

<https://doi.org/10.21603/2074-9414-2026-2-2645>
<https://elibrary.ru/TBVLHV>

Оригинальная статья
<https://fptt.ru>

Генетические детерминанты антагонистической и ростостимулирующей активности штамма *Pantoea pleuroti*



Ю. Р. Серазетдинова¹, Н. В. Фотина¹, А. Е. Тупикин²,
Н. А. Любимова¹, Л. К. Асякина^{1,*}

¹ Кемеровский государственный университет^{ROR}, Кемерово, Россия

² Институт химической биологии и фундаментальной медицины им. Д. Г. Кнорре СО РАН^{ROR}, Новосибирск, Россия

Поступила в редакцию: 02.03.2026

Принята после рецензирования: 30.05.2026

Принята к публикации: 02.06.2026

*e-mail: alk_kem@mail.ru

© Ю. Р. Серазетдинова, Н. В. Фотина, А. Е. Тупикин,

Н. А. Любимова, Л. К. Асякина, 2026



Аннотация.

Злаковые культуры играют ключевую роль в обеспечении продовольственной безопасности, однако интенсивное применение агрохимикатов сопровождается деградацией почвенных экосистем и ростом экологических рисков. В связи с этим возрастает интерес к микробным агентам биологического контроля. Представители рода *Pantoea* рассматриваются как перспективные бактерии, стимулирующие рост растений и подавляющие фитопатогены, несмотря на это, их практическое применение требует молекулярно-генетической оценки биобезопасности и метаболического потенциала. Цель исследования – провести полногеномный анализ и биоинформатическую характеристику кластеров биосинтеза вторичных метаболитов штамма *Pantoea pleuroti* B-14756 для оценки его генетического и метаболического потенциала в качестве агента биоконтроля фитопатогенов злаковых культур.

Объектом исследования являлся штамм *P. pleuroti* B-14756, депонированный в Национальном биоресурсном центре Всероссийской коллекции промышленных микроорганизмов НИЦ «Курчатовский институт» (Москва, Россия). Полногеномное секвенирование выполняли на платформах MGISEQ-2000 и Polyseq One. Сборку генома *de novo*, полировку и аннотацию осуществляли с использованием биоинформатических инструментов Flye, Raven, TruSeq, Medaka, Polypolish, POLCA, BUSCO, Bakta и antiSMASH.

В результате секвенирования и сборки получен геном *P. pleuroti* B-14756 размером 4 735 406 п.н. с GC-составом 53 %. Аннотация генома выявила 4416 кодирующих последовательностей, 7 кластеров рРНК и 78 тРНК. С использованием antiSMASH идентифицировано 9 кластеров биосинтеза вторичных метаболитов, включая кластеры, ассоциированные с синтезом азобактина, десферриоксамина Е и каротиноидов. Азобактин и десферриоксамина Е обладают способностью к связыванию, хелатированию и последующему импорту ионов железа, тогда как каротиноиды выполняют антиоксидантную функцию, защищая клетку от активных форм кислорода в стрессовых условиях.

Обнаружение у *P. pleuroti* B-14756 биосинтетических кластеров вторичных метаболитов (NRPS, RiPP, фосфонатных и терпеновых путей) подтверждает выраженный антагонистический потенциал штамма и перспективность применения в биологическом контроле фитопатогенов.

Ключевые слова. *Pantoea pleuroti*, биологический контроль, вторичные метаболиты, полногеномное секвенирование, биоинформатический анализ, сидерофоры, антагонистическая активность

Финансирование. Исследование выполнено в рамках гранта Российского научного фонда по теме научного проекта «Новые бактериальные штаммы рода *Pantoea* в повышении устойчивости злаковых культур к фитопатогенам» (№ 25-16-20076) при финансовой поддержке Российского научного фонда (соглашение № 25-16-20076 от 17.04.2025 г.) и Министерства образования Кузбасса (соглашение № 01/2025 от 10.04.2025 г.).

Для цитирования: Серазетдинова Ю. Р., Фотина Н. В., Тупикин А. Е., Асякина Л. К., Любимова Н. А. Генетические детерминанты антагонистической и ростостимулирующей активности штамма *Pantoea pleuroti*. Техника и технология пищевых производств. 2026. Т. 56. № 2. С. 234–246. <https://doi.org/10.21603/2074-9414-2026-2-2645>

Genetic Determinants of Antagonistic and Growth-Stimulating Activity of *Pantoea pleuroti*



Yuliya R. Serazetdinova¹, Natalya V. Fotina¹,
Alexey E. Tupikin², Nadezhda A. Lyubimova¹, Lyudmila K. Asyakina^{1,*}

¹ Kemerovo State University^{ROR}, Kemerovo, Russia

² Institute of Chemical Biology and Fundamental Medicine SB RAS^{ROR}, Novosibirsk, Russia

Received: 02.03.2026

Revised: 30.05.2026

Accepted: 02.06.2026

*e-mail: alk_kem@mail.ru

© Yu.R. Serazetdinova, N.V. Fotina, A.E. Tupikin, N.A. Lyubimova,
L.K. Asyakina, 2026



Abstract.

Cereals are crucial to food security, but intensive agrochemical farming depletes soil ecosystems and increases environmental risks. In this regard, microbial biological control agents hold great promise. The bacterial genus *Pantoea* stimulates plant growth and suppresses phytopathogens. However, its practical application requires a molecular genetic assessment of its biosafety and metabolic potential. A genome-wide bioinformatic analysis of the biosynthesis of *Pantoea pleuroti* B-14756 secondary metabolites was conducted to assess its genetic and metabolic potential as a biocontrol agent for phytopathogens of cereal crops.

The strain of *P. pleuroti* B-14756 was obtained from the National Bioresource Center at the Kurchatov Institute (Moscow, Russia). Genome-wide sequencing was performed on the MGISEQ-2000 and Polyseq One platforms. The genome was assembled de novo, polished, and annotated using the following bioinformatics tools: Flye, Raven, Tricycler, Medaka, Polypolish, POLCA, BUSCO, Bakta, and antiSMASH.

The sequencing and assembly yielded the *P. pleuroti* B-14756 genome with a size of 4,735,406 bp and a GC content of 53%. The genome annotation revealed 4,416 coding sequences, seven rRNA clusters, and 78 tRNAs. The antiSMASH analysis revealed nine clusters of secondary metabolite biosynthesis, including clusters associated with the synthesis of aerobactin, desferrioxamine E, and carotenoids. Aerobactin and desferrioxamine E demonstrate the ability to bind, chelate, and subsequently import iron ions, while carotenoids perform an antioxidant function, protecting the cell from reactive oxygen species under stressful conditions.

P. pleuroti B-14756 was proved to possess biosynthetic clusters of secondary metabolites (including NRPS, RiPP, phosphonate, and terpene pathways). This finding confirms the pronounced antagonistic potential of the strain and its promising application in the biological control of phytopathogens.

Keywords. *Pantoea pleuroti*, biological control, secondary metabolites, whole-genome sequencing, bioinformatics analysis, siderophores, antagonistic activity

Funding. The study was carried out within the framework of a grant from the Russian Science Foundation on the scientific project «New bacterial strains of the genus *Pantoea* in increasing the resistance of cereal crops to phytopathogens» (№. 25-16-20076) with the financial support of the Russian Science Foundation (agreement №. 25-16-20076 dated 04/17/2025) and the Ministry of Education of Kuzbass (agreement №. 01/2025 dated 04/10/2025).

For citation: Serazetdinova YuR, Fotina NV, Tupikin AE, Lyubimova NA, Asyakina LK. Genetic Determinants of Antagonistic and Growth-Stimulating Activity of *Pantoea pleuroti*. Food Processing: Techniques and Technology. 2026;56(2):234–246. (In Russ.) <https://doi.org/10.21603/2074-9414-2026-2-2645>

Введение

Сельское хозяйство выступает как стратегически значимая отрасль экономики, обеспечивающая удовлетворение базовых физиологических потребностей населения и поддержание продовольственной безопасности государств [1, 2]. Злаковые культуры, включая пшеницу, ячмень, рис и другие виды, формируют фундамент глобальной продовольственной системы, представляя собой основные источники углеводов, белков и ряда микронутриентов для человека, а также ключе-

вые компоненты кормовой базы животноводства [3]. Их устойчивое производство напрямую определяет стабильность агропродовольственных рынков и социально-экономическое развитие сельских территорий.

Пшеница относится к числу наиболее широко возделываемых сельскохозяйственных культур в мире (площадь посевов превышает 218 млн га) и характеризуется высоким уровнем международного товарооборота, превосходящим показатели большинства других культур. Она является одним из ведущих источников

питательных веществ примерно для 40 % населения планеты и покрывает около 20 % суточной потребности человека в белке и калориях [4, 5]. В структуре продовольственного обеспечения развивающихся стран пшеница занимает второе место после риса. При этом, по оценкам, около 80 млн сельхозпроизводителей напрямую зависят от ее возделывания как основного источника дохода и занятости.

