Парша, мучнистая роса	96-99	10-20 ц/га
	Земляника, сорт Зенга Зенгана, СТ «Сад», Воронежская обл.	Серая гниль	87	28,8-38,6 %
Витаплан, СП (ВИЗР)	Подсолнечник, сорт Родник, СХПК «Грачевский», Липецкая обл.	Белая гниль, фомоз	80-98	22 %
Витаплан, СП (ВИЗР)	Пшеница яровая, сорт Победа, опытное поле ГНУ НВ НИИСХ, Волгоградская обл.	Корневые гнили	61-67	12,8-14,1 %
		Септориоз	55-59	
	Пшеница озимая, сорт Руфа, Учебно-опытное хозяйство Кубанского аграрного университета, Краснодарский край	Мучнистая роса	52-62	8,3-16,6 %
		Корневые гнили	64-77	
	Яровой ячмень, сорт Мамлюк, КНИИСХ им. П.П. Лукьяненко, Краснодарский край	Септориоз	61-71	23,1-26,2%
		Мучнистая роса	66-73	
	Озимый ячмень, сорт Добрыня, Учебно-опытное хозяйство Кубанского аграрного университета, Краснодарский край	Сетчатая пятнистость	48-62	21,5-26,7 %
		Корневые гнили	64-80	
	Картофель, сорт Светлячок 1, Молдова, ПМР, ГУ «Республиканская токсикологическая лаборатория» оз	Сетчатая пятнистость	63-64	42,0-45,0 %
		Альтернариоз	60-80	
	Морковь, сорт Нантская, ООО «Надежда-2», Волгоградская обл.	Альтернариоз	58-70	11,8-12,4 %
		Корневые гнили и увядания	69-73	
	Арбуз, сорт Сахарный малыш, ООО «Надежда-2», Волгоградская обл.	Антракноз	72-77	14,5-17,4 %
		Пероноспороз	56-67	
Дыня, сорт Лада, ООО «Надежда-2», Волгоградская обл.	Корневые гнили и увядания	49-69	8,4-12,8 %	
	Парша, монилиоз, мучнистая роса	93-100		
Яблоня, сорта Синап орловский и Память воину, ООО «Масловские сады», Орловская обл.	Милдью	64-74	Урожайность на 29-39 %, сахаристость на 13-19 %	
	Оидиум	86-100		
Лук репчатый, сорт Халседон, ГНУ НВ НИИСХ, Волгоградская обл.	Пероноспороз	62-77	8,9 %	
Капуста белокочанная, сорт Стахановка 1513, АФ «Московский», Московская обл.	Черная ножка, слизистый бактериоз	58-68	15,7-34,2 %	
Свекла сахарная, сорт Льговская 52, свекла столовая сорт Бордо 237, ООО «РусАгро-Дружба», Белгородская обл.	Корнеед	58-82	10,5 %	
	Церкоспороз	64-75		

Сводные данные многолетних испытаний биологической эффективности в отношении болезней зерновых, овощных, плодово-ягодных культур, картофеля и сахарной свеклы в условиях сельскохозяйственного производства представлены в таблице (90–92).

Таким образом, в России создано 40 биопрепаратов для защиты растений. С учетом производителей из других стран микробиологическая защита сельскохозяйственных культур от вредителей, болезней и сорняков обеспечивается 300 биопрепаратами, что, безусловно, составляет значительный ресурс для фитосанитарной оптимизации агроэкосистем и достижения экологической безопасности в растениеводстве (93). Защитные биопрепараты эффективно интегрируются в зональные системы комплексной защиты зерновых, картофеля и овощных культур в различных регионах Российской Федерации. Завершены работы по созданию систем биологической защиты овощных и декоративных культур в теплицах, в которых достигнуто эффективное сочетание биопрепаратов и массово разводимых энтомофагов (94).

Итак, достижение устойчивого защитного эффекта при применении биопрепаратов зависит от наличия постоянного мониторинга вредных и полезных популяций в агробиоценозе; обязательных профилактических обработок биопрепаратами с защитной и фиторегуляторной активностью; совпадения оптимальных условий для развития энтомофагов и высокой вирулентности штаммов — продуцентов биопрепаратов; эффективности биологического комплекса в отношении болезней и вредных членистоногих и перевод в состояние депрессированного размножения быстроразмножающихся видов; технологической совместимости энтомофагов, биопрепаратов и других элементов биологической защиты. Ассортимент биопрепаратов должен расширяться как за счет привлечения новых родов, видов и штаммов-продуцентов, так и посредством усовершенствования препаративных форм для разных экологических условий. В системах биологической и интегрированной защиты сельскохозяйственных культур эффективны комплексные полифункциональные биопрепараты, специализированные по целевому назначению и применяемые с учетом как состава вредных видов, так и фитосанитарной ситуации в целом.

