

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 579.25

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-3-224-238>

Поступила в редакцию 26.11.2024

Received 26.11.2024

А. А. Муратова, А. Э. Охремчук, Л. Н. Валентович

Институт микробиологии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь

**ХАРАКТЕРИСТИКА ГЕНОВ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ ФИТОПАТОГЕННЫЕ,
ФИТОСТИМУЛИРУЮЩИЕ И АНТИМИКРОБНЫЕ СВОЙСТВА БАКТЕРИИ
PSEUDOMONAS AMYGDALI PV. *LACHRYMANS* 8 – ВОЗБУДИТЕЛЯ УГЛОВОЙ
ПЯТНИСТОСТИ ЛИСТЬЕВ ОГУРЦА**

Аннотация. В статье приведена информация о генетических детерминантах, продукты которых лежат как в основе патогенеза, так и в основе механизма стимулирования роста и развития растений бактериями *Pseudomonas amygdali* pv. *lachrymans* 8. В частности, в пределах генома штамма 8 выявлены гены, предположительно ответственные за проявление фитопатогенных свойств, кодирующие синтез липополисахаридов, компонентов систем секреции, ферментов, разрушающих клеточную стенку растений, жгутикового аппарата и системы хемотаксиса. Также у бактерий штамма 8 присутствуют генетические детерминанты, продукты которых способны положительно воздействовать на растения: гены биосинтеза 1-аминоциклопропан-1-карбоксилатдеамины, триптофана и антранилата, рибофлавина (витамина В2), а также гены, продукты которых определяют сольubilизацию неорганических фосфатов. В геноме штамма *P. amygdali* pv. *lachrymans* 8 обнаружено 12 локусов, ответственных за синтез вторичных метаболитов (нерибосомных пептидов, циановодорода, фурана, арилполиена, N-ацетилглутаминилглутамиамида, гомосеринлактона и пиовердина), которые способны предотвращать воздействие иных фитопатогенных микроорганизмов либо обеспечивать реакцию на стрессовые воздействия.

Ключевые слова: псевдомонады, полногеномное секвенирование, анализ генома, фитопатогенные свойства, стимулирование роста растений, вторичные метаболиты

Для цитирования: Муратова, А. А. Характеристика генов, определяющих фитопатогенные, фитостимулирующие и антимикробные свойства бактерии *Pseudomonas amygdali* pv. *lachrymans* 8 – возбудителя угловой пятнистости листьев огурца / А. А. Муратова, А. Э. Охремчук, Л. Н. Валентович // Весті Національної академії наук Білорусі. Серія біологічних наук. – 2025. – Т. 70, № 3. – С. 224–238. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-3-224-238>

Anna A. Muratova, Artur E. Akhremchuk, Leonid N. Valentovich

Institute of Microbiology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

**CHARACTERISTICS OF GENES DETERMINING THE PHYTOPATHOGENIC, PHYTOSTIMULATING
AND ANTIMICROBIAL PROPERTIES OF *PSEUDOMONAS AMYGDALI* PV. *LACHRYMANS* 8:
A CAUSATIVE AGENT OF ANGULAR LEAF SPOT OF CUCUMBER**

Abstract This article provides information on the genetic determinants, the products of which underlie both pathogenesis and the mechanism of stimulation of plant growth and development by *Pseudomonas amygdali* pv. *lachrymans* 8 bacteria. In particular, genes presumably responsible for the manifestation of phytopathogenic properties, encoding the synthesis of lipopolysaccharides, components of secretion systems, enzymes destroying the plant cell wall, flagellar apparatus, and chemotaxis system, were identified within the genome of strain 8. Furthermore, bacteria of strain 8 have genetic determinants whose products of which can positively affect plants. These determinants include genes for the biosynthesis of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase, tryptophan and anthranilate, riboflavin (vitamin B2), as well as genes encoding products that determine the solubilization of inorganic phosphates. In the genome of the strain *P. amygdali* pv. *lachrymans* 8, 12 loci responsible for the synthesis of secondary metabolites (nonribosomal peptides, hydrogen cyanide, furan, arylpolyene, N-acetylglutaminyl glutaminamide, homoserine lactone and pyoverdine) were identified. These loci have the capacity to impede the effects of other phytopathogenic microorganisms or provide a response to stress effects.

Keywords: pseudomonads, whole genome sequencing, genome analysis, phytopathogenic properties, plant growth promotion, secondary metabolites

For citation: Muratova A. A., Akhremchuk A. E., Valentovich L. N. Characteristics of genes determining the phytopathogenic, phytostimulating and antimicrobial properties of *Pseudomonas amygdali* pv. *lachrymans* 8: a causative agent of angular leaf spot of cucumber. *Vesti Natsyynal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2025, vol. 70, no. 3, pp. 224–238 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-3-224-238>

Введение. Характеристика полифилетического рода *Pseudomonas*, группы фитопатогенных бактерий *P. syringae* и подробное описание вида *P. amygdali* приведены в нашей предыдущей статье [1]. Особое внимание уделено бактериям патовара *P. amygdali* pv. *lachrymans* (Pal), которые вызывают угловатую пятнистость листьев огурца. Изучение фитопатогенных свойств возбудителя данного заболевания, его комплексная характеристика могут позволить отследить распространение патогена, организовать эффективные защитные мероприятия и обеспечить контроль данного заболевания, в том числе и на территории Беларуси.

Для детального изучения биологических свойств бактерий в настоящее время используется полногеномное секвенирование с последующим всесторонним анализом нуклеотидной последовательности и выявлением групп генов, потенциально связанных с процессами патогенеза и взаимодействием бактерий с растениями [2].

Таким образом, целью настоящего исследования являлось изучение особенностей структурно-функциональной организации генома фитопатогенного штамма *P. amygdali* pv. *lachrymans* 8 (Pal 8), выделенного на территории Республики Беларусь.

Объекты и методы исследования. Объектом исследования являлись бактерии Pal 8 (номер в Белорусской коллекции непатогенных микроорганизмов – БИМ В-695). Геномная последовательность бактерий Pal 8 депонирована в базу данных GenBank Национального центра биотехнологической информации (НЦБИ) США под номерами CP075686–CP075690 [1]. Локализация белков предсказана веб-сервером PSORTb v.3.0.3 [3]. Для идентификации, аннотации и анализа кластеров генов биосинтеза вторичных метаболитов использовали веб-сервер antiSMASH v.7.0.1 [4].

Гены, связанные с фитопатогенными или ростостимулирующими свойствами штамма Pal 8, были выявлены либо в результате сравнения аминокислотных последовательностей данных генов с последовательностями, депонированными в базе данных non-redundant protein sequences (nr) (GenBank НЦБИ США) с использованием инструмента BLASTP, либо выравниванием уже описанных в статье Ли Лея [5] генов относительно генома изучаемого штамма.

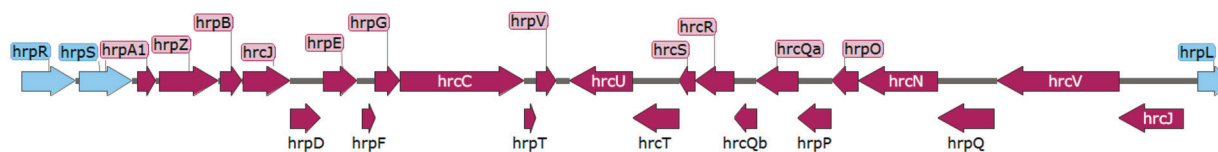
Поиск генов, кодирующих эффекторы системы секреции 3 типа, осуществляли с использованием программы SigmoID [6] путем поиска в геноме Pal 8 сайтов связывания HrpL промотора (альтернативного сигма-фактора, активирующего транскрипцию регулона Hrp [7]), часть эффекторных белков была аннотирована программой PGAP v.5.2.

Результаты и их обсуждение. Предсказание генетических детерминант, продукты которых определяют взаимодействие бактерий Pal 8 с растениями.

Системы секреции Pal 8, связанные с фитопатогенными свойствами. Системы секреции необходимы фитопатогенным бактериям для образования поверхностных структур, способствующих адгезии и агрегации бактерий, а также для секреции токсинов, эффекторов и ферментов, разрушающих растительную клеточную стенку. На сегодняшний день выделяют 8 типов систем секреции грамотрицательных бактерий (1–6 типы, Sec и Tat), непосредственно для секреции различных факторов вирулентности у фитопатогенов особое значение имеют системы секреции 2–4 типов [8].

Известно, что патогенность и вирулентность штаммов, принадлежащих к бактериям группы *P. syringae*, зависят в основном от наличия кластера генов *hrp/hrc* [7]. Этот кластер генов кодирует компоненты системы секреции третьего типа (СС3Т), которая доставляет белки-эффекторы в клетки растений-хозяев, где они действуют, подавляя иммунную защиту растений. В геноме бактерий Pal 8 обнаружен полный кластер *hrp/hrc* генов (рисунок).

СС3Т используется фитопатогенными бактериями для «введения» в растительные клетки эффекторов 3 типа (Э3Т) для подавления иммунитета, индуцируемого патоген-ассоциированными молекулярными структурами. Однако известно, что некоторые Э3Т являются факторами авирулентности (Avr), т. е. могут распознаваться белками устойчивости растительного организма (R-белки), что приводит к активации эффектор-активированного иммунного ответа (концепция «ген-на-ген»). В настоящее время также существует «модель стража», согласно которой R-белки детектируют не сам Э3Т, а модификации внутриклеточных мишеней, т. е. происходит распознавание внутриклеточной активности эффектора [9]. Поэтому успешное развитие болезни растения обусловлено как отсутствием определенных R-белков растения, так и набором Э3Т



Генетическая карта кластера генов *hrp/hrc* у бактерий *Pal 8*: голубым цветом обозначены гены, кодирующие главные регуляторные белки, фиолетовым – открытые рамки считывания с соответствующими названиями генов (координаты на хромосоме: 2 043 106–2 063 687 п. н.)