В условиях глобальных климатических изменений, деградации природных ресурсов и роста численности населения достижение продовольственной безопасности рассматривается как одна из приоритетных задач XXI в. [6]. С учетом возрастающей роли зерновых культур в формировании продовольственных и кормовых ресурсов, увеличение производства пшеницы и ячменя должно осуществляться с соблюдением принципов экологической и экономической устойчивости. Реализация данной задачи предполагает внедрение научно обоснованных систем управления агроэкосистемами, направленных на оптимизацию почвенных процессов, рациональное использование водных и питательных ресурсов, а также снижение антропогенной нагрузки на окружающую среду.

Агрохимические препараты представляют собой результат реализации высокотехнологичных решений в растениеводстве, основывающихся на применении минеральных удобрений и пестицидов для управления продуктивностью сельскохозяйственных культур [7, 8]. В странах с развивающейся экономикой их применение носит масштабный характер, что обусловлено интенсификацией сельскохозяйственного производства и ориентацией на достижение максимально возможных показателей урожайности. Начиная со второй половины XX в. пестициды и агрохимические препараты стали неотъемлемым элементом глобальной аграрной системы, обеспечив существенное повышение продуктивности культур и увеличение объемов производства продовольствия [9]. Вместе с тем продолжающийся рост численности населения увеличивает потребность в дальнейшем наращивании производства сельскохозяйственной продукции.

Системное применение химических средств защиты растений для контроля вредителей и возбудителей болезней сельскохозяйственных культур создает значительные риски для здоровья человека и состояния окружающей среды. Избыточное использование данных соединений сопровождается как краткосрочными токсикологическими эффектами, так и долгосрочными неблагоприятными последствиями, проявляющимися в деградации экосистем и накоплении устойчивых загрязнителей. В последние годы проблема деградации почв все чаще характеризуется в научной литературе как «глобальная пандемия», что подчеркивает ее транснациональный и системный характер [10, 11].

Деградация земель и почвенного покрова включает комплекс взаимосвязанных процессов: утрату плодородного слоя, водную и ветровую эрозию, вторичное

засоление, закисление, уплотнение, а также снижение биологической активности и структуры почвы. Степень выраженности последствий и потенциал восстановления агроландшафтов во многом определяются природой и интенсивностью деградационных процессов. При этом эрозия и засоление относятся к числу наиболее тяжелых форм деградации, поскольку приводят к существенному снижению продуктивности земель, экономическим потерям и, в ряде случаев, к вынужденному отказу от их дальнейшего сельскохозяйственного использования либо к значительному увеличению затрат на поддержание урожайности. Наиболее остро данные процессы проявляются в густонаселенных аграрных регионах с высокой степенью антропогенной нагрузки на почвенные ресурсы [10, 12].

Микробные средства биологического контроля рассматриваются как экологически ориентированная альтернатива синтетическим пестицидам для защиты сельскохозяйственных культур от фитопатогенов и фитопатогенных микроорганизмов [13]. Особую значимость представляют бактерии ризосферы, обладающие способностью стимулировать рост и развитие растений и объединяемые в группу ризобактерий [14]. Их практическое применение в агроэкосистемах обусловлено комплексным воздействием на растение, включающим фитостимулирующий эффект, улучшение минерального питания, а также реализацию механизмов биологического контроля возбудителей болезней. Установлено, что ассоциации растений с ризобактериями способствуют повышению фитосанитарного статуса посевов, усилению роста и продуктивности, подавлению патогенной микрофлоры, повышению доступности элементов питания и эффективности их усвоения [15, 16].

В условиях глобальной проблемы нерационального и избыточного применения химических средств защиты растений биопрепараты приобретают все большее значение в системе устойчивого земледелия. По сравнению с традиционными химическими пестицидами биопестициды отличаются более благоприятным экологическим профилем и пониженным уровнем токсикологической нагрузки на окружающую среду. Способность одновременно стимулировать рост растений и ингибировать развитие фитопатогенов определяет важную роль в современных технологиях растениеводства. Биологические препараты могут опосредованно усиливать продуктивность культур за счет регуляции микробных сообществ и прямого подавления возбудителей заболеваний [17, 18].

Биологический контроль болезней растений в настоящее время рассматривается как перспективное технологическое решение, направленное на минимизацию пестицидной нагрузки путем частичного или полного отказа от применения химических средств защиты. За последние десятилетия идентифицированы и детально охарактеризованы многочисленные таксоны полезных бактерий, ассоциированных с растениями, в т. ч. представителей рода *Pantoea*. Многие из этих

микроорганизмов формируют устойчивые симбиотические или ассоциативные связи с растениями-хозяевами. Почвенные бактерии могут колонизировать ризосферу, заселять поверхность корней в качестве эпифитов либо проникать во внутренние ткани растения как эндофиты. Защитное действие полезных бактерий реализуется посредством различных механизмов: конкуренции с фитопатогенами за субстраты и экологические ниши, продукции антимикробных метаболитов с фунгицидной или бактерицидной активностью, а также индукции локальной или системной устойчивости растений к инфекционным агентам [19, 20].

Бактерии рода *Pantoea* относятся к семейству *Enterobacteriaceae* и включают множество видов, что отражает их высокое генетическое и функциональное разнообразие [21]. Они имеют палочковидную форму, грамотрицательны и образуют колонии желтого цвета. В настоящее время идентифицировано около 20 различных видов *Pantoea* со сходными фенотипическими признаками [22]. Данный род привлекает все больше внимания благодаря своему биотехнологическому потенциалу, особенно в контексте стимуляции роста растений. Некоторые штаммы инициируют рост растений, используя такие механизмы, как растворение фосфатов, фиксация азота, синтез фитогормонов и сидерофоров [23, 24]. Кроме того, штаммы повышают устойчивость растений к стрессу, вызванному засухой [25]. Отдельные представители способны устанавливать симбиотические связи с растениями, способствуя их росту и развитию. Вследствии собственного разнообразия и универсальности *Pantoea* применяются в различных областях биотехнологии, включая биоремедиацию гербицидов и других токсичных соединений [20].

Биотехнологический потенциал рода *Pantoea* распространяется также на его применение в качестве биоинокулянта и агента биологического контроля, обеспечивающего противодействие патогенам злаковых культур и стимуляцию врожденного иммунитета растений [25, 26]. Механизмы антагонистической активности представителей рода *Pantoea* включают прямой антагонизм, а также стимулирование индуцированной системной резистентности растений как независимо, так и синергически. В этих механизмах участвует множество секретируемых соединений: летучие органические соединения, антимикробные вещества, антибиотики, биосурфактанты, экзополисахариды, а также индукция системной устойчивости у растений [19, 27, 28]. Отдельные виды обладают способностью синтезировать фитогормоны [29]. Ряд исследований продемонстрировал выраженную антагонистическую активность *Pantoea* в отношении грибов рода *Fusarium*, являющихся одними из основных возбудителей фузариозов колоса и корневых гнилей [30–32]. Например, S. Xu *et al.* [31] обнаружили, что штамм *P. agglomerans* ZJU23 ингибировал рост фитопатогена *F. graminearum* за счет продуцирования гербики-

лина А, что подтверждает способность представителей рода *Pantoea* синтезировать вторичные метаболиты с выраженной антагонистической активностью в отношении фитопатогенов грибной природы. В работе [33] также показано, что штаммы *P. agglomerans* подавляли развитие *F. culmorum* и *F. avenaceum*, вызывающих заболевания зерновых культур.

Летучие органические соединения, выделяемые *Pantoea* sp., способны ингибировать развитие таких фитопатогенов, как *Alternaria alternata*, *Septoria lycopersici* и *Corynespora cassiicola* [34]. Согласно литературным данным, наиболее выраженными антимикробными свойствами обладают 3-метилбутанол и 2-нонанол. Известно, что производные бензола, в частности *p*-ксилол, продуцируемые *Pantoea* sp. Dez632, снижали подвижность *Bacillus pumilus* – возбудителя гнили корней свеклы [35]. Аналогичным образом летучие органические соединения, продуцируемые несколькими штаммами *P. agglomerans*, проявляли прямой антагонизм в отношении *Monilia fructigena* и *M. laxa* [36].

Способность ингибировать развитие фитопатогенов сельскохозяйственных культур проявляли и другие представители рода *Pantoea* как в условиях *in vitro*, так и *in vivo*. Антимикробные соединения *P. ananatis* защищали плоды томатов от *Botrytis cinerea* [37], а также ингибировали развитие пирикулярриоза, вызванного *Pyricularia oryzae* [38]. Данные характеристики подчеркивают потенциал *Pantoea* для устойчивого управления сельскохозяйственными культурами и обеспечения продовольственной безопасности.