ФГБНУ Всероссийский НИИ защиты растений,  
196608 Россия, г. Санкт-Петербург—Пушкин, ш. Подбельского, 3,  
e-mail: info@vizr.spb.ru, vavaplyushin@vizr.spb.ru, irina\_novikova@inbox.ru ✉,  
irina\_boikova@mail.ru

Поступила в редакцию  
1 октября 2019 года

*Sel'skokhozyaystvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2020, V. 55, № 3, pp. 421–438

## MICROBIOLOGICAL CONTROL IN PHYTOSANITARY OPTIMIZATION TECHNOLOGIES FOR AGROECOSYSTEMS: RESEARCH AND PRACTICE (review)

*V.A. Pavlyusin, I.I. Novikova, I.V. Boikova*

All-Russian Research Institute of Plant Protection, 3, sh. Podbel'skogo, St. Petersburg, 196608 Russia, e-mail info@vizr.spb.ru, vavaplyushin@vizr.spb.ru, irina\_novikova@inbox.ru ✉ corresponding author, irina\_boikova@mail.ru  
Pavlyushin V.A. orcid.org/0000-0002-4727-8750 Boykova I.V. orcid.org/0000-0001-6268-7301  
Novikova I.I. orcid.org/0000-0003-2816-2151

The authors declare no conflict of interests

Received October 1, 2019

doi: 10.15389/agrobiolgy.2020.3.421eng

### Abstract

Phytosanitary optimization of agroecosystems targeted to control harmful arthropods and plant pathogens should use a complex of multifunctional biologics based on microbial antagonists of pathogens, producers of bioactive substances and entomopathogens (V.D. Nadykta et al., 2010;

Rohini et al.; 2016, M. Ghorbanpour et al., 2017). The most promising microbial strains for plant protection are those possessing not only a direct target effect but also the ability to increase plant disease resistance due to phyto regulatory activity (I.I. Novikova, 2016). The holistic concept of microbiological protection involves the development and use of biological products based on living cultures of entomopathogenic microorganisms and antagonistic microbes with preventive and prolonged action, as well as formulations based on metabolite complexes to quickly reduce the density of phytopathogen populations (I.I. Novikova et al., 2016). Creating multifunctional biological products for plant protection is based on technological strains with high biological activity that are safe for humans and warm-blooded animals. It has been shown that the role of entomopathogenic viruses, microsporidia, bacteria and fungi in the dynamics of the number of phytophagous insects is determined by the type of pathogenesis (obligate or facultative). In case of intracellular obligate parasitism of baculoviruses and microsporidia, mass epizootics were observed in unpaired silkworms (*Lymantria dispar* Linnaeus), leafworms (family *Tortricidae* Latreille), cabbage whitewash (*Pieris brassicae* Linnaeus), meadow and corn moths (*Loxostege sticticalis* Linnaeus, *Ostrinia nubilalis* Hübner), ginger pine (*Neodiprion sertifer* Geoffroy) and black bread (*Cephus pygmeus* Linnaeus) sawflies, Siberian silkworm (*Dendrolimus sibiricus* Tschetverikov), cotton (*Helicoverpa armigera* Hübner) and gray grain scoops (*Apamea anceps* Denis & Schiffermüller) (I.V. Issy, 1986; A. Vey et al., 1989; A.N. Frolov et al., 2008; V.A. Pavlyushin et al., 2013). The regulatory role of *Entomophthora* infection is most pronounced in various species of aphids and some species of locusts (G.R. Lednev et al., 2013). For facultative parasitism which is characteristic of entomopathogenic fungi of genera *Beauveria*, *Metarhizium*, *Lecanicillium*, etc. (E. Quessada-Moraga et al., 2004), as well as bacteria of *Bacillus thuringiensis* group (N.V. Kandybin, 1989) and genus *Xenorhabdus* members, the most important factor of virulence is toxigenicity against host insects (M. Faria et al., 2007). Hydrolytic enzymes (chitinases, lipases, proteases), toxins, and antiphagocytic defense are factors of virulence of entomopathogenic fungi. Microbiological protection of plants from diseases is based on the use of highly competitive strains that synthesize complexes of hydrolases and biologically active compounds and efficiently colonize suitable ecological niches (I.V. Maksimov et al., 2015; I.I. Novikova, 2016; I.I. Novikova et al., 2016). A number of active compounds produced by rhizosphere microorganisms possess elicitor activity and trigger induced resistance (J.W. Kloepper et al., 2009; N. Ohkama-Ohtsu et al., 2010). The effectiveness of biologicals developed at the All-Russian Research Institute of Plant Protection against the main harmful diseases of crops reaches 60-90%, which provides a 20-25 % increase in productivity and improves the quality of crop production (I.I. Novikova, 2017). The plant microbiological protection concept relies on the search for promising producers of novel biologicals among wider range of microbial species and strains, on the design of new formulations optimal in specific environmental conditions, and on biological plant protection and integrated plant protection management which combines biological products for various purposes depending on the specific complex of plant pathogens and the local phytosanitary situation in general (N.A. Belyakova et al., 2013).