Genetic map of the *hrp/hrc* gene cluster in *Pal 8* bacteria: genes encoding major regulatory proteins are shown in blue, open reading frames with corresponding gene names are shown in purple (chromosomal coordinates: 2 043 106–2 063 687 bp)

фитопатогена. Это подтверждается наблюдаемыми существенными различиями в составе ЭЗТ для разных патоваров одного вида бактерий и даже для разных штаммов одного и того же патовара, что, вероятно, влияет на их способность поражать отдельные сорта растений [5].

В пределах генома штамма *Pal 8* предсказано 34 гена, предположительно кодирующих ЭЗТ. Особый интерес представляло выявление общего пула ЭЗТ бактерий патовара *lachrymans*, а также сравнение ЭЗТ изучаемого патовара с представителями других патоваров бактерий вида *P. amygdali* (табл. 1).

Т а б л и ц а 1. Гены, кодирующие ЭЗТ у бактерий вида *P. amygdali*

Table 1. Genes encoding E3T in *P. amygdali*

Предполагаемый эффекторный белок	Генетический локус, кодирующий ЭЗТ в геномах штаммов						
	<i>Pal 8</i>	<i>Pal</i> YM7902	<i>Pal</i> M301315	<i>Pal</i> NM002	<i>P. amygdali</i> pv. <i>tabaci</i> ATCC 11528	<i>P. amygdali</i> pv. <i>loropetalii</i> AAC	<i>P. amygdali</i> pv. <i>morsprunorum</i> R15244
НорW-1	C4C37_00080 C4C37_00165 C4C37_28240	QO021_27820	PLA107_029190	B5U27_00080	PSYTB_12300 PSYTB_15635 PSYTB_19820	–	–
АврD1	C4C37_00140 C4C37_28190	QO021_31055	PLA107_035365	–	–	–	BKM19_030520
НорZ4	C4C37_04150	QO021_23355	PLA107_024355	–	–	–	BKM19_005910
НорA11	C4C37_04585	QO021_04990	PLA107_023870	B5U27_04475	PSYTB_04340	–	–
НорJ	C4C37_05910	QO021_22640	PLA107_022465	B5U27_22370	PSYTB_05600	LT107_22485	BKM19_007800
НорAK1	C4C37_08895	QO021_07365	PLA107_019220	B5U27_06790	PSYTB_21250	LT107_07640	BKM19_022740
ЭЗТ неустойчивого семейства	C4C37_09120	QO021_07680	PLA107_018960	B5U27_07100	PSYTB_06630	LT107_21525	BKM19_008845
НорAA1-1	C4C37_09125	QO021_07685	PLA107_018950	B5U27_07110	PSYTB_06640	LT107_21520	BKM19_008855
АврE	C4C37_09150	QO021_07710	PLA107_018925	B5U27_07135	PSYTB_06665	LT107_21495	BKM19_008890
НрpK-1	C4C37_09290	QO021_07850	PLA107_018785	B5U27_07275	PSYTB_06815	LT107_21355	BKM19_009030
НорA1	C4C37_09295	QO021_07855	PLA107_018780	B5U27_07280	–	–	BKM19_000325
НорZ2	C4C37_10405	QO021_08970	PLA107_017635	B5U27_08405	–	–	–
НорAH2	C4C37_12850 C4C37_17675	QO021_12255	PLA107_013440	B5U27_12280	PSYTB_16685	LT107_15755	BKM19_018325
НорV1	C4C37_13020	QO021_12430	PLA107_013610	B5U27_12450	PSYTB_15400	LT107_14560	BKM19_017200
НрpK-2	C4C37_15220	QO021_14215	PLA107_015835	B5U27_14235	PSYTB_13030	LT107_12605	BKM19_014905
НорBD1	C4C37_16355	QO021_09260	PLA107_017315	B5U27_08735	–	–	BKM19_030090
НорAB2	C4C37_16660	QO021_15485	PLA107_010845	B5U27_15525	PSYTB_15690	–	–
НорE1	C4C37_19680	QO021_18545	PLA107_007725	B5U27_18245	–	–	–
НорAZ1	C4C37_19875	QO021_18740	PLA107_007525	B5U27_18445	PSYTB_09785	LT107_09385	BKM19_011415
НорW-2	C4C37_23240	QO021_03685	PLA107_003985	B5U27_24130	PSYTB_23885	LT107_05210	BKM19_025175

Окончание табл. 1

Предполагаемый эффекторный белок	Генетический локус, кодирующий ЭЗТ в геномах штаммов						
	<i>Pal</i> 8	<i>Pal</i> YM7902	<i>Pal</i> M301315	<i>Pal</i> NM002	<i>P. amygdali</i> pv. <i>tabaci</i> ATCC 11528	<i>P. amygdali</i> pv. <i>loropetalii</i> AAC	<i>P. amygdali</i> pv. <i>morsprunorum</i> R15244
HopI1	C4C37_23595	QO021_03450	PLA107_003700	B5U27_24340	PSYTB_24110	LT107_05005	BKM19_025385
HopAJ2	C4C37_23750	QO021_03290	PLA107_003540	B5U27_24500	PSYTB_24270	LT107_04845	BKM19_025560
HopAS1	C4C37_25390	QO021_00685	PLA107_001805	B5U27_26180	PSYTB_26010	LT107_01630	BKM19_027290
AvrPto	C4C37_25930	QO021_01225	PLA107_001180	B5U27_26755	PSYTB_27265	—	—
AvrPphB	C4C37_26560	QO021_26615	PLA107_027955	B5U27_27415	PSYTB_27285	—	BKM19_016855
HopF2	C4C37_27715	QO021_30935	—	—	—	—	—
HopAF/ AvrXv3	C4C37_28130 C4C37_28725	QO021_31520	PLA107_035295 PLA107_035615	—	—	—	BKM19_030435
HopAH/ AvrB	C4C37_28480	QO021_31510	—	—	—	—	—
AvrPto1	C4C37_28520	QO021_31485	PLA107_035575	—	—	—	—
HopR1	—	—	—	—	PSYTB_00625	—	BKM19_002410
AvrPphE	—	—	—	—	PSYTB_06820	—	—
HopO1-1	—	—	—	—	PSYTB_08025	—	—
HopT1-1	—	—	—	—	PSYTB_08030	—	—
HopAD	—	—	—	—	—	LT107_02925	—
HopG1	—	—	—	—	—	LT107_08040	—
HopAU1	—	—	—	—	—	LT107_18410	BKM19_020855
AvrPphF-1	—	—	—	—	—	LT107_18485	BKM19_020930
HopA1	—	—	—	—	—	LT107_21335	BKM19_009040
AvrPphF-2	—	—	—	—	—	—	BKM19_001920
AvrPphD	—	—	—	—	—	—	BKM19_002430
HopQ1	—	—	—	—	—	—	BKM19_002435
HopAF1	—	—	—	—	—	—	BKM19_022600

Примечание. ■ – дефектный ген, «—» – ген отсутствует.

Как видно из данных, представленных в табл. 1, ЭЗТ HopZ2 и HopE1 имеются только у представителей патовара *lachrymans* (штаммы 8, YM7902, M301315 и NM002), ЭЗТ HopW-1, HopAI1, HopJ, HopAK1, ЭЗТ неустановленного семейства, HopAA1-1, AvrE, HrpK-1, HopA1, HopZ2, HopAH2, HopV1, HrpK-2, HopBD1, HopAB2, HopE1, HopAZ1, HopW-2, HopI1, HopAJ2, HopAS1, AvrPto, AvrPphB являются общими и для патовара *lachrymans*, и для некоторых других патоваров, представленных в табл. 1, а ЭЗТ HopJ, HopAK1, ЭЗТ неустановленного семейства, HopAA1-1, AvrE, HrpK-1, HopAH2, HopV1, HrpK-2, HopAZ1, HopW-2, HopI1, HopAJ2, HopAS1 – общие для всех исследованных штаммов. Некоторые гены, кодирующие ЭЗТ, являются дефектными, поэтому, вероятнее всего, в клетках отсутствуют соответствующие функциональные эффекторные белки. Таким образом, предположительно, именно данная комбинация ЭЗТ, характерная для патовара *lachrymans*, способствует успешному заражению, подавлению растительного иммунитета и развитию болезни у растений огурца. Для бактерий других патоваров также характерно наличие уникальных ЭЗТ, гены которых отсутствуют в геномах бактерий патовара *lachrymans*: для штамма *P. amygdali* pv. *tabaci* ATCC 11528 (вызывает бактериальную рябуху табака) показано наличие генов синтеза ЭЗТ AvrPphE, HopO1-1 и HopT1-1, для штамма *P. amygdali* pv. *loropetalii* AAC (вызывает образование стеблевых галлов у растений *Loropetalum chinense*) – HopAD и HopG1, для штамма *P. amygdali* pv. *morsprunorum* R15244 (вызывает бактериальный рак черешни) – AvrPphF-2, AvrPphD, HopQ1 и HopAF1.