Помимо антагонизма в отношении микромицетов, представители рода *Pantoea* проявляют активность против бактериальных фитопатогенов злаковых культур. Штаммы *P. agglomerans* ингибировали рост *Xanthomonas translucens* – возбудителя бактериальной полосатости листьев пшеницы – за счет продукции антимикробных метаболитов и сидерофоров [39]. Другие представители рода, в т. ч. *P. ananatis*, также демонстрируют антагонистическую активность в отношении *Xanthomonas* [40, 41].

Таким образом, накопленные данные свидетельствуют о том, что представители рода *Pantoea* являются антагонистами фитопатогенов сельскохозяйственных культур. Антагонистические свойства обусловлены подавлением роста патогенов в ризосфере и тканях растений. Кроме того, демонстрируется их способность ингибировать развитие грибов рода *Fusarium* и других фитопатогенов благодаря продуцированию антимикробных соединений.

Вместе с тем антагонистическая активность, наблюдаемая у представителей рода *Pantoea*, требует молекулярного обоснования. В этой связи особый интерес представляет анализ генных кластеров, ответственных за синтез вторичных метаболитов. Наличие соответствующих биосинтетических генных кластеров (NRPS, PKS, RiPPs и др.) определяет потенциал *Pantoea* как агентов биологической защиты. Геномный анализ

позволяет осуществлять целенаправленный поиск и отбор перспективных штаммов, способных синтезировать новые или малоизученные антимикробные соединения. Это создает теоретическую основу для разработки биопрепаратов на основе представителей рода *Pantoea*.

Цель исследования – провести полногеномный анализ и биоинформатическую характеристику клас- теров биосинтеза вторичных метаболитов штамма *Pantoea pleuroti* B-14756 для оценки его генетического и метаболического потенциала в качестве агента био- контроля фитопатогенов злаковых культур.

Объекты и методы исследования

В работе использовали штамм, выделенный на на- чальном этапе исследования, депонированный в Нацио- нальном биоресурсном центре Всероссийской коллек- ции промышленных микроорганизмов НИЦ «Курчатов- ский институт» (Москва, Россия) как *Pantoea pleuroti* под номером B-14756. Данный штамм образует круг- лые колонии желтого цвета диаметром в среднем 1 мм с приподнятым профилем, ровным краем и глянцевой фактурой. Клетки представляют собой грамтрицатель- ные бациллы со средним размером (0,716×0,352 мкм). B-14756 ферментирует адонитол, L-пирролидонил- ариламидазу, β-галактозидазу, D-глюкозу, D-маннитол, D-маннозу, D-сорбит, сахарозу, D-трегалозу, малонат, 5-кето-D-глюконат, β-N-ацетилгалактозаминидазу, фос- фатазу и кумарат. Штамм ингибирует рост *Fusarium graminearum* F-877 (диаметр зоны ингибирования составляет в среднем 62 мм), *Bipolaris sorokiniana* F-529 (80 мм), *Erwinia rhapontici* B-9292 (16 мм), *Xan- thomonas campestris* B-4102 (25 мм). Кроме того, штамм продуцирует сидерофоры (53,1 %), синтезирует ин- долил-3-уксусную (5,64 мг/мл) и гиббереллиновую (284,3 мкг/мл) кислоты, а также кинетин (9,46 мкг/мл). *P. pleuroti* B-14756 фиксирует атмосферный азот (680 мкг/мл), солибилизирует фосфаты (102,3 мкг/мл), калий и цинк. Отмечена способность штамма обра- зовывать биопленки [42]. Геномное секвенирование штамма *P. pleuroti* B-14756 было выполнено в Центре коллективного пользования «Геномика» (ИХБФМ СО РАН, Новосибирск, Россия).

Количество выделенной из бактериальных кле- ток ДНК с помощью набора ZymoBIOMICS DNA Miniprep Kit (Zymo Research, США) измеряли на спек- трофотометре Nanodrop (Thermo Scientific, США) и флуориметре Qubit (Invitrogen, США) [43].

Для полногеномного секвенирования на платформе MGISEQ бактериальную ДНК подвергали фрагмен- тации методом ультразвука на Covaris S2 (Covaris, США) с последующей обработкой РНКазой А (Thermo Scientific, США). Подготовку ДНК-библиотек осу- ществляли с использованием наборов NEBNext Ultra II DNA library prep kit (New England BioLabs, США) и NEBNext Multiplex Oligos (New England BioLabs, США) [44]. Полученное распределение длин фрагмен-

тов в диапазоне 200–700 п.н. соответствовало специ- фикациям платформы MGISEQ-2000. Качественный анализ библиотек проводили методом капиллярного электрофореза на Qsep100 (BiOptic, Тайвань) с помо- щью набор F3 Fast Cartridge (BiOptic, Тайвань), коли- чественную оценку – флуориметрическим методом на Qubit (Invitrogen, США). После эквимольного объединения ДНК-библиотек секвенирование выпол- няли на системе MGISEQ-2000 (MGI Tech, Китай) с использованием реагентов DNBSEQ-G400RS High- throughput Sequencing Set (MGI Tech, Китай) с обеих сторон длиной 100 нуклеотидов согласно протоко- лам производителя.

Подготовку ДНК-библиотек для полногеномного секвенирования на платформе Polyseq осуществляли на основе выделенной бактериальной ДНК с использо- ванием коммерческих наборов Barcode Library Prepara- tion Kit и Ligation Barcode Kit (Polyseq Biotech, Китай). Полученные библиотеки смешивали в эквимольном соотношении. Секвенирование реализовывали на сис- теме Polyseq One с применением проточных ячеек PolyseqCell Sequencing Chip (Polyseq Biotech, Китай).

При секвенировании на платформе MGISEQ-2000 получено 1,7 млн коротких прочтений общим объемом 170 Мб. Секвенирование на платформе Polyseq One обеспечило 166,4 тыс. длинных прочтений суммарным объемом 1753 Мб. Итоговый объем данных являлся достаточным для проведения *de novo* сборки генома *P. pleuroti* B-14756.

Для сборки *de novo* и функциональной аннотации генома первичную фильтрацию длинных прочтений, полученных на платформе Polyseq One, проводили с помощью программного обеспечения Filtlong v0.2.1¹. Для реконструкции геномной последовательности применяли сравнительный подход с использованием ассемблеров Flye v2.9.2 [45], Minipolish v0.1.3 [46] и Raven v1.8.1². Сборки подвергали кластеризации, выравниванию и генерации консенсусной последова- тельности с помощью инструмента Truicycler v0.5.4 [47]. Последующее исправление ошибок в геноме проводили в несколько этапов. Сначала использовали программу Medaka v1.7.2³, которая применяет длинные прочтения Polyseq One. Далее выполняли полировку с использо- ванием коротких прочтений платформы MGISEQ путем последовательного применения алгоритмов Polypolish v0.5.0 [48] и POLCA v4.1.0 [49]. Подготовка коротких прочтений включала фильтрацию по качеству (QV > 20) и удаление адаптерных последовательно- стей в Cutadapt v5.0 [50], а также исправление ошибок секвенирования с помощью SPAdes v4.0.0 [51] в режиме --only-error-correction.

¹ Filtlong. URL: <https://github.com/rrwick/Filtlong> (дата обращения 02.02.2026).

² Raven. URL: <https://github.com/lbcb-sci/raven> (дата обращения 02.02.2026).

³ Medaka. URL: <https://github.com/nanoporetech/medaka> (дата обра- щения 02.02.2026).

Оценку полноты и достоверности полученной сборки генома проводили посредством анализа однокопийных ортологов с помощью инструмента BUSCO v5.5.0 [52]. Структурную и функциональную аннотацию генома осуществляли с использованием Bakta v1.11.4 [53], которая обеспечивает комплексную идентификацию генов и регуляторных элементов. Идентификацию таксономической принадлежности штамма на основе филогеномного анализа выполняли с помощью GTDB-tk v2.4.1 и базы данных GTDB r220.0 [54].

Результаты и их обсуждение

Полногеномное секвенирование – базовый этап исследования, позволяющий определить первичную нуклеотидную последовательность ДНК для последующего биоинформатического анализа. Данный подход обеспечивает идентификацию функциональных кластеров генов, выступающих генетическими факторами физиологических свойств микроорганизмов и их потенциала к синтезу вторичных метаболитов.

Спектрофотометрический анализ показал классический спектр поглощения ДНК (130 нг/мкл и 4,5 мкг), выделенной из *Pantoea pleuroti* B-14756, что говорит о достаточном качестве и количестве выделенной ДНК для создания из нее библиотек.