Keywords: biologicals, bio-effectiveness, entomopathogenic microorganisms, antagonist microbes, harmful arthropods, plant pathogenic fungi, plant pathogenic bacteria, usable pesticide preparation, bioactive complexes, elicitors.

## REFERENCES

1. Ghorbanpour M., Omidvari M., Abbaszadeh-Dahaji P., Omidvar R., Kariman K. Mechanisms underlying the protective effects of beneficial fungi against plant diseases. *Biological Control*, 2018, 117: 147-157 (doi: 10.1016/j.biocontrol.2017.11.006).
2. Nadykta V.D., Volkova G.V., Dolzhenko V.I. *Zashchita i karantin rastenii*, 2010, 11: 9-11 (in Russ.).
3. Rohini, Gowtham H.G., Hariprasad P., Singh S.B., Niranjana S.R. Biological control of Phomopsis leaf blight of brinjal (*Solanum melongena* L.) with combining phylloplane and rhizosphere colonizing beneficial bacteria. *Biological Control*, 2016, 101: 123-129 (doi: 10.1016/j.biocontrol.2016.05.007).
4. Pavlyushin V.A., Fasulati S.R., Vilkova N.A., Sukhoruchenko G.I., Nefedova L.I. *Antropogennaya transformatsiya agroekosistem i ee fitosanitarnye posledstviya* [Anthropogenic transformation of agroecosystems and its phytosanitary consequences]. St. Petersburg, 2008 (in Russ.).
5. Pavlyushin V.A., Vilkova N.A., Sukhoruchenko G.I., Nefedova L.I. *Vestnik zashchity rastenii*, 2016, 2(88): 5-15 (in Russ.).
6. Zvyagintsev D.G. *Pochva i mikroorganizmy* [Soil and microorganisms]. Moscow, 1987 (in Russ.).
7. Polyanskii A.M., Golovchenko A.V., Polyanskaya L.M., Zvyagintsev D.G. *Mikrobiologiya*, 2002, 71(5): 675-680 (in Russ.).
8. Pavlyushin V.A., Yakutkin V.I., Tavalzhanskii V.N. *Vestnik zashchity rastenii*, 2016, 1(87): 14-22