Для многих ЭЗТ, представленных в табл. 1, механизм действия окончательно не определен, однако для некоторых эффекторов функция установлена. Из литературных данных известно, что эффектор HopA1 (номер белка WP_003365117.1) способен не только вызывать реакцию гипер-

чувствительности, но и влиять на диапазон хозяев и вирулентные свойства штамма-продуцента [10]. Эффекторный белок HrpI1 (номер WP_002555293.1), попадая в растение-хозяина, преимущественно локализуется в хлоропластах – месте синтеза салициловой кислоты. HrpI1 вызывает ремоделирование структуры тилакоидов хлоропластов и подавляет накопление салициловой кислоты. Также показано, что белок теплового шока растений Hsp70 является основной мишенью HrpI1. Данный эффектор напрямую связывается с Hsp70 через свой С-концевой J-домен и стимулирует гидролиз АТФ Hsp70 *in vitro* [11].

Помимо генов, кодирующих ЭЗТ, в пределах генома штамма 8 идентифицировано 5 генов, кодирующих шапероны CC3Т семейства CesT (номера локусов C4C37_09135, C4C37_09145, C4C37_09300, C4C37_13025, C4C37_27710).

Система секреции второго типа (CC2Т) является переносчиком внеклеточных белков из периплазмы во внешнюю среду. Для этого белки, содержащие сигнальные последовательности, на первом этапе секреции должны быть доставлены в периплазму системами Sec или Tat, после чего данные белки в периплазме подвергаются фолдингу. У фитопатогенных бактерий CC2Т отвечает в основном за перенос внеклеточных ферментов, разрушающих клеточную стенку растений [12]. В пределах генома штамма *Pal* 8 обнаружены генетические детерминанты, относящиеся к CC2Т, они сгруппированы в опероны *gspEFGHIJKLMND* размером 10 089 п. н. и *gspFEDMLKGICHJ* размером 10 292 п. н. и имеют координаты на хромосоме 2 793 913–2 804 001 и 3 753 650–3 763 941 п. н. соответственно. Благодаря данной системе у бактерий *Pal* 8, предположительно, происходит секреция ферментов, представленных в табл. 2.

Система секреции четвертого типа (CC4Т) имеет сходство с белковым аппаратом конъюгации и способна осуществлять секрецию как белков, так и ДНК, а также комплексов ДНК-белок. Функциональное назначение данной системы, которую также называют VirB/D, достаточно подробно охарактеризовано для представителей рода *Agrobacterium* [13]. В обзорной статье [14] сообщается, что CC4Т участвует в горизонтальном переносе генов устойчивости к антибиотикам и генов катаболических путей, усиливающих патогенность и общую бактериальную приспособленность бактерий *Haemophilus* и *Pseudomonas*. У изучаемых бактерий в пределах плазмиды pAL8-02 локализован полный кластер генов *vir* размером 16 366 п. н. (координаты на плазмиде pAL8-02: 44 243–60 608 п. н.). Данный кластер имеет идентичность в 99,99 и 99,91 % с аналогичными кластерами, локализованными в пределах плазмид pPla107-1 (*Pal* M301315) и pPlaYM7902C (*Pal* YM7902) соответственно. Однако, ген *virB3* (номер локуса C4C37_28315) имеет неполную нуклеотидную последовательность, поэтому вероятнее всего данный кластер является неактивным.

Таким образом, показано, что бактерии *Pal* 8 обладают «стандартным» для фитопатогенов набором систем секреции, которые позволяют им успешно колонизировать и инфицировать растения.

Ферменты бактерий Pal 8, разрушающие компоненты клеточных стенок растений. Наличие у растительных клеток клеточной стенки предопределяет присутствие у фитопатогенных бактерий большого арсенала различных ферментов для успешного преодоления данного барьера и получения необходимых питательных субстратов. Следовательно, ферменты, разрушающие клеточную стенку растений, являются важными факторами, обеспечивающими фитопатогенные свойства бактерий. Всего в геноме бактерий штамма *Pal* 8 обнаружен 21 ген, предположительно участвующий в разрушении клеточной стенки растений и кодирующий пектацеллюлазы, гликозилгидролазы, целлюлазы, протеазы и др. (см. табл. 2).

Гены синтеза ферментов, описанные в табл. 2, являются преимущественно высококонсервативными и представлены в геномах штаммов *Pal* YM7902, *Pal* M301315 и *Pal* NM002. Однако хотелось бы отметить, что ген с номером локуса C4C37_05440, кодирующий белок, содержащий домен семейства гликозидгидролаз 99, отсутствует в геноме штамма *Pal* NM002, а ген с номером локуса C4C37_27875, имеющий плазмидную локализацию и кодирующий гликозидгидролазу семейства 68, имеется только в составе плазмиды pPlaYM7902В штамма *Pal* YM7902 (идентичность 94,14 %), а у штаммов *Pal* M301315 и *Pal* NM002 не выявлен.

Т а б л и ц а 2. Характеристика генов синтеза ферментов, разрушающих растительную клеточную стенку, бактерий *Pal 8*Table 2. Characteristics of genes for the synthesis of enzymes that destroy plant cell walls in *Pal 8* bacteria

Номер локуса (ген)	Размер, п. н.	Продукт
Гены, имеющие хромосомную локализацию		
C4C37_05005 (<i>pelL</i>)	1248	Пектатлиаза PelL
C4C37_17180 (<i>pelD</i>)	1140	Пектатлиаза PelD
C4C37_21730	1257	Пектинлиаза
C4C37_10595	1599	Гликозидгидролаза семейства 28
C4C37_05440	4146	Белок, содержащий домен семейства гликозидгидролаз 99
C4C37_17040	879	Гликозидгидролаза
C4C37_05180 (<i>bcsZ</i>)	1212	Целлюлаза BcsZ
C4C37_05185 (<i>bcsC</i>)	3897	Белок биосинтеза целлюлозы BcsC
C4C37_04580	834	Гликозилгидролаза семейства целлюлаз
C4C37_11885	1314	Гликозилгидролаза семейства целлюлаз
C4C37_24940	1173	Гликозилгидролаза семейства целлюлаз
C4C37_12705 (<i>bglX</i>)	2742	β -глюкозидаза BglX
C4C37_27385 (<i>hflC</i>)	1038	Регулятор активности протеазы HflC
C4C37_03105 (<i>hflK</i>)	1194	Регулятор активности протеазы HflK
C4C37_03000	534	Протеаза семейства TIGR02281
C4C37_10605	1434	Металлопротеаза семейства M48
C4C37_01875	444	АТФ-зависимая цинк-протеаза
C4C37_18600	543	АТФ-зависимая цинк-протеаза
C4C37_25505	504	АТФ-зависимая цинк-протеаза
C4C37_20125	2691	Гликозидгидролаза семейства 3
Ген, локализованный на плазмиде rPAL8-01		
C4C37_27875	1296	Гликозидгидролаза семейства 68

П р и м е ч а н и е. □ – внеклеточный белок, □ – локализация белка неизвестна, □ – белок может иметь несколько мест локализации.

Определено, что в пределах генома штамма *Pal 8* локализован ген (номер локуса C4C37_20760), определяющий продукцию белка нуклеации льда. Данные белки характерны для ряда фитопатогенных бактерий родов *Pseudomonas*, *Xanthomonas* и *Erwinia*. Функция этих белков заключается в запуске процессов образования кристаллов льда при более высоких температурах, что способствует разрушению покровов растений и, соответственно, повышению доступности питательных веществ для бактерий [15].

Лей Ли с коллегами в 2019 г. установили, что в геноме штамма *Pal* NM002 отсутствуют гены синтеза коронатина, сириномицина, сириномилина, сиринопептина и фазеолотоксина – токсинов, играющих важную роль в вирулентности штаммов бактерий группы *P. syringae*. Однако им удалось обнаружить у исследуемого штамма кластер генов (*mgoBCAD*), продукты которого участвуют в синтезе манготоксина. Но для полноценного синтеза этого токсина требуется наличие еще и *mbo*-оперона. Поскольку у штамма *Pal* NM002 *mbo*-гены отсутствуют, можно сделать вывод о его неспособности продуцировать полноценный манготоксин [5]. У штамма *Pal 8* также были обнаружены гены, схожие с генами *mgo*-кластера (номера локусов C4C37_26975–C4C37_26990), а генов *mbo*-кластера или генов синтеза иных известных фитотоксинов выявлено не было.

Биосинтез липополисахаридов у бактерий *Pal 8*. Компоненты внеклеточного матрикса и клеточной оболочки, такие как липополисахариды (ЛПС) и экзополисахариды, взаимодействуют непосредственно с поверхностью растения-хозяина и, следовательно, жизненно важны для установления взаимодействия во время эпифитной фазы. Исследования показали, что продукция

ЛПС необходима для эффективной колонизации растения-хозяина и проявления вирулентности патогенных *Pseudomonas* spp. Широко изученный модельный фитопатоген *P. syringae* pv. *tomato* DC3000 содержит несколько кластеров генов ЛПС, которые потенциально могут способствовать формированию матрикса биопленки [16]. В пределах генома штамма *Pal* 8 было определено 34 гена, связанных с синтезом ЛПС (табл. 3).