Критическим параметром, определяющим эффективность нанопорового секвенирования, является длина формируемых прочтений. Распределение длин нуклеотидных прочтений, полученных на платформе Polyseq one для *P. pleuroti* B-14756, представлено на рисунке 1. Доля прочтений, длина которых превышает 10 000 нт, составляет более трети от общего пула. Такая протяженность фрагментов, как правило, служит достаточным условием для успешной сборки кольцевой бактериальной хромосомы в процессе сборки *de novo*.

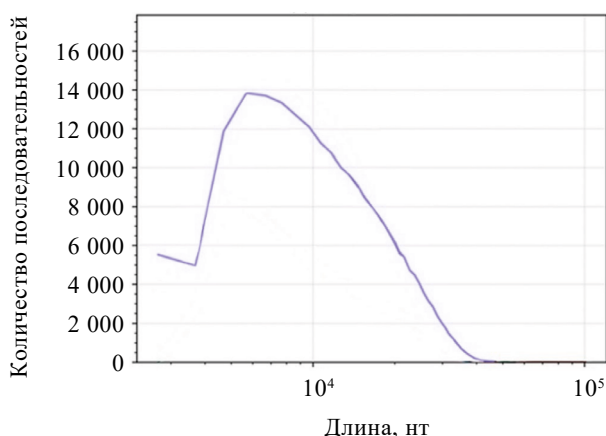


Рисунок 1. Распределение длин нуклеотидных прочтений для *Pantoea pleuroti* B-14756

Figure 1. Nucleotide reading lengths for *Pantoea pleuroti* B-14756

Полученные на платформе Polyseq One длинные прочтения подвергали фильтрации по качеству посредством инструмента Filtlong, после чего использовали для сборки генома *de novo* параллельно три программных алгоритма (ассемблера): Flye, Minipolish и Raven. Для верификации и консолидации результатов сборки задействовали TruSeq, в рамках которого полученные наборы контигов проходили процедуру кластеризации, множественного выравнивания и последующей генерации итоговой консенсусной последовательности генома.

Поскольку точность первичных данных, генерируемых на платформах секвенирования длинных фрагментов типа Polyseq, остается существенно ниже, чем у систем Illumina и MGI, процедура сборки включала этап двухстадийной полировки последовательности генома. Данная процедура направлена на исправление систематических ошибок и повышение итоговой точности сборки.

Первый этап полировки выполнялся на основе длинных прочтений Polyseq с использованием алгоритма Medaka. На втором этапе проводили гибридную коррекцию с помощью программных инструментов Polypolish и POLCA, использующих предварительно подготовленные на платформе MGISEQ прочтения. Подготовка прочтений на MGISEQ включала фильтрацию по порогу качества $Q > 30$ и одновременное удаление адаптерных последовательностей программой Cutadapt. Согласно полученным данным, доля прочтений с качеством выше $Q > 30$ составила более 70 % от общего объема данных. Геном до исправления ошибок составлял 4 734 187 п.н., после – 4 735 406 п.н. В результате исправления ошибок отредактировано более 1000 вариантов, при этом длина генома увеличилась на 1219 пар нуклеотидов.

Верификацию полноты и качества полученной геномной сборки проводили с использованием программного обеспечения BUSCO. В ходе анализа в геноме исследуемого штамма были идентифицированы все 124 целевых маркерных гена, характерных для данной таксономической группы. Стопроцентная представленность универсальных однокопийных ортологов свидетельствует о высокой степени полноты, структурной целостности и достоверности реконструированной последовательности генома. Далее провели аннотацию собранного генома с помощью программы Bakta. Значение GC-состава составило 53 %. Количество предсказанных кодирующих последовательностей (CDS) – 4416, кластеров рРНК – 7, а тРНК – 78.

Для оценки генетического потенциала штамма *P. pleuroti* B-14756 к продукции веществ, обладающих антагонистической активностью, провели поиск кластеров генов вторичных метаболитов с использованием платформы antiSMASH версии 8.0.4. Данная платформа является стандартным инструментом для высокоточной идентификации и функциональной аннотации кластеров в геномах бактерий и грибов. Анализ проводили

на основе геномной последовательности в формате GenBank [55]. Результаты идентификации кластеров представлены на рисунке 2 и в таблице 1.

В геноме *P. pleuroti* B-14756 идентифицированы кластеры генов, отвечающие за продукцию аэробактина, десферриоксамина Е и каротиноида. Аэробактин и десферриоксмин Е представляют собой сидерофоры, обеспечивающие эффективное хелатирование и транспорт ионов железа [56]. Каротиноид выполняет функцию антиоксиданта, защищая клеточные структуры от окислительного стресса и способствуя адаптации штамма к воздействию низких температур [57].

Нерибосомные пептид-синтетазы (NRPS) – мульти-модулярные ферменты или ферментные комплексы

бактерий и грибов, канализующие синтез важных пептидных продуктов из различных стандартных и непротеиногенных аминокислотных субстратов, которые обладают антибактериальной активностью (например циклоспорин, ванкомицин и даптомицин) [58, 59].

Нерибосомальные пептидсинтетазы и поликетид-синтетазы, присутствующие в бактериях и грибах, являются основными многомодульными ферментными комплексами, синтезирующими вторичные метаболиты, такие как фармакологически важные антибиотики и сидерофоры. Каждый из модулей NRPS активирует различные аминокислоты или арильные кислоты, после чего происходит их конденсация для синтеза линейного или циклического природного продукта [60].

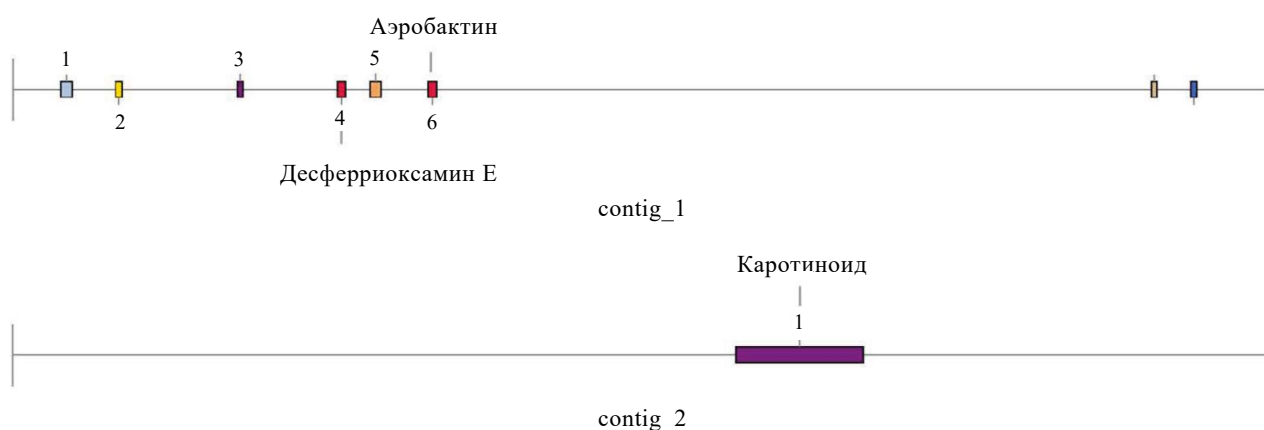


Рисунок 2. Кластеры генов биосинтеза вторичных метаболитов, идентифицированные в геноме *Pantoea pleuroti* B-14756

Figure 2. Gene clusters identified in *Pantoea pleuroti* B-14756

Таблица 1. Кластеры генов биосинтеза вторичных метаболитов, идентифицированные в геноме *Pantoea pleuroti* B-14756

Table 1. Clusters of genes responsible for biosynthesis of secondary metabolites identified in *Pantoea pleuroti* B-14756

Регион	Тип	Расположение на геноме, п.н.	Длина кластера, п.н.	Уровень сходства	Похожий известный кластер	Сравнение с базой MiBIG	Оценка сходства	Организм
contig_1								
1	NRPS-phosphonate	178861–221770	42910	–	–	BGC0001859.4	0,36	–
2	azole-containing RiPP	385334–411598	26265	–	–	BGC0001285.5	0,31	–
3	terpene-precursor	843533–864432	20900	–	–	BGC0001361.3	0,50	–
4	Nl-siderophore	1221400–1251751	30352	Высокий	Десферриоксмин Е	BGC0001572.3	0,85	<i>Pantoea agglomerans</i>
5	T3PKS	1343632–1384750	41119	–	–	BGC0001987.2	0,49	–
6	Nl-siderophore	1560968–1593373	32406	Высокий	Аэробактин	BGC0001499.5	0,90	<i>Pantoea ananatis</i>
7	hserlactone	4279712–4300344	20633	–	–	BGC0001928.2	0,46	–
8	redox-cofactor	4430571–4452736	22166	–	–	BGC0001440.5	0,41	–
contig_2								
1	terpene	146666–172427	25762	Высокий	Каротиноид	BGC0000638.3	0,89	<i>Pantoea ananatis</i>

Данные ферменты продуцируются некоторыми бактериями, например *Bacillus subtilis* и *Pseudomonas fluorescens*, и оказывают положительное влияние на биоконтроль болезней растений [61]. Андририд – антибиотик, продуцируемый *Pantoea*, представляет собой псевдопептид, синтезируемый посредством гибридного пути NRPS-PKS [62].