- (in Russ.).
9. Pavlyushin V.A., Ivashchenko V.G. *Vestnik zashchity rastenii*, 2017, 3(93): 5-16 (in Russ.).
  10. Borisov B.A., Serebrov V.V., Novikova I.I., Boikova I.V. V sbornike: *Patogeny nasekomykh: strukturnyye i funktsional'nye aspekty* [In: Insect pathogens: structural and functional aspects]. Moscow, 2001: 352-427 (in Russ.).
  11. Lednev G.R., Dolgikh V.V., Pavlyushin V.A. *Vestnik zashchity rastenii*, 2013, 3: 3-17 (in Russ.).
  12. Issi I.V. V knige: *Mikrosporidii. Seriya: Protozoologiya* [Microsporidia. Series: Protozoology]. Leningrad, 1986, vol. 10: 6-135 (in Russ.).
  13. Frolov A.N., Malysh Yu.M., Tokarev Yu.S. *Entomologicheskoe obozrenie*, 2008, 87(2): 291-302 (in Russ.).
  14. Pavlyushin V.A., Issi I.V., Tokarev Yu.S. *Vestnik zashchity rastenii*, 2013, 2: 3-12 (in Russ.).
  15. Vey A., Riba G. Toxines insecticides issues de champignons entomopathogenes. Etat actuel des connaissances d'utilisation de leurs activites. *C. K. Acad. Agr.*, 1989, 75(6): 143-149.
  16. Quessada-Moraga E., Vey A. Bassiacridin, a protein toxic for locusts secreted by the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana*. *Mycol. Res.*, 2004, 108: 441-452 (doi: 10.1017/S0953756204009724).
  17. Kandybin N.V. *Bakterial'nye sredstva bor'by s gryzunami i vrednymi nasekomymi: teoriya i praktika* [Bacterial control of rodents and harmful insects: theory and practice]. Moscow, 1989 (in Russ.).
  18. Augustyniak J., Dabert M., Wypijewski K. Transgenes in plants: protection against viruses and insects. *Acta Physiologiae Plantarum*, 1997, 19(4): 561-569 (doi: 10.1007/s11738-997-0054-1).
  19. Faria M., Wraight S.P. Mycoinsecticides and mycoacaricides: a comprehensive list with worldwide coverage and international classification of formulation types. *Biological Control*, 2007: 43(3): 237-256 (doi: 10.1016/j.biocontrol.2007.08.001).
  20. Mitina G.V., Kozlova E.G., Pazyuk I.M. *Vestnik zashchity rastenii*, 2018, 2(96): 25-32 (in Russ.).
  21. Sharma M., Dangi P., Choudhary M. Actinomycetes: source, identification, and their applications. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences (IJCMAS)*, 2014, 3(2): 801-832.
  22. Aggarwal N., Thind S.K., Sharma S. Role of secondary metabolites of Actinomycetes in crop protection. In: *Plant growth promoting actinobacteria: A new avenue for enhancing the productivity and soil fertility of grain legumes*. G. Subramaniam, S. Arumugam, V. Rajendran (eds.). Springer, Singapore, 2016: 99-121 (doi: 10.1007/978-981-10-0707-1\_7).
  23. Méndes W.A., Valle J., Ibarra J.E., Cisneros J., Penagos D.I., Williams T. Spinosad and nucleopolyhedrovirus mixtures for control of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in maize. *Biological Control*, 2002, 25(2): 195-206 (doi: 10.1016/S1049-9644(02)00058-0).
  24. Kirst H.A. The spinosyn family of insecticides: realizing the potential of natural products research *J. Antibiot. (Tokyo)*, 2010, 63(3): 101-111 (doi: 10.1038/ja.2010.5).
  25. Baker G.H., Dorgan R.J., Everett J.R., Hood J., Poulton M.E. A novel series of milbemycin antibiotics from *Streptomyces* strain E225. II. Isolation, characterisation, structure elucidation. *J. Antibiot. (Tokyo)*, 1990, 43(9): 1069-1076 (doi: 10.7164/antibiotics.43.1069).
  26. Dzhabarov M.Kh., Vasilevich F.I., Mirzaev M.N. Production of avermectins: biotechnologies and organic synthesis (review). *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2019, 54(2): 199-215 (doi: 10.15389/agrobiology.2019.2.199eng).
  27. Boikova I.V. *Biologicheskie osobennosti streptomitsetov — osnovy novykh insektitsidnykh biopreparatov. Avtoreferat kandidatskoi dissertatsii* [Biological features of streptomycetes — the basis of new insecticidal biological products. PhD Thesis]. St. Petersburg, 1998 (in Russ.).
  28. Boikova I.V., Pavlyushin V.A. *Informatsionnyi byulleten' VPRS MOBB*, 2002, 33: 102-113 (in Russ.).
  29. Boikova I.V., Kozlova E.G., Anisimova O.S., Kononenko A.V. *Zashchita i karantin rastenii*, 2007, 9: 40-41 (in Russ.).
  30. Tikhonovich I.A., Provorov N.A. *Simbiozy rastenii i mikroorganizmov: molekulyarnaya genetika agroekosistem budushchego* [Plant-microbe symbioses: molecular genetics of future agroecosystems]. St. Petersburg, 2009 (in Russ.).
  31. Doornbos R.F., van Loon L.C., Bakker P.A.H.M. Impact of root exudates and plant defense signaling on bacterial communities in the rhizosphere. a review. *Agronomy for Sustainable Development*, 2012, 32(1): 227-243 (doi: 10.1007/s13593-011-0028-y).
  32. Pieterse C.M.J., Zamioudis C., Berendsen R.L., Weller D.M., van Wees S.C.M., Bakker P.A.H.M. Induced systemic resistance by beneficial microbes. *Annual Review of Phytopathology*, 2014, 52: 347-375 (doi: 10.1146/annurev-phyto-082712-102340).
  33. Compant S., Duffy B., Nowak J., Clément C., Barka E.A. Use of plant growth-promoting bacteria for biocontrol of plant diseases: principles, mechanisms of action, and future prospects. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71(9): 4951-4959 (doi: 10.1128/AEM.71.9.4951-4959.2005).
  34. Beneduzi A., Ambrosini A., Passaglia L.M.P. Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR):