Т а б л и ц а 3. Характеристика генов биосинтеза ЛПС бактерий *Pal* 8Table 3. Characteristics of LPS biosynthesis genes of *Pal* 8 bacteria

Номер локуса (ген)	Размер, п. н.	Продукт
C4C37_22525 (<i>lptA</i>)	549	ЛПС-экспортирующий периплазматический белок LptA
C4C37_22530 (<i>lptB</i>)	726	ЛПС-экспортирующий ABC-транспортный АТФ-связывающий белок LptB
C4C37_22520 (<i>lptC</i>)	573	ЛПС-экспортирующий ABC-транспортный периплазматический белок LptC
C4C37_25040 (<i>lptD</i>)	2781	Белок сборки ЛПС LptD
C4C37_23735 (<i>lptE</i>)	606	Белок сборки ЛПС LptE
C4C37_06335 (<i>lptF</i>)	1128	ЛПС-экспортирующая ABC-транспортная пермеаза LptF
C4C37_06340 (<i>lptG</i>)	1062	ЛПС-экспортирующая ABC-транспортная пермеаза LptG
C4C37_10015 (<i>lpxA</i>)	777	УДФ-Н-ацетилглюкозаминилтрансфераза
C4C37_10020 (<i>lpxB</i>)	1143	Липид-А-дисахаридсинтаза
C4C37_22285 (<i>lpxC</i>)	912	УДФ-3-О-ацил-N-ацетилглюкозаминдеацетилаза
C4C37_10005 (<i>lpxD</i>)	1056	УДФ-3-О-(3-гидроксимиристоил)глюкозамин-N-ацилтрансфераза
C4C37_20370 (<i>lpxH</i>)	747	УДФ-2,3-диацилглюкозаминдифосфатаза
C4C37_00215 (<i>lpxL</i>)	888	Лизофосфолипидацилтрансфераза
C4C37_20620 (<i>lpxK</i>)	996	Тетраацилдисахарид-4'-киназа
C4C37_02830 (<i>waaF</i>)	1035	Липополисахаридгептозилтрансфераза II
C4C37_02835 (<i>waaC</i>)	1065	Липополисахаридгептозилтрансфераза I
C4C37_02840 (<i>waaG</i>)	1122	Белок гликозилтрансферазы семейства 4
C4C37_02845 (<i>rfaP</i>)	807	Гептозокиназа липополисахаридного ядра RfaP
C4C37_02850	735	Липополисахаридкиназа
C4C37_02855	780	Липополисахаридкиназа
C4C37_02940 (<i>waaA</i>)	1281	Трансфераза 3-дезоксид-манно-октулозоновой кислоты
C4C37_14640	849	Белок биосинтеза липополисахаридов
C4C37_03285	777	ABC-транспортная пермеаза
C4C37_03330 (<i>wavE</i>)	1044	Белок синтеза липополисахаридов WavE
C4C37_24370	885	Белок биосинтеза липополисахаридов
C4C37_17910	927	Гликозилтрансфераза
C4C37_11895	1992	Транспортный белок экзополисахаридов
C4C37_10050 (<i>kdsA</i>)	846	3-дезоксид-8-фосфооктулоноатсинтаза
C4C37_20610 (<i>kdsB</i>)	765	3-дезоксиманнооктулоноатцитидилилтрансфераза
C4C37_22515	540	Гидролаза семейства HAD
C4C37_22510	975	Сахарофосфатизомераза семейства KpsF/GutQ
C4C37_22385	594	Фосфогептозоизомераза
C4C37_00195 (<i>gmhB</i>)	555	D-глицеро-бета-D-манно-гептозо-1,7-бисфосфат-7-фосфатаза
C4C37_02915 (<i>hldE</i>)	1425	Бифункциональная D-глицеро-бета-D-манно-гептозо-7-фосфаткиназа/ D-глицеро-бета-D-манно-гептозо-1-фосфатаденилилтрансфераза HldE

Согласно литературным данным гены *lpxABCDHKL* и *waaA* участвуют в пути биосинтеза ЛПС липида А у бактерий *Escherichia coli*, а гены *lptABCDEFG* – в транспорте данного липида на поверхность клетки [17]. Гены *lptABCDEFG*, *lpxACDHBKL* и *waaA* штамма *Pal* 8 имеют высокую степень сходства с аналогичными генами штаммов *Pal* YM7902, *Pal* M301315 и *Pal* NM002 (идентичность $\geq 99,95$ %). Взаимосвязь между ЛПС изучаемых бактерий и процессом патогенеза все еще требует подтверждения.

Подвижность и способность к хемотаксису у бактерий Pal 8. Жгутики участвуют не только в бактериальном передвижении, но и в хемотаксисе, образовании биопленок, а также адгезии. Известно, что наличие жгутиков играет важную роль в инвазии листьев фасоли фитопатогеном *P. syringae* pv. *phaseolicola* [18]. В исследовании Н. Б. Хунга с соавт. показано, что гены жгутикообразования *fliJ* и *fliI* бактерий *P. cichorii* необходимы для проявления вирулентных свойств штамма при инфицировании растения [19]. В пределах генома штамма 8 были обнаружены генетические детерминанты, обеспечивающие синтез жгутикового аппарата (в скобках приведен номер локуса): *fla* (C4C37_11065), *fle* (C4C37_11085–C4C37_11095, C4C37_11200), *flg* (C4C37_10935–C4C37_10945, C4C37_10980–C4C37_11040), *flh* (C4C37_11185, C4C37_11190, C4C37_11195, C4C37_11435), *fli* (C4C37_11205, C4C37_11060, C4C37_11070–C4C37_11080, C4C37_11100–C4C37_11125, C4C37_11145–C4C37_11180, C4C37_11440, C4C37_00945), *mot* (C4C37_03040, C4C37_03045, C4C37_11230, C4C37_11235, C4C37_20975), а также определяющие хемотаксис: *che* (C4C37_04615, C4C37_04590–C4C37_04605, C4C37_09755–C4C37_09765, C4C37_11245, C4C37_11250, C4C37_10950, C4C37_10955, C4C37_14900, C4C37_11210–C4C37_11220, C4C37_06620), и гены с номерами локусов C4C37_00500, C4C37_04610, C4C37_09750, C4C37_09770–C4C37_09780, C4C37_11380, C4C37_16140, C4C37_22930. Данные гены являются консервативными и встречаются в геномах других бактерий патовара *Pal*. Хотя в некоторых исследованиях [20, 21] выявлена связь наличия генов хемотаксиса с фитопатогенными свойствами псевдомонад, взаимосвязь хемотаксиса с процессами патогенеза у бактерий *Pal* все еще нуждаются в выяснении.

Характеристика генов, связанных с фитостимулирующими и антимикробными свойствами бактерий Pal 8. Косвенное стимулирование роста растений опосредовано антибиотиками или сидерофорами, продуцируемыми бактериями; при этом уменьшается или предотвращается вредное воздействие патогенных для растений микроорганизмов. К факторам прямого стимулирования роста растений относится синтез бактериями различных фитогормонов, солюбилизация почвенных соединений фосфора, фиксация атмосферного азота, продукция ключевого фермента системы этилензависимой регуляции роста растений – 1-аминоциклопропан-1-карбоксилат-деаминазы и др. [22]. В пределах генома *Pal 8* были обнаружены генетические детерминанты, продукты которых можно рассматривать в ключе позитивного воздействия на растения (табл. 4).

Таблица 4. Характеристика генов, связанных с фитостимулирующей активностью бактерий *Pal 8*Table 4. Characteristics of genes associated with phytostimulating activity of the *Pal 8* bacteria

Номер локуса (ген)	Размер, п. н.	Продукт
Гены, отвечающие за стимуляцию роста растений		
C4C37_19985 (<i>acdS</i>)	1017	1-аминоциклопропан-1-карбоксилатдеаминаза
C4C37_00315 (<i>trpA</i>)	813	Альфа-субъединица триптофансинтазы
C4C37_00320 (<i>trpB</i>)	1230	Бета-субъединица триптофансинтазы
C4C37_24825 (<i>trpC</i>)	837	Индол-3-глицеролфосфатсинтаза TrpC
C4C37_24830 (<i>trpD</i>)	1050	Анранилатфосфорибозилтрансфераза
C4C37_24835 (<i>trpG</i>)	600	Анранилатсинтаза компонент II
C4C37_24275 (<i>ribA</i>)	618	ГТФ-циклогидролаза II
C4C37_24295 (<i>ribB</i>)	1092	Бифункциональная 3,4-дигидрокси-2-бутанон-4-фосфатсинтаза/ГТФ-циклогидролаза II
C4C37_24290 (<i>ribE</i>)	477	6,7-диметил-8-рибитиллумазинсинтаза
C4C37_24305 (<i>ribD</i>)	1101	5-амино-6-(5-фосфорибозиламино)урацилредуктаза RibD
C4C37_24300	663	Рибофлавинсинтаза
Гены, определяющие солюбилизацию фосфатов		
C4C37_17450	1929	Фитаза
C4C37_25240 (<i>pqqF</i>)	2310	Белок биосинтеза пирролохинолинхинона PqqF
C4C37_25245 (<i>pqqA</i>)	75	Пептид-предшественник пирролохинолинхинона PqqA
C4C37_25250 (<i>pqqB</i>)	912	Белок биосинтеза пирролохинолинхинона PqqB
C4C37_25255 (<i>pqqC</i>)	756	Пирролохинолинхинонсинтаза PqqC

Окончание табл. 4

Номер локуса (ген)	Размер, п. н.	Продукт
C4C37_25260 (<i>pqqD</i>)	285	Шаперон биосинтеза пирролохинолинхинона PqqD
C4C37_25265 (<i>pqqE</i>)	1170	Белок биосинтеза пирролохинолинхинона PqqE
C4C37_24980	819	Фосфогликолатфосфатаза
C4C37_07525 (<i>mupP</i>)	672	N-ацетилмурамовая кислота 6-фосфатфосфатаза MupP
C4C37_07530 (<i>ubiG</i>)	699	Бифункциональная 2-полипренил-6-гидроксифенолметилаза/3-деметилубихинол-3-О-метилтрансфераза UbiG

Как видно из данных, представленных в табл. 4, в геноме штамма *Pal* 8 присутствует ген *acdS*, кодирующий фермент 1-аминоциклопропан-1-карбоксилатдеаминазу. Под действием данного фермента происходит расщепление предшественника этилена 1-аминоциклопропан-1-карбоксилата до аммиака и α -кетобутирата, что способствует снижению концентрации этилена – гормона старения растений [23]. Гены биосинтеза триптофана и антранилата (*trpAB*, *trpCDG*) были идентифицированы в геноме штамма *Pal* 8. Триптофан является основным предшественником в путях биосинтеза индолилуксусной кислоты (ИУК) у бактерий. Способность синтезировать ИУК является одним из основных свойств ризосферных бактерий, способствующих росту растений [24]. Также была определена локализация генов биосинтеза рибофлавина (*ribABED*, C4C37_24300) – витамина B2. В литературе показано, что рибофлавин способствует росту растений за счет увеличения синтеза фотосинтетических пигментов, ускорения процессов ассимиляции углерода и повышения устойчивости растений к осмотическому стрессу. Также продемонстрировано, что рибофлавин может повышать устойчивость растений к действию фитопатогенов [25].

