

4
НОМЕР

БОНЦ

ISSN 2304-9081

ЭЛЕКТРОННЫЙ ЖУРНАЛ

<http://www.elmag.uran.ru>

БЮЛЛЕТЕНЬ

ОРЕНБУРГСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА УРО РАН

Paeonia hybrida Pall.
Пион гибридный (степной)
Вельмовский П.В.



2022

УЧРЕДИТЕЛЬ

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ОРЕНБУРГСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР
УРАЛЬСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

© А.В. Вальшев, 2022

УДК 579.61

А.В. Вальшев

АНТАГОНИСТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ *PSEUDOMONAS AERUGINOSA* С ДРУГИМИ МИКРООРГАНИЗМАМИ

Оренбургский федеральный исследовательский центр УрО РАН (Институт клеточного и внутриклеточного симбиоза УрО РАН), Оренбург, Россия

Pseudomonas aeruginosa является одним из наиболее распространенных видов бактерий. Находясь в составе многовидовых сообществ, псевдомонады успешно конкурируют с другими микроорганизмами. За счет продукции многочисленных соединений эти бактерии характеризуются очень широким спектром антагонистической активности. Как ризосферный микроорганизм *P. aeruginosa* защищает растение-хозяина от фитопатогенных бактерий, аско- и базидиомицетов и некоторых оомицетов (Chromista).

Ключевые слова: *Pseudomonas aeruginosa*, синегнойная палочка, антагонистическая активность, условно-патогенный микроорганизм, стимулирующие рост растений ризобактерии, защита растений, биоконтроль.

A.V. Valyshev

ANTAGONISTIC RELATIONSHIPS OF *PSEUDOMONAS AERUGINOSA* WITH OTHER MICROORGANISMS

Orenburg Federal Research Center, UB RAS (Institute for Cellular and Intracellular Symbiosis, UB RAS), Orenburg, Russia

Pseudomonas aeruginosa is one of the most widespread bacterial species. Being part of multispecies communities, pseudomonads compete successfully with other microorganisms. Due to the production of numerous compounds, these bacteria have a very wide spectrum of antagonistic activity. As a rhizospheric microorganism *P. aeruginosa* protect the host plant from phytopathogenic bacteria, asco- and basidiomycetes, and some oomycetes (Chromista).

Keywords: *Pseudomonas aeruginosa*, blue pus bacillus, antagonistic activity, opportunistic pathogen, plant growth promoting rhizobacteria, plant protection, biocontrol.

Pseudomonas aeruginosa, типовой вид рода *Pseudomonas*, является одним из наиболее распространенных видов бактерий [1]. Он встречается в воде, почве, на растениях, в организме человека и животных. *P. aeruginosa* является важным условно-патогенным микроорганизмом (известным в медицинском сообществе как «синегнойная палочка»): часто выделяется из ожоговых ран, мочи (особенно у катетеризированных пациентов), при внутрибольничной пневмонии у больных, находящихся на искусственной вентиляции легких, и у пациентов с муковисцидозом (измененные структура и функция респираторного эпителия способствуют длительной колонизации *P. aeruginosa*).

Поскольку бактерии данного вида часто находятся в составе многовидовых консорциумов (например, ризосфера растений или пищеварительный тракт человека), для успешной конкурентной борьбы необходим значительный набор факторов антагонизма. Многочисленные исследования продемонстрировали, что весь антимикробный арсенал *P. aeruginosa* относят к двум классам [2]. Первый – контакт-зависимые механизмы (системы секреции V и VI типов). Второй – контакт-независимые антимикробные факторы (таблица 1).