- their potential as antagonists and biocontrol agents. *Genet. Mol. Biol.*, 2012, 35(4, suppl. 1): 1044-1051 (doi: 10.1590/S1415-47572012000600020).
35. Kumar P., Dubey R.C., Maheshwari D.K. *Bacillus* strains isolated from rhizosphere showed plant growth promoting and antagonistic activity against phytopathogens. *Microbiological Research*, 2012, 167(8): 493-499 (doi: 10.1016/j.micres.2012.05.002).
  36. Ye Y.F., Li Q.Q., Fu G., Yuan G.Q., Miao J.H., Lin W. Identification of antifungal substance (Iturin A<sub>2</sub>) produced by *Bacillus subtilis* B47 and its effect on southern corn leaf blight. *J. Integr. Agric.*, 2012, 11(1): 90-99 (doi: 10.1016/S1671-2927(12)60786-X).
  37. Dunlap C.A., Schisler D.A., Bowman M.J., Rooney A.P. Genomic analysis of *Bacillus subtilis* OH 131.1 and co-culturing with *Cryptococcus laveszens* for control of Fusarium head blight. *Plant Gene*, 2015, 2: 1-9 (doi: 10.1016/j.plgene.2015.03.002).
  38. Novikova I.I. *Vestnik zashchity rastenii*, 2016, 89(3): 120-122 (in Russ.).
  39. Novikova I.I., Popova E.V., Boikova I.V., Pavlyushin V.A., Tyuterev S.L. *Zashchita i karantin rastenii*, 2016, 8: 35-43 (in Russ.).
  40. Yang L., Quan X., Xue B., Goodwin P.H., Lu S., Wang J., Wei D., Wu C. Isolation and identification of *Bacillus subtilis* strain YB-05 and its antifungal substances showing antagonism against *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*. *Biological Control*, 2015, 85: 52-58 (doi: 10.1016/j.biocontrol.2014.12.010).
  41. Maksimov I.V., Veselova S.V., Nuzhnaya T.V., Sarvarova E.R., Khairullin R.M. *Fiziologiya rastenii*, 2015, 62(6): 763-775 (doi: 10.7868/S0015330315060111) (in Russ.).
  42. Tan S.Y., Jiang Y., Song S., Huang J.F., Ling N., Xu Y.C., Shen Q.R. Two *Bacillus amyloliquefaciens* strains isolated using the competitive tomato root enrichment method and their effects on suppressing *Ralstonia solanacearum* and promoting tomato plant growth. *Crop Protection*, 2013, 43: 134-140 (doi: 10.1016/j.cropro.2012.08.003).
  43. Duffy B., Schouten A., Raaijmakers J.M. Pathogen self-defense: mechanisms to counteract microbial antagonism. *Annual Review of Phytopathology*, 2003, 41: 501-538 (doi: 10.1146/annurev.phyto.41.052002.095606).
  44. Arinbasarova A.Yu., Baskunov B.P., Medentsev A.G. *Mikrobiologiya*, 2017, 86(2): 258-260 (doi: 10.7868/S0026365617020057) (in Russ.).
  45. Benitez T., Rincyn A.M., Limyn M.C., Codyn A.C. Biocontrol mechanisms of *Trichoderma* strains. *International Microbiology*, 2004, 7(4): 249-260.
  46. Sivasakthi S., Kanchana D., Usharani G., Saranraj P. Production of plant growth promoting substance by *Pseudomonas fluorescens* and *Bacillus subtilis* isolates from paddy rhizosphere soil of Cuddalore district, Tamil Nadu, India. *International Journal of Microbiological Research*, 2013, 4(3): 227-233 (doi: 10.5829/idosi.ijmr.2013.4.3.75171).