Способность микроорганизмов переводить соединения фосфора в доступную для растений форму считается одним из важнейших факторов в процессе питания последних. В пределах хромосомы изучаемого штамма выявлен кластер *pqqFABCDE*, гены которого отвечают за синтез пирролохинолинхинона [26]. Данное соединение способствует переводу соединений фосфора в доступную для растений форму. Установлена локализация ряда генов (C4C37_17450, C4C37_24980, *mupP*, *ubiG*) бактерий *Pal* 8, также участвующих в процессах солиubilизации неорганических фосфатов.

Как было сказано выше, помимо прямого стимулирования роста растений, бактерии могут оказывать также косвенное влияние, которое опосредовано антимикробным воздействием за счет синтеза ряда вторичных метаболитов. Данные вторичные метаболиты уменьшают или предотвращают вредное воздействие иных патогенных для растений микроорганизмов, а также влияют на способность бактерий-продуцентов реагировать на стрессовые воздействия. В результате поиска кластеров биосинтетических генов, вовлеченных в синтез вторичных метаболитов, было установлено, что в геноме штамма *Pal* 8 присутствует 12 таких областей, характеристика которых представлена в табл. 5.

Таблица 5. Локусы, определяющие синтез вторичных метаболитов у бактерий *Pal* 8Table 5. Loci determining the synthesis of secondary metabolites in *Pal* 8 bacteria

Номер области	Номер локуса	Размер, п. н.	Функция белка или продукт	Штаммы патовара <i>Pal</i> со схожими генами (код доступа)	Идентичность, %
Области, имеющие хромосомную локализацию					
1	C4C37_00085–C4C37_00170	20 653	Биосинтез фурана	Уникальная область	–
2	C4C37_00855–C4C37_00895	10 371	Циановодород	M301315 (CP031225.1) NM002 (CP020351.1)	100,00 99,99
3	C4C37_02275–C4C37_02455	39 710	Биосинтез арилполиена	M301315 (CP031225.1) NM002 (CP020351.1)	100,00 100,00
4	C4C37_07050–C4C37_07110	14 119	Биосинтез N-ацетилглутаминил- глутаминамида (НАГН)	M301315 (CP031225.1) NM002 (CP020351.1)	100,00 100,00
5	C4C37_14110–C4C37_14335	48 598	Кластер нерибосомной пептидсинтазы	M301315 (CP031225.1) NM002 (CP020351.1)	99,99 100,00

Окончание табл. 5

Номер области	Номер локуса	Размер, п. н.	Функция белка или продукт	Штаммы патовара <i>Pal</i> со схожими генами (код доступа)	Идентичность, %
6	C4C37_15680–C4C37_15735	11 585	Циановодород	M301315 (CP031225.1) NM002 (CP020351.1)	100,00 100,00
7	C4C37_19100–C4C37_19390	100 821	Пиовердин	M301315 (CP031225.1) NM002 (CP020351.1)	100,00 99,97
8	C4C37_19930–C4C37_20125	62 212	Кластер нерибосомной пептидсинтазы	M301315 (CP031225.1) NM002 (CP020351.1)	99,99 99,99
9	C4C37_20655–C4C37_20745	19 530	Биосинтез гомосеринлактона	M301315 (CP031225.1) NM002 (CP020351.1)	99,98 99,98
10	C4C37_25130–C4C37_25300	41 258	Кластер нерибосомной пептидсинтазы	M301315 (CP031225.1) NM002 (CP020351.1)	100,00 99,99
11	C4C37_26895–C4C37_27085	42 518	Кластер нерибосомной пептидсинтазы	M301315 (CP031225.1) YM7902 (CP127045.1)	99,99 99,99
Область, локализованная на плазмиде pPAL8-02					
12	C4C37_28140–C4C37_28235	20 734	Биосинтез фурана	Уникальная область	—

Область № 1, предположительно определяющая биосинтез фурана, не показала сходства с известными кластерами вторичных метаболитов бактерий согласно базе данных antiSMASH. По данным литературы, производные фурана являются ингибиторами роста микроорганизмов, однако показано, что некоторые бактерии могут использовать эти соединения в качестве источника углерода и энергии [27]. В пределах данной области открытая рамка считывания (ОРС) основного биосинтетического гена нарушена в результате встраивания IS-элемента, поэтому, вероятнее всего, данный кластер является неактивным и неспособным синтезировать конечный метаболит.

Области № 2 и 6 представлены генами, которые, предположительно, определяют синтез циановодорода – соединения, подавляющего рост нематод родов *Meloidogyne* и *Caenorhabditis*, паразитирующих на растениях томата, огурца, перца, картофеля и т. д. [28]. Также продемонстрирована способность циановодорода ингибировать рост грибных фитопатогенов *Thielaviopsis basicola*, *Fusarium oxysporum* f. sp. *radices-lycopersici* и *Pythium ultimum*, которые вызывают корневые гнили табака, томата и огурца соответственно [29].

Область № 3 имеет 40 % сходства с арилполиеновым кластером бактерий *Aliivibrio fischeri* ES114 [30]. Данный кластер определяет синтез бактериальных пигментов, которые отвечают за защиту бактерии от активных форм кислорода (подобно каротиноидам).

В пределах области № 4 расположен кластер генов, который отвечает за биосинтез осмолита НАГГН. Осмопротекция является фундаментальным механизмом, позволяющим справиться с высоким уровнем содержания солей в среде обитания. Исследователями было показано, что НАГГН является доминирующим соединением, продуцируемым *Pseudomonas* spp. при воздействии осмотического стресса [31].

Область № 5 содержит кластер генов нерибосомной пептидсинтазы и имеет 44 % сходства с локусом синтеза аниказина у бактерий *P. fluorescens* НК10770. Показано, что циклический липопептид аниказин обладает двойной функциональностью, обеспечивая роевую подвижность и действуя как антипротозойное соединение в отношении амёб *Polysphondylium violaceum*, и таким образом защищает штамм-продуцент от поедания простейшими [32]. ОРС основного биосинтетического гена данной области имеет внутренние стоп-кодоны, за счет чего кластер, предположительно, является неактивным.

Гены, входящие в состав области № 7, кодируют синтез сидерофора пиовердина. Известно, что опосредованная сидерофорами конкуренция за связывание железа, содержащегося в почве, играет фундаментальную роль в антагонизме флуоресцентных псевдомонад против почвенных микроорганизмов [33].

В пределах области № 8 локализован кластер нерибосомной пептидсинтазы, гены которого на 33 % схожи с генами синтеза хитинимида. Данное соединение описано для штамма *Chitinomonas koreensis* DSM 17726 и относится к классу детоксиноподобных соединений. Показано, что хитинимид способствует повышению урожайности сельскохозяйственных культур и обладает

антагонистическим действием в отношении *Streptomyces* sp. [34]. В пределах ОРС основного биосинтетического гена данной области обнаружены внутренние стоп-кодоны, поэтому, вероятнее всего, данный кластер не способен синтезировать полноценный метаболит.

Область № 9 определяет синтез гомосеринлактона. Это соединение используется бактериями для регуляции экспрессии генов вирулентности в процессе, известном как чувство кворума [35].

Области № 10 и 11 содержат кластеры генов нерибосомных пептидсинтаз. Гены, входящие в состав области № 10, показали сходство с генами синтеза соединения, подобного ланкацидину С. Согласно литературным данным ланкацидин С обладает противоопухолевой и антибактериальной активностью [36]. В свою очередь, гены, составляющие область № 11, имеют сходство с генами биосинтеза фрагина бактерий *Burkholderia cenocepacia* H111. Предположительно, продукт данного гена является металлофором и обеспечивает хелатирование металлов, что составляет основу его антифунгальной активности [37].

Область № 12 локализована в пределах плазмиды pPAL8-02, по данным ресурса antiSMASH, содержит гены синтеза фурана. Характеристика этого вторичного метаболита приведена в описании к области № 1.

Заключение. В результате проведенной работы установлена локализация генов, продукты которых определяют фитопатогенные свойства бактерий *Pal* 8. В частности, показано наличие 26 генетических детерминант, входящих в кластер *hrp/hrc* и кодирующих компоненты ССЗТ, а также 34 гена эффекторов данной системы, из которых 14 эффекторов являются общими для представителей патоваров вида *P. amygdali*, а 2 (НорZ2 и НорЕ1) – уникальны для патовара *lachrymans*.

Обнаружен 21 ген, кодирующий пектацелиазы, гликозидгидролазы, целлюлазы и протеазы, которые могут участвовать в разрушении клеточной стенки растений. Выявлено 77 генов биосинтеза жгутиков и генов хемотаксиса бактерий штамма *Pal* 8. Определено 34 гена, связанных с синтезом липополисахаридов.