Таблица 1. Контакт-независимые антимикробные факторы *P. aeruginosa* [2]

Группа факторов	Примеры
Бактериоцины	Пиоцины типов S, L и M Тайлоцины типов R и F
Мелкие антимикробные молекулы	Сигнальные молекулы системы quorum sensing: N-(3-оксододеканойл)-L-гомосерин-лактон N-бутаноил-L-гомосерин-лактон 2-гептил-3-гидрокси-4-хинолон 2-(2-гидроксифенил)-тиазол-4-карбальдегид Сериновая протеаза LasA (эластаза A) Рамнолипиды Синильная кислота (HCN) Феназины: феназин-1-карбоновая кислота пиоцианин 5-метилфеназин-1-карбоксилат 1-гидроксифеназин феназин-1-карбоксамид Сидерофоры (пиовердин, пиохелин)

В качестве демонстрации спектра антагонизма культур *P. aeruginosa* можно привести результаты исследования «бактериоциногении» двух штаммов *P. aeruginosa* (AA и PA) [3]. Авторы использовали метод перевернутого агара; продукцию ингибиторов определяли на плотной питательной среде с высоким содержанием питательных веществ (на основе сердечно-мозговой вытяжки) и железodefицитной среде (среда King B, Pseudomonas F Agar; обычно используется для усиления продукции флуоресцеина и подавления образования пиоцианина). Было выявлено, что оба штамма в разной степени подавляют какие-либо из указанных в таблице 2 индикаторные культуры, от-

носящиеся к 12 семействам бактерий. Использование желездефицитной среды во многих случаях усиливало антагонизм.

Таблица 2. Микроорганизмы, чувствительные к антагонистическим штаммам *P. aeruginosa* [3]

Семейство	Вид, подвид, серовар, патовар
<i>Pseudomonadaceae</i>	<i>Pseudomonas fluorescens</i> <i>Pseudomonas fragi</i> <i>Pseudomonas putida</i> <i>Pseudomonas savastanoi</i> pv. <i>phaseolicola</i> <i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>pisi</i>
<i>Moraxellaceae</i>	<i>Acinetobacter calcoaceticus</i>
<i>Alcaligenaceae</i>	<i>Alcaligenes faecalis</i>
<i>Enterobacteriaceae</i>	<i>Citrobacter freundii</i> <i>Escherichia coli</i> <i>Klebsiella aerogenes</i> <i>Klebsiella pneumoniae</i> <i>Salmonella enterica</i> subsp. <i>arizonae</i> <i>Salmonella enterica</i> sv. <i>Typhimurium</i> <i>Shigella sonnei</i>
<i>Morganellaceae</i>	<i>Proteus vulgaris</i>
<i>Yersiniaceae</i>	<i>Serratia marcescens</i> <i>Yersinia enterocolitica</i>
<i>Vibrionaceae</i>	<i>Vibrio parahaemolyticus</i>
<i>Erythrobacteraceae</i>	<i>Novosphingobium capsulatum</i>
<i>Chromobacteriaceae</i>	" <i>Chromobacterium viscosum</i> "
<i>Staphylococcaceae</i>	<i>Staphylococcus aureus</i>
<i>Bacillaceae</i>	<i>Bacillus cereus</i>
<i>Listeriaceae</i>	<i>Listeria ivanovii</i> <i>Listeria monocytogenes</i>

Чувствительные к псевдомонадам культуры бактерий были обнаружены среди представителей *Acinetobacter baumannii* [4], *Pasteurella multocida* [5], *Listonella anguillarum* [6] и многих других видов микроорганизмов.

Бактерии вида *P. aeruginosa* являются ризосферными микроорганизмами, часто относящимися к категории PGPR (plant growth promoting rhizobacteria – стимулирующие рост растений ризобактерии). Положительный эффект этих бактерий на рост и развитие растений связан (кроме высвобождения (солюбилизация) фосфатов, синтеза фитогормонов и фиксации атмосферного азота) с биоконтролем фитопатогенных бактерий и грибов. Например, штамм *P. aeruginosa* VИН2, выделенный в провинции Цзянсу (КНР) из корневой си-

стемы томата без признаков заболевания эффективно подавляет рост бактерий *Ralstonia solanacearum* (грамотрицательные аэробные неспорообразующие палочки семейства *Burkholderiaceae*, являющиеся причиной бактериального увядания (вилта) широкого круга растений-хозяев). Антагонизм лучше выявляется при нейтральном значении pH (7); оптимальными источниками углерода и азота являются соответственно глюкоза и сульфат аммония. Антимикробная активность культуры *P. aeruginosa* VИН2 связана с системой секреции VI типа, островком HSI-I и геном *ppkA* [7].