  47. Bakker P.A.H.M., Pieterse C.M.J., van Loon L.C. Induced systemic resistance by fluorescent *Pseudomonas* spp. *Phytopathology*, 2007, 97(2): 239-243 (doi: 10.1094/PHYTO-97-2-0239).
  48. Van Loon L.C. Plant responses to plant growth-promoting rhizobacteria. *European Journal of Plant Pathology*, 2007, 119: 243-254 (doi: 10.1007/s10658-007-9165-1).
  49. Porcel R., Zamarrero B.M., Garcha-Mina J.M., Aroca R. Involvement of plant endogenous ABA in *Bacillus megaterium* PGPR activity in tomato plants. *BMC Plant Biology*, 2014, 14: 36 (doi: 10.1186/1471-2229-14-36).
  50. Kilian M., Steiner U., Krebs B., Junge H., Schmiedeknecht G., Hain R. FZB24® *Bacillus subtilis* — mode of action of microbial agent enhancing plant vitality. *Pflanzenschutz-Nachrichten Bayer*, 2000, 1/00(1): 72-93.
  51. Dobbelaere S., Vanderleyden J., Okon Y. Plant growth-promoting effects of diazotrophs in the rhizosphere. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2003, 22(2): 107-149 (doi: 10.1080/713610853).
  52. Arkhipova T.N., Prinsen E., Veselov S.U., Martynenko E.V., Melentiev A.I., Kudoyarova G.R. Cytokinin producing bacteria enhance plant growth in drying soil. *Plant and Soil*, 2007, 292(1): 305-315 (doi: 10.1007/s11104-007-9233-5).
  53. Belimov A.A., Dodd I.C., Safronova V.I., Dumova V.A., Shaposhnikov A.I., Ladatko A.G., Davies W.J. Abscisic acid metabolizing rhizobacteria decrease ABA concentrations in planta and alter plant growth. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2014, 74: 84-91 (doi: 10.1016/j.plaphy.2013.10.032).
  54. Cohen A.C., Travaglia C.N., Bottini R., Piccoli P.N. Participation of abscisic acid and gibberellins produced by endophytic *Azospirillum* in the alleviation of drought effects in maize. *Botany*, 2009, 87(5): 455-462 (doi: 10.1139/B09-023).
  55. Kumar P., Dubey R.C., Maheshwari D.K. *Bacillus* strains isolated from rhizosphere showed plant growth promoting and antagonistic activity against phytopathogens. *Microbiological Research*, 2012, 167(8): 493-499 (doi: 10.1016/j.micres.2012.05.002).
  56. de Werra P., Píchy-Tarr M., Keel C., Maurhofer M. Role of gluconic acid production in the regulation of biocontrol traits of *Pseudomonas fluorescens* CHA0. *Applied and Environmental Microbiology*, 2009, 75: 4162-4174 (doi: 10.1128/AEM.00295-09).
  57. *Final Screening Assessment of Bacillus megaterium strain ATCC 14581*. Environment and Climate Change Canada, Health Canada, February, 2018.
  58. Kurdish I.K., Chuiko N.V., Bega Z.T. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya*, 2010, 4(1): 58-