Также в пределах нуклеотидной последовательности генома бактерий *Pal* 8 присутствуют гены, связанные с положительными воздействиями на растения: ген синтеза 1-аминоциклопропан-1-карбоксилатдеаминазы – ключевого фермента системы этилензависимой регуляции роста растений; 5 генов биосинтеза триптофана и антранилата – предшественников в путях биосинтеза индолилуксусной кислоты; 5 генов биосинтеза рибофлавина (витамина В2), влияющего на ускорение роста растений и повышающего устойчивость растений к осмотическому стрессу; 10 генов, определяющих процессы солюбилизации неорганических фосфатов и тем самым способствующих минеральному питанию растений. В геноме штамма *Pal* 8 присутствуют 12 областей синтеза вторичных метаболитов (4 кластера нерибосомных пептидсинтаз, 2 кластера синтеза фурана, 2 кластера синтеза циановодорода, кластеры синтеза арилполиена, N-ацетилглутаминилглутамиамида, гомосеринлактона и пиовердина), обеспечивающих антимикробные свойства и ответ на стрессовые условия.

Таким образом, нами были определены вероятные генетические детерминанты, продукты которых лежат как в основе патогенеза, так и в основе механизма стимулирования роста и развития растений бактериями *Pal* 8. Полученные данные демонстрируют тот факт, что грань, определяющая бактерии как полезные или патогенные, достаточно тонкая и переключение конкретного штамма с одного пути взаимодействия с растением на другой, вероятнее всего, зависит от среды обитания, плотности бактериальной культуры, воздействия различных стрессов и других, возможно, еще не установленных факторов [38]. Учитывая наличие генов, продукты которых связаны и с положительными, и с отрицательными воздействиями штамма 8 на растения, а также имеющиеся геномные перестройки, свидетельствующие об активных эволюционных событиях, можно высказать предположение, что данный штамм претерпевает переход от сапрофитного образа жизни к паразитическому либо наоборот.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Благодарности. Исследования выполнены при финансовой поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (договор № Б23М-076).

Acknowledgements. The research was carried out with the financial support of the Belarusian Republican Foundation for Fundamental Research (contract No. B23M-076).

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Муратова, А. А. Особенности структурно-функциональной организации генома бактерии *Pseudomonas amygdali* pv. *lachrymans* 8 – возбудителя угловатой пятнистости листьев огурца / А. А. Муратова, А. Э. Охремчук, Л. Н. Валентович // Весті Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2025. – Т. 70, № 2. – С. 135–145. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-2-135-145>
2. Genome-based evolutionary history of *Pseudomonas* spp / C. Hesse, F. Schulz, C. T. Bull [et al.] // Environmental Microbiology. – 2018. – Vol. 20, N 6. – P. 2142–2159. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.14130>
3. PSORTb 3.0: improved protein subcellular localization prediction with refined localization subcategories and predictive capabilities for all prokaryotes / N. Y. Yu, J. R. Wagner, M. R. Laird [et al.] // Bioinformatics. – 2010. – Vol. 26, N 13. – P. 1608–1615. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq249>
4. antiSMASH 7.0: new and improved predictions for detection, regulation, chemical structures and visualisation / K. Blin, S. Shaw, H. E. Augustijn [et al.] // Nucleic Acids Research. – 2023. – Vol. 51, N W1. – P. W46–W50. <https://doi.org/10.1093/nar/gkad344>
5. Comparative genomic analysis of *Pseudomonas amygdali* pv. *lachrymans* NM002: Insights into its potential virulence genes and putative invasion determinants / L. Li, L. Yuan, Y. Shi [et al.] // Genomics. – 2019. – Vol. 111, N 6. – P. 1493–1503. <https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2018.10.004>
6. Nikolaichik, Y. Sigmoid: a user-friendly tool for improving bacterial genome annotation through analysis of transcription control signals / Y. Nikolaichik, A. U. Damienikan // PeerJ. – 2016. – Vol. 4. – Art. e2056. <https://doi.org/10.7717/peerj.2056>
7. Global Analysis of the HrpL Regulon in the Plant Pathogen *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 Reveals New Regulon Members with Diverse Functions / H. N. Lam, S. Chakravarthy, H.-L. Wei [et al.] // PLoS One. – 2014. – Vol. 9, N 8. – P. e106115. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0106115>
8. Chang, J. H. The ABCs and 123s of bacterial secretion systems in plant pathogenesis / J. H. Chang, D. Desveaux, A. L. Creason // Annual Review of Phytopathology. – 2014. – Vol. 52. – P. 317–345. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-011014-015624>
9. van der Hoorn, R. A. L. From Guard to Decoy: A New Model for Perception of Plant Pathogen Effectors / R. A. L. van der Hoorn, S. Kamoun // The Plant Cell. – 2008. – Vol. 20, N 8. – P. 2009–2017. <https://doi.org/10.1105/tpc.108.060194>
10. Hung, N. B. An effector gene *hopA1* influences on virulence, host specificity, and lifestyles of *Pseudomonas cichorii* JBC1 / N. B. Hung, G. Ramkumar, Y. H. Lee // Res Microbiol. – 2014. – Vol. 165, N 8. – P. 620–629. <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2014.08.001>
11. Jelenska, J. *Pseudomonas syringae* hijacks plant stress chaperone machinery for virulence / J. Jelenska, J. A. van Hal, J. T. Greenberg // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2010. – Vol. 107, N 29. – P. 13177–13182. <https://doi.org/10.1073/pnas.0910943107>
12. Jha, G. Bacterial type two secretion system secreted proteins: double-edged swords for plant pathogens / G. Jha, R. Rajeshwari, R. V. Sonti // Molecular Plant-Microbe Interactions. – 2005. – Vol. 18, N 9. – P. 891–898. <https://doi.org/10.1094/mpmi-18-0891>
13. Type IV secretion systems: Advances in structure, function, and activation / T. R. D. Costa, L. Harb, P. Khara [et al.] // Molecular Microbiology. – 2021. – Vol. 115, N 3. – P. 436–452. <https://doi.org/10.1111/mmi.14670>
14. Juhas, M. Type IV secretion systems and genomic islands-mediated horizontal gene transfer in *Pseudomonas* and *Haemophilus* / M. Juhas // Microbiological Research. – 2015. – Vol. 170. – P. 10–17. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2014.06.007>
15. Li, J. Bacterial ice nucleation and its potential application in the food industry / J. Li, T.-Ch. Lee // Trends in Food Science & Technology. – 1995. – Vol. 6, N 8. – P. 259–265. [https://doi.org/10.1016/s0924-2244\(00\)89110-4](https://doi.org/10.1016/s0924-2244(00)89110-4)
16. Enhanced annotations and features for comparing thousands of *Pseudomonas* genomes in the *Pseudomonas* genome database / G. L. Winsor, E. J. Griffiths, R. Lo [et al.] // Nucleic Acids Research. – 2016. – Vol. 44, N D1. – P. D646–653. <https://doi.org/10.1093/nar/gkv1227>
17. Functional Interaction between the Cytoplasmic ABC Protein LptB and the Inner Membrane LptC Protein, Components of the Lipopolysaccharide Transport Machinery in *Escherichia coli* / A. M. Martorana, M. Benedet, E. A. Maccagni [et al.] // Journal of Bacteriology. – 2016. – Vol. 198, N 16. – P. 2192–2203. <https://doi.org/10.1128/jb.00329-16>
18. Panopoulos, N. J. Role of Flagellar Motility in the Invasion of Bean Leaves by *Pseudomonas phaseolicola* / N. J. Panopoulos // Phytopathology. – 1974. – Vol. 64, N 11. – P. 1389–1397. <https://doi.org/10.1094/phyto-64-1389>
19. Elucidation of the functional role of flagella in virulence and ecological traits of *Pseudomonas cichorii* using flagella absence ($\Delta fliJ$) and deficiency ($\Delta fliI$) mutants / N. B. Hung, G. Ramkumar, D. Bhattacharyya, Y. H. Lee // Research in Microbiology. – 2016. – Vol. 167, N 4. – P. 262–271. <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2016.01.006>
20. Chemoperception of Specific Amino Acids Controls Phytopathogenicity in *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* / J. P. Cerna-Vargas, S. Santamaria-Hernando, M. A. Matilla [et al.] // mBio. – 2019. – Vol. 10, N 5. – P. e01868-19. <https://doi.org/10.1128/mBio.01868-19>
21. Requirement of chemotaxis and aerotaxis in host tobacco infection by *Pseudomonas syringae* pv. *tabaci* 6605 / Y. Ichinose, Y. Watanabe, S. A. Tumewu [et al.] // Physiological and Molecular Plant Pathology. – 2023. – Vol. 124. – Art. 101970. <https://doi.org/10.1016/j.pmp.2023.101970>
22. A Look at Plant-Growth-Promoting Bacteria / L. J. Gómez-Godínez, J. L. Aguirre-Noyola, E. Martínez-Romero [et al.] // Plants. – 2023. – Vol. 12, N 8. – Art. 1668. <https://doi.org/10.3390/plants12081668>
23. Gontia-Mishra, I. Recent developments in use of L-aminocyclopropane-L-carboxylate (ACC) deaminase for conferring tolerance to biotic and abiotic stress / I. Gontia-Mishra, S. Sasidharan, S. Tiwari // Biotechnology Letters. – 2014. – Vol. 36, N 5. – P. 889–898. <https://doi.org/10.1007/s10529-014-1458-9>