Некоторые молекулы нерибосомальных пептидов (NRP) обладают сильными антимикробными свойствами против бактериальных и грибковых патогенов растений и могут быть высокоспецифичными по своей активности, а также нацеленными на определенные виды или штаммы бактерий, что делает их многообещающей альтернативой антибиотикам широкого спектра действия, которые подвержены развитию антибиотикорезистентности [61].

Фосфонат – органофосфорное соединение, содержащее прямую углерод-фосфорную связь вместо более известной связи фосфатных эфиров [63]. Фосфонатно-связанный генный кластер PHN отвечает за высвобождение биологически доступного фосфата через бактериальное разложение фосфонатов. Штамм *P. agglomerans* P5 несет несколько генов *phn*, что свидетельствует о способности гидролизовать фосфонат до фосфата и алкана. Кроме того, геном данного штамма кодирует *phnA*, необходимый для деградации фосфоноацетата.

Фосфонатные соединения в бактериальных системах часто выполняют антибактериальную функцию либо участвуют в межмикробной конкуренции. В этом контексте потенциальное присутствие генных кластеров, отвечающих за синтез фосфоната, у штаммов *Pantoea* может рассматриваться как дополнительный фактор антагонистического потенциала.

Рибосомально синтезированные посттрансляционно модифицированные пептиды (RiPP) представляют собой быстро растущий класс природных соединений с разнообразной биологической активностью [64]. Линейные пептиды, содержащие азолины, составляют подкласс RiPP, демонстрирующих выдающееся разнообразие механизмов действия. В исследовании [64] сообщается об открытии фазолицина – рибосомально синтезируемого пептида, относящегося к классу линейных пептидов, содержащих азолины. Авторы предполагают, что узкоспектральная антибактериальная активность фазолицина против ризобий может служить отправной точкой для разработки средств биоконтроля, которые можно использовать, например для борьбы с патогенными штаммами *Agrobacterium* или с инокулянтами ризобия для бобовых культур, способными конкурировать с эндогенными штаммами *Rhizobium*. Фазолицин, активный против различных бактерий семейства *Rhizobiales*, включая несколько фитопатогенов, таких как *Agrobacterium tumefaciens* и *A. rhizogenes*, интересен не только своим своеобразным способом взаимодействия с рибосомой, но и как потенциальный агент биоконтроля в сельском хозяйстве.

В бактериях рода *Pantoea* обнаружены кластеры генов, детерминирующие синтез терпенов. Терпеноиды – наиболее распространенные вторичные метаболиты в растениях, насчитывающие примерно 25 000 соединений [65]. Структурно терпены состоят из одной или нескольких пятиуглеродных единиц и подразделяются на сесквитерпены, монотерпены, дитерпены, тритерпены, тетратерпены и политерпены в зависимости от количества пятиуглеродных единиц. Монотерпены и сесквитерпены являются важными компонентами летучих соединений, продуцируемых растениями, и играют значительную роль во взаимодействии и защитных реакциях между растениями, микроорганизмами и животными.

Терпеноиды важны для фотосинтеза растений, регулируя рост и развитие, опыление и устойчивость к внешним биотическим или абиотическим стрессам [66]. Например, тетратерпен-каротин способен поглощать и передавать световую энергию, а некоторые важные гормоны растений (абсцизовая кислота, брассинолид и гиббереллин) выступают производными терпенов, которые могут влиять на рост и развитие растений.

Геномный анализ представителей рода *Pantoea* свидетельствует о наличии функционирующих изопреноидных путей, обеспечивающих синтез терпеновых предшественников и производных соединений, имеющих адаптационное значение в фитобиоме. У ряда штаммов идентифицирован каротиноидный кластер (*crtE–crtB–crtI–crtY*), кодирующий ферменты биосинтеза С40-терпеноидов через образование гернилгернилпирофосфата. Функциональная значимость данного пути продемонстрирована на примере *Pantoea* sp. YR343: мутанты, дефектные по каротиноидному биосинтезу, характеризовались сниженной устойчивостью к окислительному стрессу, нарушением формирования биопленки и уменьшением эффективности колонизации корней растений, что подтверждает участие терпеноидных метаболитов в обеспечении экологической компетентности штамма в ризосфере [67]. Дополнительные данные, полученные при сравнительном протеомном анализе каротиноид-дефицитных мутантов, свидетельствуют об изменении мембранной организации и стресс-ответа, что указывает на системную роль изопреноидных соединений в поддержании клеточной стабильности [68].

Каротиноиды, как представители бактериальных терпеноидов, выполняют антиоксидантную функцию, ограничивая накопление активных форм кислорода, возникающих в зоне корневого контакта и при фитопатогенном воздействии. У *P. ananatis* показано, что каротиноидный путь ассоциирован с повышенной устойчивостью к токсифлавинолу, продуцируемому фитопатогенными микроорганизмами, что подтверждает участие терпеноидных соединений в конкурентной защите и стабилизации популяции бактерий в агроценозе [69]. Таким образом, терпеноидный метаболизм способствует поддержанию жизнеспособности

штаммов в условиях биотического стресса и опосредованно влияет на фитосанитарное состояние растений.

С учетом данных о роли бактериальных летучих органических соединений в индукции системной устойчивости растений и подавлении фитопатогенов [70, 71], наличие у представителей рода *Pantoea* генов изопреноидного биосинтеза и терпен-ассоциированных кластеров позволяет предположить возможность синтеза летучих терпеноидных метаболитов с регуляторной функцией. Несмотря на отсутствие полной структурной идентификации таких соединений у *Pantoea*, геномные и функциональные данные свидетельствуют о том, что терпеновые пути обеспечивают адаптационную устойчивость бактерий, способствуют их колонизационной активности и могут рассматриваться как дополнительный фактор биологической защиты растений.

Сидерофоры аэробактин и десферриоксаметин Е играют ключевую роль в конкурентных взаимодействиях микроорганизмов за счет своей способности к связыванию, хелатированию и последующему импорту ионов железа. Благодаря высокой связывающей способности к Fe^{3+} эти соединения позволяют некоторым бактериям эффективно захватывать железо из окружающей среды, создавая условия дефицита для других видов. Такой механизм выступает одним из универсальных способов микробного антагонизма, поскольку ограничение доступности железа приводит к замедлению роста или полной остановке жизнедеятельности чувствительных микроорганизмов [72, 73].

О. Choi et al. [74] установили, что мутантные штаммы *P. ananatis*, утратившие способность синтезировать аэробактин и десферриоксаметин Е, полностью теряют как синтез сидерофоров, так и способность подавлять рост чувствительных микроорганизмов. Авторы продемонстрировали, что оба сидерофора необходимы для проявления антагонистической активности. Такой результат служит прямым доказательством того, что связывание железа является механизмом антимикробного действия штаммов рода *Pantoea*. Похожие выводы отражены и в других исследованиях рода *Pantoea*. Так, в геномном анализе *P. vagans* показано, что десферриоксаметин Е служит основным гидроксаматным сидерофором данного вида и его наличие связано с конкурентоспособностью и потенциальной антагонистической активностью в растительных экосистемах [75].

Каротиноиды представляют собой важный компонент стратегии выживания и антагонизма микроорганизмов, т. к. они выполняют функцию мощных антиоксидантов [65], эффективно нейтрализуя реактивные формы кислорода и предотвращая перекисное окисление липидов мембран [76]. Благодаря способности стабилизировать клеточные мембраны каротиноиды повышают устойчивость бактерий к ультрафиолетовому излучению, низким температурам и химическим стрессорам, включая токсичные метаболиты и органические растворители [67, 77]. Поддержание целостности мембраны и защита от окислительного

повреждения позволяет клеткам сохранять метаболическую активность даже в неблагоприятных условиях, что, в свою очередь, обеспечивает возможность продолжать биосинтез антимикробных соединений, таких как сидерофоры и антибиотики. В совокупности это усиливает антагонистический потенциал микроорганизмов, делая их более конкурентоспособными в среде с ограниченными ресурсами [78].