Бактериальный ожог риса (возбудитель *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*) относится к числу наиболее вредоносных заболеваний во всем мире. Вызывает болезни многих растений: культурного риса, некоторых видов дикого риса, проса куриного и рисового, злаковых сорняков, сныти круглой и др. В странах тропической Азии потери урожая составляют от 22 до 81%, в странах с умеренным климатом – несколько ниже. Бактериальный ожог риса внесен в Список А1 Перечня Европейской и Средиземноморской организации по карантину и защите растений [8].

При тестировании 512 штаммов микроорганизмов, выделенных из ризосферы риса в пакистанской провинции Пенджаб одна культура (*P. aeruginosa* BRp3) в большей степени соответствовала критериям PGPR: в условиях *in vitro* она солюбилизирует фосфор (97 мкг/мл), синтезирует фитогормон индол-3-уксусную кислоту (гетероауксин; 30 мкг/мл) и сидерофоры (15 мг/л). Кроме того, данный изолят проявляет антагонизм в отношении *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, а также фитопатогенных аскомицетов *Fusarium verticillioides* (*F. moniliforme*) и *Neocosmospora solani* (*F. solani*). Масс-спектрометрический анализ вторичных метаболитов, ответственных за антимикробные свойства, выявил наличие в неочищенном экстракте клеток известные ранее соединения (сидерофоры – 1-гидроксифеназин, пиоцианин и пиохелин, рамнолипиды, 4-гидрокси-2-алкилхинолины), а также новые вещества – 2,3,4-тригидрокси-2-алкилхинолины и 1,2,3,4-тетрагидрокси-2-алкилхинолины. Считается, что эти метаболиты позволят бороться с бактериальным ожогом риса [9].

Фузариоз колоса, вызываемый грибом-аскомицетом *Fusarium graminearum*, является распространенным заболеванием пшеницы. Большинство злаков поражаются этой болезнью. Грибы рода *Fusarium* spp. присутствуют почти во всех почвах и на растительных остатках. При сильном развитии болезни потери урожая могут превышать 50% и более; очень сильно снижается каче-

ство зерна. Если пшеница содержит более 5% зерен, пораженных фузариозом, то содержание микотоксинов превышает допустимый для человека и животных уровень [10].

Изучение микробных сообществ ризосферы пшеницы без признаков заболевания (выращенной на богарном поле, без искусственного орошения; севооборот кукуруза-пшеница) и зараженной пшеницы (на расположенном рядом заливном поле; севооборот рис-пшеница) выявило высокое содержание псевдомонад в ризосфере растений первого поля. Выделенный штамм *P. aeruginosa* NF011 обладает широким спектром антагонистической активности, подавляя рост патогенных для пшеницы грибов (*Fusarium graminearum*, *F. tricinctum*, *F. verticillioides*, *Cladosporium cladosporioides*, *Alternaria alternata*, *Ceratobasidium cereale*), и других грибов (*Pyricularia oryzae*, *Ustilaginoidea virens*, *Sclerotinia sclerotiorum*, *Pestalotiopsis neglecta*, *Botrytis cinerea*, *Trichoderma viride*). Основное противогрибковое соединение было идентифицировано (с помощью жидкостной хроматографии с тандемной масс-спектрометрией и ядерного магнитного резонанса) как феназин-1-карбоксамид (ФКА). Взвесь бактерий ($1,0 \times 10^8$ КОЕ/мл) или ФКА в концентрации 32 мг/л полностью подавляют прорастание спор и приводят к деструкции вакуолей гиф *F. graminearum*. Синтез ФКА усиливается при температуре 20 °С, рН 6,0, наличии в среде культивирования маннита, арахисовой муки, мясного экстракта, ионов Mn^{2+} , Ca^{2+} , Fe^{2+} , Mg^{2+} и аминокислот (аргинина и лизина). При оптимизированных условиях продукция ФКА достигала значений $436,55 \pm 11,06$ мг/л, что в 4,9 раза выше продукции при базовых условиях культивирования. Также было отмечено подавление синтеза вомиотоксина дезоксиниваленола [11].