24. Whole Genome Analysis of Sugarcane Root-Associated Endophyte *Pseudomonas aeruginosa* B18-A Plant Growth-Promoting Bacterium With Antagonistic Potential Against *Sporisorium scitamineum* / P. Singh, R. K. Singh, D.-J. Guo [et al.] // *Frontiers in Microbiology*. – 2021. – Vol. 12. – Art. 628376. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.628376>
25. The regulatory role of riboflavin in the drought tolerance of tobacco plants depends on ROS production / B. Deng, X. Jin, Y. Yang [et al.] // *Plant Growth Regulation*. – 2014. – Vol. 72, N 3. – P. 269–277. <https://doi.org/10.1007/s10725-013-9858-8>
26. Pyrroloquinoline Quinone Is a Plant Growth Promotion Factor Produced by *Pseudomonas fluorescens* B16 / O. Choi, J. Kim, J.-G. Kim [et al.] // *Plant Physiology*. – 2008. – Vol. 146, N 2. – C. 323–324. <https://doi.org/10.1104/pp.107.112748>
27. Thieme, B. Cloning and characterization of a gene cluster involved in tetrahydrofuran degradation in *Pseudonocardia* sp. strain K1 / B. Thieme, J. R. Andreesen, T. Schröder // *Archives of Microbiology*. – 2003. – Vol. 179, N 4. – P. 266–277. <https://doi.org/10.1007/s00203-003-0526-7>
28. Role of cyanide production by *Pseudomonas fluorescens* CHA0 in the suppression of root-knot nematode, *Meloidogyne javanica* in tomato / I. A. Siddiqui, S. Sh. Shaikat, I. H. Sheikh, A. Khan // *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. – 2006. – Vol. 22, N 6. – P. 641–650. <https://doi.org/10.1007/s11274-005-9084-2>
29. Ramette, A. Prevalence of fluorescent pseudomonads producing antifungal phloroglucinols and/or hydrogen cyanide in soils naturally suppressive or conducive to tobacco black root rot / A. Ramette, Y. Moëgne-Loccoz, G. Défago // *FEMS Microbiology Ecology*. – 2003. – Vol. 44, N 1. – P. 35–43. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2003.tb01088.x>
30. Insights into secondary metabolism from a global analysis of prokaryotic biosynthetic gene clusters / P. Cimermanic, M. H. Medema, J. Claesen [et al.] // *Cell*. – 2014. – Vol. 158, N 2. – P. 412–421. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2014.06.034>
31. D'Souza-Ault, M. R. Roles of N-acetylglutaminylglutamine amide and glycine betaine in adaptation of *Pseudomonas aeruginosa* to osmotic stress / M. R. D'Souza-Ault, L. T. Smith, G. M. Smith // *Applied and Environmental Microbiology*. – 1993. – Vol. 59, N 2. – P. 473–478. <https://doi.org/10.1128/aem.59.2.473-478.1993>
32. Structure, Biosynthesis, and Biological Activity of the Cyclic Lipopeptide Anikasin / S. Götze, R. Herbst-Irmer, M. Klapper [et al.] // *ACS Chemical Biology*. – 2017. – Vol. 12, N 10. – P. 2498–2502. <https://doi.org/10.1021/acscchembio.7b00589>
33. Haas, D. Biological control of soil-borne pathogens by fluorescent pseudomonads / D. Haas, G. Défago // *Nature Reviews Microbiology*. – 2005. – Vol. 3, N 4. – P. 307–319. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1129>
34. Rational construction of genome-reduced *Burkholderiales* chassis facilitates efficient heterologous production of natural products from proteobacteria / J. Liu, H. Zhou, Zh. Yang [et al.] // *Nature Communications*. – 2021. – Vol. 12, N 1. – Art. 4347. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-24645-0>
35. N-Acyl Homoserine Lactone Analog Modulators of the *Pseudomonas aeruginosa* RhII Quorum Sensing Signal Synthase / D. Shin, Ch. Gorgulla, M. E. Boursier [et al.] // *ACS Chemical Biology*. – 2019. – Vol. 14, N 10. – P. 2305–2314. <https://doi.org/10.1021/acscchembio.9b00671>
36. Ayoub, A. T. Computational Prediction of the Mode of Binding of Antitumor Lankacidin C to Tubulin / A. T. Ayoub, M. A. Elrefaiy, K. Arakawa // *ACS Omega*. – 2019. – Vol. 4, N 2. – P. 4461–4471. <https://doi.org/10.1021/acsomega.8b03470>
37. Biosynthesis of fragin is controlled by a novel quorum sensing signal / Ch. Jenul, S. Sieber, Ch. Daepfen [et al.] // *Nature Communications*. – 2018. – Vol. 9, N 1. – Art. 1297. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03690-2>
38. Plant–phytopathogen interactions: bacterial responses to environmental and plant stimuli / S. Leonard, F. Hommais, W. Nasser, S. Reverchon // *Environmental Microbiology*. – 2017. – Vol. 19, N 5. – P. 1689–1716. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13611>

References

1. Muratova A. A., Akhremchuk A. E., Valentovich L. N. Special aspects of structural and functional organization of the genome of *Pseudomonas amygdali* pv. *lachrymans* 8: a causative agent of angular leaf spot of cucumber. *Vestsi Natsyyanal' nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2025, vol. 70, no. 2, pp. 135–145 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-2-135-145>
2. Hesse C., Schulz F., Bull C. T., Shaffer B. T., Yan Q., Shapiro N., Hassan K. A., Varghese N., Elbourne L. D. H., Paulsen I. T., Kyrpides N., Woyke T., Loper J. E. Genome-based evolutionary history of *Pseudomonas* spp. *Environmental Microbiology*, 2018, vol. 20, no. 6, pp. 2142–2159. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.14130>
3. Yu N. Y., Wagner J. R., Laird M. R., Melli G., Rey S., Lo R., Dao P., Sahinalp S. C., Ester M., Foster L. J., Brinkman F. S. L. PSORTb 3.0: improved protein subcellular localization prediction with refined localization subcategories and predictive capabilities for all prokaryotes. *Bioinformatics*, 2010, vol. 26, no. 13, pp. 1608–1615. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq249>
4. Blin K., Shaw S., Augustijn H. E., Reitz Z. L., Biermann F., Alanjary M., Fetter A., Terlouw B. R., Metcalf W. W., Helfrich E. J. N., van Wezel G. P., Medema M. H., Weber T. antiSMASH 7.0: new and improved predictions for detection, regulation, chemical structures and visualisation. *Nucleic Acids Research*, 2023, vol. 51, no. W1, pp. W46–W50. <https://doi.org/10.1093/nar/gkad344>
5. Li L., Yuan L., Shi Y., Xie X., Chai A., Wang Q., Li B. Comparative genomic analysis of *Pseudomonas amygdali* pv. *lachrymans* NM002: Insights into its potential virulence genes and putative invasion determinants. *Genomics*, 2019, vol. 111, no. 6, pp. 1493–1503. <https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2018.10.004>
6. Nikolaichik Y., Damienikan A. U. Sigmoid: a user-friendly tool for improving bacterial genome annotation through analysis of transcription control signals. *PeerJ*, 2016, vol. 4, art. e2056. <https://doi.org/10.7717/peerj.2056>
7. Lam H. N., Chakravarthy S., Wei H.-L., BuiNguyen H., Stodghill P. V., Collmer A., Swingle B. M., Cartinhour S. W. Global Analysis of the HrpL Regulon in the Plant Pathogen *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 Reveals New Regulon Members with Diverse Functions. *PLoS One*, 2014, vol. 9, no. 8, p. e106115. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0106115>