- 63 (in Russ.).
59. Junior I.T., Schafer J.T., Corra B.O., Funck G.D., Moura A.B. Expansion of the biocontrol spectrum of foliar diseases in rice with combinations of rhizobacteria. *Revista Cienca Agronômica*, 2017, 48(3): 513-522 (doi: 10.5935/1806-6690.20170060).
  60. Ohkama-Ohtsu N., Wasaki J. Recent progress in plant nutrition research: cross-talk between nutrients, plant physiology and soil microorganisms. *Plant and Cell Physiology*, 2010, 51(8): 1255-1264 (doi: 10.1093/pcp/pcq095).
  61. Kloepper J.W., Gutierrez-Estrada A., McInroy J.A. Photoperiod regulates elicitation of growth promotion but not induced resistance by plant growth-promoting rhizobacteria. *Canadian Journal of Microbiology*, 2009, 53(2): 159-167 (doi: 10.1139/w06-114).
  62. Verhagen B.W.M., Trotel-Aziz P., Couderchet M., Höfte M., Aziz A. *Pseudomonas* spp.-induced systemic resistance to *Botrytis cinerea* is associated with induction and priming of defense responses in grapevine. *Journal of Experimental Botany*, 2010, 61(1): 249-260 (doi: 10.1093/jxb/erp295).
  63. Ongena M., Henry G., Thonart P. The role of cyclic lipopeptides in the biocontrol activity of *Bacillus subtilis*. In: *Recent developments in management of plant diseases (Plant pathology in the 21st century)*, vol. 1. U. Gisi, I. Chet, M.L. Guillino (eds.). Springer, Dordrecht, 2010: 59-69 (doi: 10.1007/978-1-4020-8804-9\_5).
  64. Meena K.R., Kanwar S.S. Lipopeptides as the antifungal and antibacterial agents: applications in food safety and therapeutics. *BioMed Research International*, 2015, 2015: Article ID 473050 (doi: 10.1155/2015/473050).
  65. Falardeau J., Wise C., Novitsky L., Avis T.J. Ecological and mechanistic insights into the direct and indirect antimicrobial properties of *Bacillus subtilis* lipopeptides on plant pathogens. *Journal of Chemical Ecology*, 2013, 39: 869-878 (doi: 10.1007/s10886-013-0319-7).
  66. Cawoy H., Mariutto M., Henry G., Fisher C., Vasilyeva N., Thonart P., Dommes J., Ongena M. Plant defense stimulation by natural isolates of *Bacillus* depends on efficient surfactin production. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2014, 27(2): 87-100 (doi: 10.1094/MPMI-09-13-0262-R).
  67. Henry G., Deleu M., Jourdan E., Thonart P., Ongena M. The bacterial lipopeptide surfactin targets the lipid fraction of the plant plasma membrane to trigger immune-related responses. *Cellular Microbiology*, 2011, 13(11): 1824-1837 (doi: 10.1111/j.1462-5822.2011.01664.x).
  68. Patel H., Tscheka C., Edwards K., Karlsson G., Heerkotz H. All-or-none membrane permeabilization by fengycin-type lipopeptides from *Bacillus subtilis* QST713. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Biomembranes*, 2011, 1808(8): 2000-2008 (doi: 10.1016/j.bbamem.2011.04.008).
  69. Ongena M., Jourdan E., Adam A., Paquot M., Brans A., Joris B., Arpigny J.-L., Thonart P. Surfactin and fengycin lipopeptides of *Bacillus subtilis* as elicitors of induced systemic resistance in plants. *Environmental Microbiology*, 2007, 9(4): 1084-1090 (doi: 10.3389/fmicb.2019.02327).
  70. De Vleeschauwer D., Hüfte M. Rhizobacteria-induced systemic resistance. *Advances in Botanical Research*, 2009, 51: 223-281 (doi: 10.1016/S0065-2296(09)51006-3).
  71. Chetverikov S.P., Suleimanova L.R., Loginov O.N. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya*, 2009, 45(5): 565-570 (in Russ.).
  72. Luo S., Xu T., Chen L., Chen J., Rao C., Xiao X., Wan Y., Zeng G., Long F., Liu C., Liu Y. Endophyte-assisted promotion of biomass production and metal-uptake of energy crop sweet sorghum by plant-growth-promoting endophyte *Bacillus* sp. SLS18. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2012, 93(4): 1745-1753 (doi: 10.1007/s00253-011-3483-0).
  73. Bakker P.A.H.M., Pieterse C.M.J., van Loon L.C. Induced systemic resistance by fluorescent *Pseudomonas* spp. *Phytopathology*, 2007, 97(2): 239-243 (doi: 10.1094/PHYTO-97-2-0239).
  74. De Vleeschauwer D., Djavaheri M., Bakker P.A.H.M., Hüfte M. *Pseudomonas fluorescens* WCS374r-induced systemic resistance in rice against *Magnaporthe oryzae* is based on pseudobactin-mediated priming for a salicylic acid-repressible multifaceted defense response. *Plant Physiology*, 2008, 148(4): 1996-2012 (doi: 10.1104/pp.108.127878).
  75. Nikoo F.S., Sahebani N., Aminian H. Induction of systemic resistance and defense-related enzymes in tomato plants using *Pseudomonas fluorescens* CHAO and salicylic acid against root-knot nematode *Meloidogyne javanica*. *Journal of Plant Protection Research*, 2014, 54(4): 383-398 (doi: 10.2478/jppr-2014-0057).
  76. Lachin Mokhtarnjad, Reza Ghaderi, De Vleeschauwer D., Djavaheri M., Bakker P.A.H.M., Hüfte M. *Pseudomonas fluorescens* WCS374r-induced systemic resistance in rice against *Magnaporthe oryzae* is based on pseudobactin-mediated priming for a salicylic acid-repressible multifaceted defense response. *Plant Physiology*, 2008, 148(4): 1996-2012 (doi: 10.1104/pp.108.127878).
  77. Pavlyushin V.A., Vilko N.A., Sukhoruchenko G.I., Nefedova L.I. *Materialy 9-i Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii «Biologicheskaya zashchita rastenii — osnova stabilizatsii agroekosistem»* [Proc. 9 Int. Conf. «Biological plant protection — the basis for sustainable agroecosystems»]. Krasnodar, 2016: 504-508 (in Russ.).
  78. Novikova I.I. V sbornike: *Biologicheskie sredstva zashchity rastenii, tekhnologii ikh izgotovleniya i primeneniya* [In: Biological plant protection products, technologies for their manufacture and use]. St. Petersburg—Pushkin, 2005: 303-332 (in Russ.).