Совокупность синтезируемых веществ – сидерофоров (аэробактина и десферриоксаметина Е) и каротиноидов – формирует комплексный механизм антимикробной активности. Он включает конкурентное вытеснение (за счет ограничения количества железа) и повышенную стрессоустойчивость (благодаря каротиноиду). Такое сочетание факторов делает штаммы рода *Pantoea* перспективными для биоконтроля и подавления фитопатогенных микроорганизмов.

Выводы

С целью оценки биологического потенциала представителя рода *Pantoea* в ходе работы проведен полногеномный анализ штамма *Pantoea pleuroti* В-14756 – перспективного агента биоконтроля злаковых культур. В результате поиска кластеров генов вторичных метаболитов установлено, что исследуемый штамм обладает способностью к продуцированию веществ с антагонистической активностью, в частности сидерофоров (аэробактина и десферриоксаметина Е) и каротиноидов. Выявленные биосинтетические кластеры вторичных метаболитов, включая NRPS-, RiPP-, фосфонатные и терпеновые пути, свидетельствуют о значительном антагонистическом потенциале *P. pleuroti* В-14756. Наличие генов, ассоциированных с синтезом антимикробных соединений, указывает на перспективность использования данного штамма в качестве агентов биологического контроля фитопатогенов. Таким образом, эффективное использование представителей рода *Pantoea* возможно только при условии комплексного молекулярно-генетического и функционального скрининга.

Критерии авторства

Авторы в равной степени участвовали в подготовке и написании статьи.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Contribution

All the authors contributed equally to the study and bear equal responsibility for information published in this article.

Conflict of interest

The authors declared no conflict of interest regarding the publication of this article.

Список литературы / References

1. Shah F, Wu W. Soil and crop management strategies to ensure higher crop productivity within sustainable environments. *Sustainability*. 2019;11(5):1485. <https://doi.org/10.3390/su11051485>
2. Prosekov AYU. Food security and globalization. *Foods and Raw Materials*. 2026;14(2):247–251. <https://doi.org/10.21603/2308-4057-2026-2-679>
3. Giraldo P, Benavente E, Manzano-Agugliaro F, Gimenez E. Worldwide research trends on wheat and barley: A bibliometric comparative analysis. *Agronomy*. 2019;9(7):352. <https://doi.org/10.3390/agronomy9070352>
4. Shewry PR, Hey SJ. The contribution of wheat to human diet and health. *Food and Energy Security*. 2015;4(3):178–202. <https://doi.org/10.1002/fes3.64>
5. Fotina NV, Serazetdinova YuR, Kolpakova DE, Asyakina LK, Atuchin VV, *et al.* Enhancement of wheat growth by plant growth-stimulating bacteria during phytopathogenic inhibition. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*. 2024;60:103294. <https://doi.org/10.1016/j.beab.2024.103294>
6. Myers SS, Smith MR, Guth S, Golden CD, Vaitla B, *et al.* Climate change and global food systems: Potential impacts on food security and undernutrition. *The Annual Review of Public Health*. 2017;38:259–277. <https://doi.org/10.1146/annurev-publhealth-031816-044356>
7. Said M. An overview of impact of agrochemicals on human health and natural environment. *Scientific Research Communications*. 2023;3(2). <https://doi.org/10.52460/src.2023.009>
8. Serazetdinova YuR, Chekushkina DYU, Borodina EE, Kolpakova DE, Minina VI, *et al.* Synergistic interaction between *Azotobacter* and *Pseudomonas* bacteria in a growth-stimulating consortium. *Foods and Raw Materials*. 2025;13(2):376–393. <https://doi.org/10.21603/2308-4057-2025-2-651>
9. Carvalho FP. Pesticides, environment, and food safety. *Food and Energy Security*. 2017;6(2):48–60 <https://doi.org/10.1002/fes3.108>
10. Gomiero T. Soil degradation, land scarcity and food security: Reviewing a complex challenge. *Sustainability*. 2016;8(3):281. <https://doi.org/10.3390/su8030281>
11. Faskhutdinova ER, Fotina NV, Neverova OA, Golubtsova YuV, Mudgal G, *et al.* Extremophilic bacteria as biofertilizer for agricultural wheat. *Foods and Raw Materials*. 2024;12(2):348–360. <https://doi.org/10.21603/2308-4057-2024-2-613>
12. Țopa D-C, Căpșună S, Calistru A-E, Ailincăi C. Sustainable practices for enhancing soil health and crop quality in modern agriculture: A review. *Agriculture*. 2025;15(9):998. <https://doi.org/10.3390/agriculture15090998>
13. Elnahal ASM, El-Saadony MT, Saad AM, Desoky EM, El-Tahan AM, *et al.* The use of microbial inoculants for biological control, plant growth promotion, and sustainable agriculture: A review. *European Journal of Plant Pathology*. 2022;162:759–792. <https://doi.org/10.1007/s10658-021-02393-7>
14. Асякина Л. К., Mudgal G., Тихонов С. Л., Ларичев Т. А., Фотина Н. В. и др. Исследование потенциала естественной микробиоты яровой мягкой пшеницы в повышении урожайности. Достижения науки и техники АПК. 2023. Т. 37. № 11. С. 12–17. [Asyakina LK, Mudgal G, Tikhonov SL, Larichev TA, Fotina NV, *et al.* Study of the potential of natural microbiota of spring soft wheat to increase yield. *Achievements of Science and Technology of Agriculture*. 2023;37(11):12–17. (In Russ.)] https://doi.org/10.53859/02352451_2023_37_11_12
15. Асякина Л. К., Исачкова О. А., Колпакова Д. Е., Бородин Е. Е., Богер В. Ю. и др. Влияние микробного консорциума на рост и развитие ярового ячменя в условиях Кемеровской области – Кузбасса. Зерновое хозяйство России. 2024. Т. 16. № 1. С. 104–112. [Asyakina LK, Isachkova OA, Kolpakova DE, Borodina EE, Boger VYu, *et al.* The effect of a microbial consortium on spring barley growth and development in The Kemerovo Region, Kuzbass. 2024;16(1):101–112. (In Russ.)] <https://doi.org/10.31367/2079-8725-2024-90-1-104-112>
16. Фасхутдинова Е. Р., Богачева Н. Н., Позднякова А. В., Бородин Е. Е., Лузянин С. Л. Применение эндофитных микроорганизмов для интенсификации ростовых процессов сельскохозяйственных культур. Техника и технология пищевых производств. 2024. Т. 54. № 4. С. 820–836. [Faskhutdinova ER, Bogacheva NN, Borodina EE, Pozdnyakova AV, Luzyanin SL. Effect of endophytic microorganisms on growth rate of crops. *Food Processing: Techniques and Technology*. 2024;54(4):820–836. (In Russ.)] <https://doi.org/10.21603/2074-9414-2024-4-2548>
17. Serazetdinova YuR, Borodina EE, Fotina NV, Naik A, Mudgal G, *et al.* Rhizobia as complex biofertilizers for wheat: Biological nitrogen fixation and plant growth promotion. *Foods and Raw Materials*. 2026;14(1):214–227. <https://doi.org/10.21603/2308-4057-2026-1-669>
18. Serazetdinova YuR, Kolpakova DE, Borodina EE, Asyakina LK, Prosekov AYU, *et al.* Sinorhizobium and sustainable farming: Genomic approaches. *Foods and Raw Materials*. 2027;15(1):238–256. <https://doi.org/10.21603/2308-4057-2027-1-705>
19. Duchateau S, Crouzet J, Dorey S, Aziz A. The plant-associated *Pantoea* spp. as biocontrol agents: Mechanisms and diversity of bacteria-produced metabolites as a prospective tool for plant protection. *Biological Control*. 2024;188:105441. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2024.105441>
20. Серазетдинова Ю. Р., Колпакова Д. Е., Бородин Е. Е., Плешивцев И. И., Гордиенко А. В. и др. Биологический контроль заболеваний злаковых культур с применением бактерий рода *Pantoea*. Биосфера. 2025. Т. 17. № 3. С. 153–174.