Спектр чувствительных к синегнойной палочке микроорганизмов не ограничивается перечисленными выше таксонами. В агротехнике могут быть использованы различные штаммы *P. aeruginosa*, показавшие высокую активность *in vitro* (в ряде случаев эффективность использования культур подтверждена в полевых условиях) в отношении возбудителей бактериального рака томатов (*Clavibacter michiganensis* subsp. *michiganensis*), слизистого бактериоза капусты (*Pectobacterium carotovorum*), серой гнили (*Botrytis cinerea*), чёрной парши клубней картофеля (*Rhizoctonia solani*), фитофтороза (*Phytophthora* spp.) и других заболеваний (табл. 3).

Таблица 3. Антагонистическая активность *Pseudomonas aeruginosa* в отношении фитопатогенных микроорганизмов

Штамм <i>Pseudomonas aeruginosa</i>	Источник выделения / география	Подавляемый микроорганизм			Литературный источник	
		бактерии	грибы			хромисты (оомицеты)
			аскомицеты	базидиомицеты		
VIH2	Ризосфера томата / Цзянсу, КНР	<i>Ralstonia solanacearum</i>			7	
BRp3	Ризосфера риса / Джанг, Пенджаб, Пакистан	<i>Xanthomonas oxyzae</i> pv. <i>oryzae</i>	<i>Fusarium verticillioides</i> , <i>Neocosmospora solani</i>		9	
NF011	Ризосфера пшеницы / Цзинмэнь, Хубэй, КНР		<i>Alternaria alternata</i> , <i>Botrytis cinerea</i> , <i>Cladosporium cladosporioides</i> , <i>Fusarium graminearum</i> , <i>Fusarium tricinctum</i> , <i>Fusarium verticillioides</i> , <i>Pestalotiopsis neglecta</i> , <i>Pyricularia oryzae</i> , <i>Sclerotinia sclerotiorum</i> , <i>Trichoderma viride</i> , <i>Ustilaginoidea virens</i>	<i>Ceratobasidium cereale</i>	11	
ИНК-25	Ризосфера риса / Джамму и Кашмир (Индия)		<i>Fusarium oxysporum</i>	<i>Rhizoctonia solani</i>	12	
FG106	Ризосфера томата / Хорасан-Резави (Иран)	<i>Clavibacter michiganensis</i> subsp. <i>michiganensis</i> , <i>Xanthomonas euvesicatoria</i> pv. <i>perforans</i>	<i>Alternaria alternata</i> , <i>Botrytis cinerea</i>	<i>Rhizoctonia solani</i>	<i>Phytophthora colocasiae</i> , <i>Phytophthora infestans</i>	
BTLbbc-05	Ризосфера перца чили / Бангладеш				<i>Phytophthora capsici</i>	
D4	Содержащий цинк хвост горнорудного производства / Южная Корея	<i>Burkholderia glumae</i> , <i>Pectobacterium carotovorum</i> , <i>Pseudomonas syringae</i> , <i>Ralstonia solanacearum</i> , <i>Xanthomonas oxyzae</i> pv. <i>oryzae</i>			15	
10707	Семена риса / Филиппины	<i>Acidovorax avenae</i> subsp. <i>avenae</i> , <i>Burkholderia glumae</i> , <i>Pseudomonas asplenii</i>	<i>Sarocladium oryzae</i>	<i>Rhizoctonia solani</i>	16	

Следует отметить, что известны далеко не все особенности антагонистической активности *P. aeruginosa* по отношению к другим микроорганизмам. Примером могут служить взаимодействия *P. aeruginosa* и *Mycobacterium abscessus*, которые встречаются в одних и тех же местах обитания (почва, вода) и обнаруживаются в исследуемом материале из легких у больных муковисцидозом. Используя известные мутанты *P. aeruginosa* по генам, определяющим контакт-зависимый и контакт-независимый межбактериальный антагонизм, было установлено, что в биопленках (но не в планктонных культурах) «работают» механизмы, благоприятствующие антагонизму синегнойной палочки, в том числе, по отношению к другим нетуберкулезным микобактериям (*M. smegmatis*), и не относящиеся к описанным выше вариантам [17].