8. Chang J. H., Desveaux D., Creason A. L. The ABCs and 123s of bacterial secretion systems in plant pathogenesis. *Annual Review of Phytopathology*, 2014, vol. 52, pp. 317–345. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-011014-015624>
9. van der Hoorn R. A. L., Kamoun S. From Guard to Decoy: A New Model for Perception of Plant Pathogen Effectors. *The Plant Cell*, 2008, vol. 20, no. 8, pp. 2009–2017. <https://doi.org/10.1105/tpc.108.060194>
10. Hung N. B., Ramkumar G., Lee Y. H. An effector gene *hopA1* influences on virulence, host specificity, and lifestyles of *Pseudomonas cichorii* JBC1. *Res Microbiol*, 2014, vol. 165, no. 8, pp. 620–629. <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2014.08.001>
11. Jelenska J., van Hal J. A., Greenberg J. T. *Pseudomonas syringae* hijacks plant stress chaperone machinery for virulence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2010, vol. 107, no. 29, pp. 13177–13182. <https://doi.org/10.1073/pnas.0910943107>
12. Jha G., Rajeshwari R., Sonti R. V. Bacterial type two secretion system secreted proteins: double-edged swords for plant pathogens. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2005, vol. 18, no. 9, pp. 891–898. <https://doi.org/10.1094/mpmi-18-0891>
13. Costa T. R. D., Harb L., Khara P., Zeng L., Hu B., Christie P. J. Type IV secretion systems: Advances in structure, function, and activation. *Molecular Microbiology*, 2021, vol. 115, no. 3, pp. 436–452. <https://doi.org/10.1111/mmi.14670>
14. Juhas M. Type IV secretion systems and genomic islands-mediated horizontal gene transfer in *Pseudomonas* and *Haemophilus*. *Microbiological Research*, 2015, vol. 170, pp. 10–17. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2014.06.007>
15. Li J., Lee T.-Ch. Bacterial ice nucleation and its potential application in the food industry. *Trends in Food Science & Technology*, 1995, vol. 6, no. 8, pp. 259–265. [https://doi.org/10.1016/s0924-2244\(00\)89110-4](https://doi.org/10.1016/s0924-2244(00)89110-4)
16. Winsor G. L., Griffiths E. J., Lo R., Dhillon B. K., Shay J. A., Brinkman F. S. L. Enhanced annotations and features for comparing thousands of *Pseudomonas* genomes in the *Pseudomonas* genome database. *Nucleic Acids Research*, 2016, vol. 44, no. D1, pp. D646–653. <https://doi.org/10.1093/nar/gkv1227>
17. Martorana A. M., Benedet M., Maccagni E. A., Sperandeo P., Villa R., Dehò G., Polissi A. Functional Interaction between the Cytoplasmic ABC Protein LptB and the Inner Membrane LptC Protein, Components of the Lipopolysaccharide Transport Machinery in *Escherichia coli*. *Journal of Bacteriology*, 2016, vol. 198, no. 16, pp. 2192–2203. <https://doi.org/10.1128/jb.00329-16>
18. Panopoulos N. J. Role of Flagellar Motility in the Invasion of Bean Leaves by *Pseudomonas phaseolicola*. *Phytopathology*, 1974, vol. 64, no. 11, pp. 1389–1397. <https://doi.org/10.1094/phyto-64-1389>
19. Hung N. B., Ramkumar G., Bhattacharyya D., Lee Y. H. Elucidation of the functional role of flagella in virulence and ecological traits of *Pseudomonas cichorii* using flagella absence (Δ *fljJ*) and deficiency (Δ *fljI*) mutants. *Research in Microbiology*, 2016, vol. 167, no. 4, pp. 262–271. <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2016.01.006>
20. Cerna-Vargas J. P., Santamaría-Hernando S., Matilla M. A., Rodríguez-Herva J. J., Daddaoua A., Rodríguez-Palenzuela P., Krell, T., López-Solanilla E. Chemoperception of Specific Amino Acids Controls Phytopathogenicity in *Pseudomonas syringae* pv. *tomato*. *mBio*, 2019, vol. 10, no. 5, p. e01868-19. <https://doi.org/10.1128/mBio.01868-19>
21. Ichinose Y., Watanabe Y., Tumewu S. A., Matsui H., Yamamoto M., Noutoshi Y., Toyoda K. Requirement of chemotaxis and aerotaxis in host tobacco infection by *Pseudomonas syringae* pv. *tabaci* 6605. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2023, vol. 124, art. 101970. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2023.101970>
22. Gómez-Godínez L. J., Aguirre-Noyola J. L., Martínez-Romero E., Arteaga-Garibay R. I., Ireta-Moreno J., Ruvalcaba-Gómez J. M. A Look at Plant-Growth-Promoting Bacteria. *Plants*, 2023, vol. 12, no. 8, art. 1668. <https://doi.org/10.3390/plants12081668>
23. Gontia-Mishra I., Sasidharan S., Tiwari S. Recent developments in use of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) deaminase for conferring tolerance to biotic and abiotic stress. *Biotechnology Letters*, 2014, vol. 36, no. 5, pp. 889–898. <https://doi.org/10.1007/s10529-014-1458-9>
24. Singh P., Singh R. K., Guo D.-J., Sharma A., Singh R. N., Li D.-P., Malviya M. K., Song X.-P., Lakshmanan P., Yang L.-T., Li Y.-R. Whole Genome Analysis of Sugarcane Root-Associated Endophyte *Pseudomonas aeruginosa* B18-A Plant Growth-Promoting Bacterium With Antagonistic Potential Against *Sporisorium scitamineum*. *Frontiers in Microbiology*, 2021, vol. 12, art. 628376. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.628376>
25. Deng B., Jin X., Yang Y., Lin Z., Zhang Y. The regulatory role of riboflavin in the drought tolerance of tobacco plants depends on ROS production. *Plant Growth Regulation*, 2014, vol. 72, no. 3, pp. 269–277. <https://doi.org/10.1007/s10725-013-9858-8>
26. Choi O., Kim J., Kim J.-G., Jeong Y., Moon J. S., Park C. S., Hwang I. Pyrroloquinoline Quinone Is a Plant Growth Promotion Factor Produced by *Pseudomonas fluorescens* B16. *Plant Physiology*, 2008, vol. 146, no. 2, pp. 323–324. <https://doi.org/10.1104/pp.107.112748>
27. Thiemer B., Andreesen J. R., Schröder T. Cloning and characterization of a gene cluster involved in tetrahydrofuran degradation in *Pseudonocardia* sp. strain K1. *Archives of Microbiology*, 2003, vol. 179, no. 4, pp. 266–277. <https://doi.org/10.1007/s00203-003-0526-7>
28. Siddiqui I. A., Shaikat S. Sh., Sheikh I. H., Khan A. Role of cyanide production by *Pseudomonas fluorescens* CHA0 in the suppression of root-knot nematode, *Meloidogyne javanica* in tomato. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2006, vol. 22, no. 6, pp. 641–650. <https://doi.org/10.1007/s11274-005-9084-2>
29. Ramette A., Moënne-Loccoz Y., Défago G. Prevalence of fluorescent pseudomonads producing antifungal phloroglucinols and/or hydrogen cyanide in soils naturally suppressive or conducive to tobacco black root rot. *FEMS Microbiology Ecology*, 2003, vol. 44, no. 1, pp. 35–43. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2003.tb01088.x>
30. Cimermancic P., Medema M. H., Claesen J., Kurita K., Wieland Brown L. C., Mavrommatis K., Pati A., Godfrey P. A., Koehrsen M., Clardy J., Birren B. W., Takano E., Sali A., Lington R. G., Fischbach M. A. Insights into secondary metabolism

from a global analysis of prokaryotic biosynthetic gene clusters. *Cell*, 2014, vol. 158, no. 2, pp. 412–421. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2014.06.034>

31. D'Souza-Ault M. R., Smith L. T., Smith G. M. Roles of N-acetylglutaminyglutamine amide and glycine betaine in adaptation of *Pseudomonas aeruginosa* to osmotic stress. *Applied and Environmental Microbiology*, 1993, vol. 59, no. 2, pp. 473–478. <https://doi.org/10.1128/aem.59.2.473-478.1993>

32. Götz S., Herbst-Irmer R., Klapper M., Görls H., Schneider K. R. A., Barnett R., Burks T., Neu U., Stallforth P. Structure, Biosynthesis, and Biological Activity of the Cyclic Lipopeptide Anikasin. *ACS Chemical Biology*, 2017, vol. 12, no. 10, pp. 2498–2502. <https://doi.org/10.1021/acscchembio.7b00589>

33. Haas D., Défago G. Biological control of soil-borne pathogens by fluorescent pseudomonads. *Nature Reviews Microbiology*, 2005, vol. 3, no. 4, pp. 307–319. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1129>

34. Liu J., Zhou H., Yang, Zh., Wang X., Chen H., Zhong L., Zheng W., Niu W., Wang S., Ren X., Zhong G., Wang Y., Ding X., Müller R., Zhang Y., Bian X. Rational construction of genome-reduced *Burkholderiales* chassis facilitates efficient heterologous production of natural products from proteobacteria. *Nature Communications*, 2021, vol. 12, no. 1, art. 4347. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-24645-0>

35. Shin D., Gorgulla Ch., Boursier M. E., Rexrode N., Brown E. C., Arthanari H., Blackwell H. E., Nagarajan R. N-Acyl Homoserine Lactone Analog Modulators of the *Pseudomonas aeruginosa* RhII Quorum Sensing Signal Synthase. *ACS Chemical Biology*, 2019, vol. 14, no. 10, pp. 2305–2314. <https://doi.org/10.1021/acscchembio.9b00671>

36. Ayoub A. T., Elrefaiy M. A., Arakawa K. Computational Prediction of the Mode of Binding of Antitumor Lankacidin C to Tubulin. *ACS Omega*, 2019, vol. 4, no. 2, pp. 4461–4471. <https://doi.org/10.1021/acsomega.8b03470>

37. Jenul Ch., Sieber S., Daeppen Ch., Mathew A., Lardi M., Pessi G., Hoepfner D., Neuburger M., Linden A., Gademann K., Eberl L. Biosynthesis of fragin is controlled by a novel quorum sensing signal. *Nature Communications*, 2018, vol. 9, no. 1, art. 1297. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03690-2>

38. Leonard S., Hommais F., Nasser W., Reverchon S. Plant–phytopathogen interactions: bacterial responses to environmental and plant stimuli. *Environmental Microbiology*, 2017, vol. 19, no. 5, pp. 1689–1716. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13611>

Информация об авторах

Муратова Анна Алексеевна – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Институт микробиологии НАН Беларуси (ул. Академика Купревича, 2, 220084, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: muratova@mbio.bas-net.by

Охремчук Артур Эдуардович – науч. сотрудник. Институт микробиологии НАН Беларуси (ул. Академика Купревича, 2, 220084, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: a.akhremchuk@mbio.bas-net.by

Валентович Леонид Николаевич – канд. биол. наук, доцент, заведующий лабораторией. Институт микробиологии НАН Беларуси (ул. Академика Купревича, 2, 220084, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: valentovich@mbio.bas-net.by

Information about the authors

Anna A. Muratova – Ph. D. (Biol.), Senior Researcher. Institute of Microbiology of the National Academy of Sciences of Belarus (2, Academician Kuprevich Str., 220084, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: muratova@mbio.bas-net.by

Artur E. Akhremchuk – Researcher. Institute of Microbiology of the National Academy of Sciences of Belarus (2, Academician Kuprevich Str., 220084, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: a.akhremchuk@mbio.bas-net.by

Leonid N. Valentovich – Ph. D. (Biol.), Associate Professor, Head of the Laboratory. Institute of Microbiology of the National Academy of Sciences of Belarus (2, Academician Kuprevich Str., 220084, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: valentovich@mbio.bas-net.by