- [Serazetdinova YuR, Kolpakova DE, Borodina EE, Pleshivtsev II, Gordienko AV, et al. Biological control of cereal crop diseases using bacteria of the genus *Pantoea*. Biosfera. 2025;17(3):153–174. (In Russ.)] <https://doi.org/10.24855/biosfera.v17i3.1006>
21. Ercole TG, Liviero R, Terra LA, Zocolo GJ, Klepa MS, et al. Integrated genome mining and phytohormone profiling of six plant growth-promoting elite bacterial strains. Archives of Microbiology. 2026;208(3):152. <https://doi.org/10.1007/s00203-025-04712-6>
 22. Walterson AM, Stavrinos J. *Pantoea*: Insights into a highly versatile and diverse genus within the *Enterobacteriaceae*. FEMS Microbiology Reviews. 2015;39(6):968–984. <https://doi.org/10.1093/femsre/fuv027>
 23. Timofeeva AM, Galyamova MR, Sedykh SE. Plant growth-promoting soil bacteria: Nitrogen fixation, phosphate solubilization, siderophore production, and other biological activities. Plants. 2023;12(24):4074. <https://doi.org/10.3390/plants12244074>
 24. Suleimanova AD, Sokolnikova LV, Egorova EA, Berkutova ES, Pudova DS, et al. Antifungal activity of siderophore isolated from *Pantoea brenneri* against *Fusarium oxysporum*. Russian Journal of Plant Physiology. 2023;70(8):199. <https://doi.org/10.1134/s1021443723602744>
 25. Şimşek Ö, Isak MA, Dönmez D, Şekerci AD, İzgü T, et al. Advanced biotechnological interventions in mitigating drought stress in plants. Plants. 2024;13(5):717. <https://doi.org/10.3390/plants13050717>
 26. Valbuena-Rodríguez JL, Fonseca IR, Buitrago-Yomayusa C, Puentes-S A, Benavides ME. Isolation and characterization of *Pantoea ananatis* and *P. agglomerans* in quinoa: *P. ananatis* as a potential fungal biocontroller and plant growth promoter. International Microbiology. 2025;28(6):1149–1161. <https://doi.org/10.1007/s10123-024-00608-5>
 27. Boro M, Sannyasi S, Chettri D, Verma AK. Microorganisms in biological control strategies to manage microbial plant pathogens: A review. Archives of Microbiology. 2022;204(11):666. <https://doi.org/10.1007/s00203-022-03279-w>
 28. Mechan Llontop ME, Hurley K, Tian L, Bernal Galeano VA, Wildschutte H, et al. Exploring rain as source of biological control agents for fire blight on apple. Frontiers in Microbiology. 2020;11:199. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.00199>
 29. Itkina DL, Suleimanova AD, Sharipova MR. Isolation, purification, and identification of the secretion compound *Pantoea brenneri* AS3 with fungicidal activity. Applied Biochemistry and Microbiology. 2022;58:456–462. <https://doi.org/10.1134/S000368382204007X>
 30. Melini F, Luziatelli F, Bonini P, Ficca AG, Melini V, et al. Optimization of the growth conditions through response surface methodology and metabolomics for maximizing the auxin production by *Pantoea agglomerans* C1. Frontiers in Microbiology. 2023;14:1022248. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1022248>
 31. Xu S, Liu YX, Cernava T, Wang H, Zhou Y, et al. *Fusarium* fruiting body microbiome member *Pantoea agglomerans* inhibits fungal pathogenesis by targeting lipid rafts. Nature Microbiology. 2022;7(6):831–843. <https://doi.org/10.1038/s41564-022-01131-x>
 32. Quartana C, Faddetta T, Anello L, Di Bernardo M, Petralia R, et al. Activity of bacterial seed endophytes of landrace durum wheat for control of *Fusarium* foot rot. Phytopathologia Mediterranea. 2022;61(1):95–106. <https://doi.org/10.36253/phyto-12993>
 33. Dutkiewicz J, Mackiewicz B, Lemieszek MK, Golec M, Milanowski J. *Pantoea agglomerans*: A mysterious bacterium of evil and good. Part IV. Beneficial effects. Annals of Agricultural and Environmental Medicine. 2016;23(2):206–222. <https://doi.org/10.5604/12321966.1203879>
 34. López SMY, Pastorino GN, Balatti PA. Volatile organic compounds profile synthesized and released by endophytes of tomato (*Solanum lycopersici* L.) and their antagonistic role. Archives of Microbiology. 2021;203:1383–1397. <https://doi.org/10.1007/s00203-020-02136-y>
 35. Safara S, Harighi B, Bahramnejad B, Ahmadi S. Antibacterial activity of endophytic bacteria against sugar beet root rot agent by volatile organic compound production and induction of systemic resistance. Frontiers in Microbiology. 2022;13:921762. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.921762>
 36. Lahlali R, Aksissou W, Lyousfi N, Ezrari S, Blenzar A, et al. Biocontrol activity and putative mechanism of *Bacillus amyloliquefaciens* (SF14 and SP10), *Alcaligenes faecalis* ACBC1, and *Pantoea agglomerans* ACBP1 against brown rot disease of fruit. Microbial Pathogenesis. 2020;139:103914. <https://doi.org/10.1016/j.micpath.2019.103914>
 37. Enya J, Shinohara H, Yoshida S, Tsukiboshi T, Negishi H, et al. Culturable leaf-associated bacteria on tomato plants and their potential as biological control agents. Microbial Ecology. 2007;53:524–436. <https://doi.org/10.1007/s00248-006-9085-1>
 38. Simeya N, Numata S, Nakjima M, Haseba A, Hibi T, et al. Biological control of rice blast by the epiphytic bacterium *Erwinia ananas* transformed with a chitinolytic enzyme gene from an antagonistic bacterium, *Serratia marcescens* strain B2. Journal of General Plant Pathology. 2003;69:276–282. <https://doi.org/10.1007/s10327-003-0043-1>
 39. Stromberg KD, Kinkel LL, Leonard KJ. Quantifying the effect of bacterial antagonists on the relationship between phyllosphere population sizes of *Xanthomonas translucens* pv. *translucens* and subsequent bacterial leaf streak severity on wheat seedlings. Biological Control. 2004;29(1):58–65. [https://doi.org/10.1016/S1049-9644\(03\)00126-9](https://doi.org/10.1016/S1049-9644(03)00126-9)
 40. Tian Y, Lei W, Zhang J, Shen Y, Lu J, et al. Mechanism of *Pantoea ananatis* in the biocontrol of rice bacterial leaf blight. Frontiers in Microbiology. 2026;17:1722838. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2026.1722838>