Подводя итог изложенному материалу, следует отметить, что бактерии вида *P. aeruginosa* успешно конкурируют с другими микроорганизмами за счет высокой антагонистической активности. Результаты тестирования *in vitro* отдельных штаммов синегнойной палочки зависят от ряда факторов: метода определения (прямой или отсроченный антагонизм, плотная или жидкая питательная среда), технического исполнения (методы перекрестных штрихов, двойных или встречных культур, двухслойного агара, пятна на агаре, перевернутого агара и др.; совместное выращивание микроорганизмов, культивирование индикаторного штамма в присутствии стерильного супернатанта предполагаемого продуцента), состава питательной среды, условий культивирования (температура, pH, освещение и пр.) и т.д. В этой связи для результативного поиска перспективных изолятов данного таксона бактерий необходимо комбинировать различные методы определения антагонизма и разрабатывать новые подходы для оценки этого свойства бактериальных культур.

ЛИТЕРАТУРА

1. Stover C.K., Pham X.Q., Erwin A.L. et al. Complete genome sequence of *Pseudomonas aeruginosa* PAO1, an opportunistic pathogen. *Nature*. 2000. 406(6799): 959-964. doi: 10.1038/35023079.
2. Nolan L.M., Allsopp L.P. Antimicrobial weapons of *Pseudomonas aeruginosa*. *Adv. Exp. Med. Biol.* 2022. 1386: 223-256. doi: 10.1007/978-3-031-08491-1_8.
3. Freedman D.J., Kondo J.K., Willrett D.L. Antagonism of Foodborne Bacteria by *Pseudomonas* spp.: A Possible Role for Iron. *J. Food Prot.* 1989. 52(7): 484-489. doi: 10.4315/0362-028X-52.7.484.
4. Гриценко В.А., Мругова Т.М., Курлаев П.П. и др. Антагонистические взаимоотношения *Pseudomonas aeruginosa* с грамотрицательными бактериями. Бюллетень Оренбургского научного центра УрО РАН. 2016. №4. 11с. [Электр. ресурс] (URL: <http://elmag.uran.ru:9673/magazine/Numbers/2016-4/Articles/VAG-2016-4.pdf>).
5. Petkov A., Karaivanov L. Antagonistichnoto deĭstvie na *Pseudomonas aeruginosa* spriamo