79. Golovlev E.L. *Mikrobiologiya*, 2001, 70(4): 437-443 (in Russ.)
80. Golovlev E.L. *Mikrobiologiya*, 1998, 67(2): 149-155 (in Russ.)
81. *Biologiya otdel'nykh grupp aktinomitsetov* /Pod redaktsiei N.A. Krasil'nikova [Biology of individual groups of actinomycetes. N.A. Krasil'nikov (ed.)]. Moscow, 1965 (in Russ.)
82. Zenova G.M., Zvyagintsev D.G., Manucharova N.A., Stepanova O.A., Chernov I.Yu. *Pochvovedenie*, 2016, 10: 1214-1217 (doi: 10.7868/S0032180X16100166) (in Russ.).
83. Zenova G.M., Dubrova N.S., Gracheva T.A., Kuznetsova A.I., Stepanova O.A., Chernov I.Yu., Manucharova A.S. *Vestnik Moskovskogo universiteta*, 2016, 17(4): 43-46 (in Russ.)
84. Shenin Yu.D., Novikova I.I., Kruglikova L.F., Kal'ko G.V. *Antibiotiki i khimioterapiya*, 1995, 40(5): 3-7 (in Russ.).
85. Novikova I.I., Shenin Y.D. Isolation, identification, and antifungal activity of a Gamair complex formed by *Bacillus subtilis* M-22, a producer of a biopreparation for plant protection from mycoses and bacterioses. *Applied Biochemistry and Microbiology*, 2011, 47(9): 817-826 (doi: 10.1134/S0003683811090031).
86. Shenin Yu.D., Novikova I.I., Kaminskii G.V., Ivanova I.A. *Antibiotiki i khimioterapiya*, 2001, 46(2): 10-16 (in Russ.).
87. Novikova I.I., Shenin Yu.D., Tsyplenkov A.E., Fominykh T.S., Suika P.V., Boikova I.V. *Vestnik zashchity rastenii*, 2009, 2: 3-19 (in Russ.).
88. Shenin Yu.D., Novikova I.I., Suika P.V. *Biotekhnologiya*, 2010, 2: 41-53 (in Russ.).
89. Novikova I.I. *Zashchita i karantin rastenii*, 2017, 4: 3-6 (in Russ.).
90. *Osnovnye itogi raboty Rossiiskoi akademii sel'skokhozyaistvennykh nauk za 2013 god* [The main results of the work of the Russian Academy of Agricultural Sciences, 2013]. Moscow, 2014 (in Russ.).
91. *Otchet otdeleniya sel'skokhozyaistvennykh nauk RAN o vypolnenii fundamental'nykh i poiskovykh nauchnykh issledovaniy v 2014 godu* [Report of the Department of Agricultural Sciences RAS on fundamental and exploratory research, 2014]. Moscow, 2015 (in Russ.).
92. *Otchet otdeleniya sel'skokhozyaistvennykh nauk RAN o vypolnenii fundamental'nykh i poiskovykh nauchnykh issledovaniy v 2014-2016 gg* [Report of the Department of Agricultural Sciences RAS on fundamental and exploratory research, 2014-2016]. Moscow, 2017 (in Russ.).
93. Shternshis M.V. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*, 2012, 2(18): 92-100 (in Russ.).
94. Belyakova N.A., Pavlyushin V.A. *Mat. 3-go Vserossiiskogo s"ezda po zashchite rastenii* [Proc. 3rd All-Russian Congress on Plant Protection]. St. Petersburg, 2013, t. 2: 7-10 (in Russ.).