41. Sun W, Liu Q, Chen H, Xie X, Zhang Z, *et al.* Rice phyllospheric *Pantoea* spp. suppress blast and bacterial blight diseases. *Environ Microbiome*. 2025;20(1):137. <https://doi.org/10.1186/s40793-025-00799-y>
42. Бородина Е. Е., Гордиенко А. В., Плешивцев И. И., Фотина Н. В., Федорова А. М. и др. Биологический потенциал нового бактериального штамма рода *Pantoea* в защите от биотического стресса и стимуляции роста зерновых культур. *Техника и технология пищевых производств*. 2025. Т. 55. № 4. С. 710–722. [Borodina EE, Gordienko AV, Pleshivtsev II, Fotina NV, Fedorova AM, *et al.* New *Pantoea* strain as antistress agent and growth stimulator in grain growing. *Food Processing: Techniques and Technology*. 2025;55(4):710–722. (In Russ.)] <https://doi.org/10.21603/2074-9414-2025-4-2606>
43. Наумова Н. Б., Батурина О. А., Локтева А. С., Плешакова В. И., Лещева Н. А. и др. Влияние декстрана на бактериобиом кишечника телят. *Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture*. 2023. Т. 15. № 6. С. 197–221. [Naumova NB, Baturina OA, Lokteva AS, Pleshakova VI, Lescheva NA, *et al.* The effect of dextran on the gut bacteriobiome of calves. *Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture*. 2023;15(6):197–221. (In Russ.)] <https://doi.org/10.12731/2658-6649-2023-15-6-956>
44. Андреева И. С., Тотменина О. Д., Кабанов А. С., Антонен М. Е., Боднев С. А. и др. Оценка патогенного потенциала микроорганизмов атмосферных аэрозолей г. Новосибирска и пригорода. Здоровье населения и среда обитания. 2024. Т. 32. № 4. С. 27–36. [Andreeva IS, Totmenina OD, Kabanov AS, Antonets ME, Bodnev SA, *et al.* Assessment of the pathogenic potential of microorganisms in atmospheric aerosols of Novosibirsk and its suburbs. *Public Health and Life Environment*. 2024;32(4):27–36. (In Russ.)] <https://doi.org/10.35627/2219-5238/2024-32-4-27-36>
45. Kolmogorov M, Yuan J, Lin Y, Pevzner P. Assembly of long error-prone reads using repeat graphs. *Nature Biotechnology*. 2019;37:540–546. <https://doi.org/10.1038/s41587-019-0072-8>
46. Wick RR, Holt KE. Benchmarking of long-read assemblers for prokaryote whole genome sequencing. *F1000Research*. 2019;8:2138. <https://doi.org/10.12688/f1000research.21782.4>
47. Wick RR, Judd LM, Cerdeira LT, Hawkey J, Méric G, *et al.* Tricycler: Consensus long-read assemblies for bacterial genomes. *Genome Biology*. 2021;22:266. <https://doi.org/10.1186/s13059-021-02483-z>
48. Wick RR, Holt KE. Polypolish: Short-read polishing of long-read bacterial genome. *PLOS Computational Biology*. 2022;18(1):e1009802. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1009802>
49. Zimin AV, Salzberg SL. The genome polishing tool POLCA makes fast and accurate corrections in genome assemblies. *PLOS Computational Biology*. 2020;16(6):e1007981. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1007981>
50. Marcel M. Cutadapt removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads. *EMBnetjournal*. 2011;17(1):10. <https://doi.org/10.14806/ej.17.1.200>
51. Bankevich A, Nurk S, Antipov D, Gurevich AA, Dvorkin M, *et al.* SPAdes: A new genome assembly algorithm and its applications to single-cell sequencing. *Journal of Computational Biology*. 2012;19(5):455–477. <https://doi.org/10.1089/cmb.2012.0021>
52. Manni M, Berkeley MR, Seppey M, Zdobnov EM. BUSCO: Assessing genomic data quality and beyond. *Current Protocols*. 2021;1:e323. <https://doi.org/10.1002/cpz1.323>
53. Schwengers O, Jelonek L, Dieckmann MA, Beyvers S, Blom J, *et al.* Bakta: Rapid and standardized annotation of bacterial genomes via alignment-free sequence identification. *Microbial Genomics*. 2021;7(11):000685. <https://doi.org/10.1099/mgen.0.000685>
54. Chaumeil PA, Mussig AJ, Hugenholtz P, Parks DH. GTDB-Tk: A toolkit to classify genomes with the genome taxonomy database. *Bioinformatics*. 2019;36:1925–1927. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btz848>
55. Blin K, Shaw S, Vader L, Szenei J, Reitz ZL, *et al.* antiSMASH 8.0: Extended gene cluster detection capabilities and analyses of chemistry, enzymology, and regulation. *Nucleic Acids Research*. 2025;53:32–38. <https://doi.org/10.1093/nar/gkaf334>
56. Konopka K, Bindereif A, Neilands JB. Aerobactin-mediated utilization of transferrin iron. *Biochemistry*. 1982;21(25):6503–6508. <https://doi.org/10.1021/bi00268a028>
57. Seel W, Baust D, Sons D, Albers M, Etzbach L, *et al.* Carotenoids are used as regulators for membrane fluidity by *Staphylococcus xylosus*. *Scientific Reports*. 2020;10(1):330. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-57006-5>
58. Bozhüyük KAJ, Fleischhacker F, Linck A, Wesche F, Tietze A, *et al.* De novo design and engineering of non-ribosomal peptide synthetases. *Nature Chemistry*. 2018;10:275–281. <https://doi.org/10.1038/nchem.2890>
59. Miller BR, Gulick AM. Structural biology of nonribosomal peptide synthetases. *Methods in Molecular Biology*. 2016;1401:3–29. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-3375-4_1
60. Singh M, Chaudhary S, Sareen D. Non-ribosomal peptide synthetases: Identifying the cryptic gene clusters and decoding the natural product. *Journal of Biosciences*. 2017;42:175–187. <https://doi.org/10.1007/s12038-017-9663-z>
61. Ranjan A, Rajput VD, Prazdnova EV, Gurnani M, Bhardwaj P, *et al.* Nature's antimicrobial arsenal: Non-ribosomal peptides from PGPB for plant pathogen biocontrol. *Fermentation*. 2023;9(7):597. <https://doi.org/10.3390/fermentation9070597>
62. Jin M, Fischbach MA, Clardy J. A biosynthetic gene cluster for the acetyl-CoA carboxylase inhibitor andrimid. *Journal of the American Chemical Society*. 2006;128:10660–10661. <https://doi.org/10.1021/ja063194c>

63. Shariati VJ, Malboobi MA, Tabrizi Z, Tavakol E, Owlia P, et al. Comprehensive genomic analysis of a plant growth-promoting rhizobacterium *Pantoea agglomerans* strain P5. Scientific Reports. 2017;7:15610. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-15820-9>
64. Travin DY, Watson ZL, Metev M, Ward FR, Osterman IA, et al. Structure of ribosome-bound azole-modified peptide phazolicin rationalizes its species-specific mode of bacterial translation inhibition. Nature Communications. 2019;10(1):4563. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-12589-5>
65. Li C, Zha W, Li W, Wang J, You A. Advances in the biosynthesis of terpenoids and their ecological functions in plant resistance. International Journal of Molecular Sciences. 2023;24(14):11561. <https://doi.org/10.3390/ijms241411561>
66. Loreto F, Dicke M, Schnitzler J, Turlings T. Plant volatiles and the environment. Plant Cell & Environment. 2014;37:1905–1908. <https://doi.org/10.1111/pce.12369>
67. Bible AN, Fletcher SJ, Pelletier DA, Schadt CW, Jawdy SS, et al. A carotenoid-deficient mutant in *Pantoea* sp. YR343, a bacteria isolated from the rhizosphere of *Populus deltoides*, is defective in root colonization. Frontiers in Microbiology. 2016;7:491. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00491>
68. Kumar SV, Abraham PE, Hurs GB, Chourey K, Bible AN, et al. A carotenoid-deficient mutant of the plant-associated microbe *Pantoea* sp. YR343 displays an altered membrane proteome. Scientific Reports. 2020;10(1):14985. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-71672-w>
69. Choi O, Kang B, Lee Y, Lee Y, Kim J. *Pantoea ananatis* carotenoid production confers toxoflavin tolerance and is regulated by Hfq-controlled quorum sensing. MicrobiologyOpen. 2021;10(1):e1143. <https://doi.org/10.1002/mbo3.1143>
70. Brilli F, Loreto F, Baccelli I. Exploiting plant volatile organic compounds (VOCs) in agriculture to improve sustainable defense strategies and productivity of crops. Frontiers in Plant Science. 2019;10:264. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00264>
71. Montejano-Ramírez V, Ávila-Oviedo JL, Campos-Mendoza FJ, Valencia-Cantero E. Microbial volatile organic compounds: Insights into plant defense. Plants. 2024;13(15):2013. <https://doi.org/10.3390/plants13152013>
72. Wilson BR, Bogdan AR, Miyazawa M, Hashimoto K, Tsuji Y. Siderophores in iron metabolism: From mechanism to therapy potential. Trends in Molecular Medicine. 2016;22(12):1077–1090. <https://doi.org/10.1016/j.molmed.2016.10.005>
73. Timofeeva AM, Galyamova MR, Sedykh SE. Bacterial siderophores: Classification, biosynthesis, perspectives of use in agriculture. Plants. 2022;11:3065. <https://doi.org/10.3390/plants11223065>
74. Choi O, Cho J, Kang B, Lee Y, Kim J. Negatively regulated Aerobactin and Desferrioxamine E by fur in *Pantoea ananatis* are required for full siderophore production and antibacterial activity, but not for virulence. Applied and Environmental Microbiology. 2022;88:e02405–21. <https://doi.org/10.1128/aem.02405-21>
75. Smits THM, Rezzonico F, Kamber T, Blom J, Goesmann A, et al. Metabolic versatility and antibacterial metabolite biosynthesis are distinguishing genomic features of the fire blight antagonist *Pantoea vagans* C9-1. PLOS ONE. 2011;6(7):e22247. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022247>
76. Sandmann G. Antioxidant protection from UV- and light-stress related to carotenoid structures. Antioxidants. 2019;8:219. <https://doi.org/10.3390/antiox8070219>
77. Chia GWN, Seviour T, Kjelleberg S, Hinks J. Carotenoids improve bacterial tolerance towards biobutanol through membrane stabilization. Environmental Science: Nano. 2021;8:328–341. <https://doi.org/10.1039/D0EN00983K>
78. López GD, Álvarez-Rivera G, Carazzone C, Ibáñez E, Leidy C, et al. Bacterial carotenoids: Extraction, characterization, and applications. Critical Reviews in Analytical Chemistry. 2023;53(6):1239–1262. <https://doi.org/10.1080/10408347.2021.2016366>

Дополнительная информация об авторах / Additional information about the authors

Серазетдинова Юлия Ренатовна / Yuliya R. Serazetdinova ORCID 0000-0002-3044-3529; eLIBRARY SPIN 4510-4135
 Фотина Наталья Вячеславовна / Natalya V. Fotina ORCID 0000-0002-7655-0258; eLIBRARY SPIN 5500-7190
 Тупикин Алексей Евгеньевич / Alexey E. Tupikin ORCID 0000-0002-8194-0322; eLIBRARY SPIN 7084-4313
 Любимова Надежда Александровна / Nadezhda A. Lyubimova eLIBRARY SPIN 1221-1854
 Асякина Людмила Константиновна / Lyudmila K. Asyakina ORCID 0000-0003-4988-8197; eLIBRARY SPIN 4479-3384