- shtamove *Pasteurella multocida*. Vet. Med. Nauki. 1976. 13(8): 86-90.
6. Zhang L., Tian X., Kuang S. et al. Antagonistic Activity and Mode of Action of Phenazine-1-Carboxylic Acid, Produced by Marine Bacterium *Pseudomonas aeruginosa* PA31x, Against *Vibrio anguillarum* In vitro and in a Zebrafish In vivo Model. Front. Microbiol. 2017. 8: 289. doi: 10.3389/fmicb.2017.00289.
 7. Ge X., Wei W., Li G. et al. Isolated *Pseudomonas aeruginosa* strain VIH2 and antagonistic properties against *Ralstonia solanacearum*. Microb. Pathog. 2017. 111: 519-526. doi: 10.1016/j.micpath.2017.08.020.
 8. Егорова М.С., Игнатов А.Н., Мазурин Е.С. Усовершенствование методов диагностики возбудителя бактериального ожога риса на основе ПЦР. Вестник РУДН, сер. Агрономия и животноводство. 2014. 2: 22-27.
 9. Yasmin S., Hafeez F.Y., Mirza M.S. et al. Biocontrol of Bacterial Leaf Blight of Rice and Profiling of Secondary Metabolites Produced by Rhizospheric *Pseudomonas aeruginosa* BRp3. Front. Microbiol. 2017. 8: 1895. doi: 10.3389/fmicb.2017.01895.
 10. Болезни и вредители пшеницы. Руководство для полевого определения (2-е издание). Продовольственная и сельскохозяйственная организация Объединенных Наций. Анкара, 2018. С. 30-31.
 11. Sun X., Xu Y., Chen L. et al. The salt-tolerant phenazine-1-carboxamide-producing bacterium *Pseudomonas aeruginosa* NF011 isolated from wheat rhizosphere soil in dry farmland with antagonism against *Fusarium graminearum*. Microbiol. Res. 2021. 245: 126673. doi: 10.1016/j.micres.2020.126673.
 12. Mir M.I., Hameeda B., Quadriya H. et al. Multifarious Indigenous Diazotrophic Rhizobacteria of Rice (*Oryza sativa* L.) Rhizosphere and Their Effect on Plant Growth Promotion. Front. Nutr. 2022. 8: 781764. doi: 10.3389/fnut.2021.781764.
 13. Ghadamgahi F., Tarighi S., Taheri P. et al. Plant Growth-Promoting Activity of *Pseudomonas aeruginosa* FG106 and Its Ability to Act as a Biocontrol Agent against Potato, Tomato and Taro Pathogens. Biology (Basel). 2022. 11(1): 140. doi: 10.3390/biology11010140.
 14. Khatun A., Farhana T., Sabir A.A. et al. *Pseudomonas* and *Burkholderia* inhibit growth and asexual development of *Phytophthora capsici*. Z. Naturforsch. C. J. Biosci. 2018. 73(3-4): 123-135. doi: 10.1515/znc-2017-0065.
 15. Durairaj K., Velmurugan P., Park J.H. et al. Potential for plant biocontrol activity of isolated *Pseudomonas aeruginosa* and *Bacillus stratosphericus* strains against bacterial pathogens acting through both induced plant resistance and direct antagonism. FEMS Microbiol. Lett. 2017. 364(23). doi: 10.1093/femsle/fnx225.
 16. Xie G.L., Soad A., Swings J., Mew T.W. Diversity of Gram negative bacteria antagonistic against major pathogens of rice from rice seed in the tropic environment. J. Zhejiang Univ. Sci. 2003. 4(4): 463-468. doi: 10.1631/jzus.2003.0463.
 17. Idosa A.W., Wozniak D.J., Hall-Stoodley L. Surface dependent inhibition of *Mycobacterium abscessus* by diverse *Pseudomonas aeruginosa* strains. Microbiol. Spectr. 2022. 10(6): e0247122. doi: 10.1128/spectrum.02471-22.

Поступила 23.12.2022

(Контактная информация: **Вальшев Александр Владимирович** – кандидат медицинских наук, доцент, ведущий научный сотрудник лаборатории микробной экологии и дисбиозов Института клеточного и внутриклеточного симбиоза УрО РАН ОФИЦ УрО РАН; адрес: 460000, г. Оренбург, ул. Пионерская, 11, ИКВС УрО РАН; тел. (3532) 775417; e-mail: valyshev@esoo.ru)

REFERENCES

1. Stover C.K., Pham X.Q., Erwin A.L. et al. Complete genome sequence of *Pseudomonas aeruginosa* PAO1, an opportunistic pathogen. Nature. 2000. 406(6799): 959-964. doi:

- 10.1038/35023079.
- Nolan L.M., Allsopp L.P. Antimicrobial weapons of *Pseudomonas aeruginosa*. *Adv. Exp. Med. Biol.* 2022. 1386: 223-256. doi: 10.1007/978-3-031-08491-1_8.
 - Freedman D.J., Kondo J.K., Willrett D.L. Antagonism of Foodborne Bacteria by *Pseudomonas* spp.: A Possible Role for Iron. *J. Food Prot.* 1989. 52(7): 484-489. doi: 10.4315/0362-028X-52.7.484.
 - Gritsenko V.A., Mrugova T.M., Kurlayev P.P. et al. Antagonistic relationship *Pseudomonas aeruginosa* with gram-negative bacteria. *Bulletin of Orenburg Federal Research Center, UB RAS.* 2016. No 4. 11p. [Electronic edition] (URL: <http://elmag.uran.ru:9673/magazine/Numbers/2016-4/Articles/VAG-2016-4.pdf>).
 - Petkov A., Karaivanov L. [Antagonistic action of *Pseudomonas aeruginosa* in relation to *Pasteurella multocida* strains]. *Vet. Med. Nauki.* 1976. 13(8): 86-90.
 - Zhang L., Tian X., Kuang S. et al. Antagonistic Activity and Mode of Action of Phenazine-1-Carboxylic Acid, Produced by Marine Bacterium *Pseudomonas aeruginosa* PA31x, Against *Vibrio anguillarum* In vitro and in a Zebrafish In vivo Model. *Front. Microbiol.* 2017. 8: 289. doi: 10.3389/fmicb.2017.00289.
 - Ge X., Wei W., Li G. et al. Isolated *Pseudomonas aeruginosa* strain VIH2 and antagonistic properties against *Ralstonia solanacearum*. *Microb. Pathog.* 2017. 111: 519-526. doi: 10.1016/j.micpath.2017.08.020.
 - Egorova M.S., Ignatov A.N., Mazurin E.S. Development of diagnostic methods of bacterial blight of rice based on PCR. *RUDN Journal of Agronomy and Animal Industries.* 2014. 2: 22-27.
 - Yasmin S., Hafeez F.Y., Mirza M.S. et al. Biocontrol of Bacterial Leaf Blight of Rice and Profiling of Secondary Metabolites Produced by Rhizospheric *Pseudomonas aeruginosa* BRp3. *Front. Microbiol.* 2017. 8: 1895. doi: 10.3389/fmicb.2017.01895.
 - Wheat Diseases and Pests: A Guide for Field Identification (2nd Edition). The Food and Agriculture Organization of the United Nations. Ankara, 2018. C. 30-31.
 - Sun X., Xu Y., Chen L. et al. The salt-tolerant phenazine-1-carboxamide-producing bacterium *Pseudomonas aeruginosa* NF011 isolated from wheat rhizosphere soil in dry farmland with antagonism against *Fusarium graminearum*. *Microbiol. Res.* 2021. 245: 126673. doi: 10.1016/j.micres.2020.126673.
 - Mir M.I., Hameeda B., Quadriya H. et al. Multifarious Indigenous Diazotrophic Rhizobacteria of Rice (*Oryza sativa* L.) Rhizosphere and Their Effect on Plant Growth Promotion. *Front. Nutr.* 2022. 8: 781764. doi: 10.3389/fnut.2021.781764.
 - Ghadamgahi F., Tarighi S., Taheri P. et al. Plant Growth-Promoting Activity of *Pseudomonas aeruginosa* FG106 and Its Ability to Act as a Biocontrol Agent against Potato, Tomato and Taro Pathogens. *Biology (Basel).* 2022. 11(1): 140. doi: 10.3390/biology11010140.
 - Khatun A., Farhana T., Sabir A.A. et al. *Pseudomonas* and *Burkholderia* inhibit growth and asexual development of *Phytophthora capsici*. *Z. Naturforsch. C. J. Biosci.* 2018. 73(3-4): 123-135. doi: 10.1515/znc-2017-0065.
 - Durairaj K., Velmurugan P., Park J.H. et al. Potential for plant biocontrol activity of isolated *Pseudomonas aeruginosa* and *Bacillus stratosphericus* strains against bacterial pathogens acting through both induced plant resistance and direct antagonism. *FEMS Microbiol. Lett.* 2017. 364(23). doi: 10.1093/femsle/fnx225.
 - Xie G.L., Soad A., Swings J., Mew T.W. Diversity of Gram negative bacteria antagonistic against major pathogens of rice from rice seed in the tropic environment. *J. Zhejiang Univ. Sci.* 2003. 4(4): 463-468. doi: 10.1631/jzus.2003.0463.
 - Idosa A.W., Wozniak D.J., Hall-Stoodley L. Surface dependent inhibition of *Mycobacterium abscessus* by diverse *Pseudomonas aeruginosa* strains. *Microbiol. Spectr.* 2022. 10(6): e0247122. doi: 10.1128/spectrum.02471-22.

Образец ссылки на статью:

Вальшев А.В. Антагонистические взаимоотношения *Pseudomonas aeruginosa* с другими микроорганизмами. Бюллетень Оренбургского научного центра УрО РАН. 2022. 4: 9с. [Электр. ресурс] (URL: <http://elmag.uran.ru:9673/magazine/Numbers/2022-4/Articles/VAV-2022-4.pdf>). DOI: 10.24411/2304-9081-2022-14002