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 УГЛОВАТОЙ 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-карбоксилатдезаминазы, триптофана и антранилата, рибофлавина (витамина B2), а также гены, продукты которых определяют солюбилизацию неорганических фосфатов. В геноме штамма *P. amygdali* pv. *lachrymans* 8 обнаружено 12 локусов, ответственных за синтез вторичных метаболитов (нерибосомных пептидов, циановодорода, фурана, арилполиена, N-ацетилглутаминилглутаминамида, 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 угловатой пятнистости листьев огурца / А. А. Муратова, А. Э. Охремчук, Л. Н. Валентович // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 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 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. *Vestsi Natsyyanal'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

© Муратова А. А., Охремчук А. Э., Валентович Л. Н., 2025

**Введение.** Характеристика полифилетического рода *Pseudomonas*, группы фитопатогенных бактерий *P. syringae* и подбородное 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.

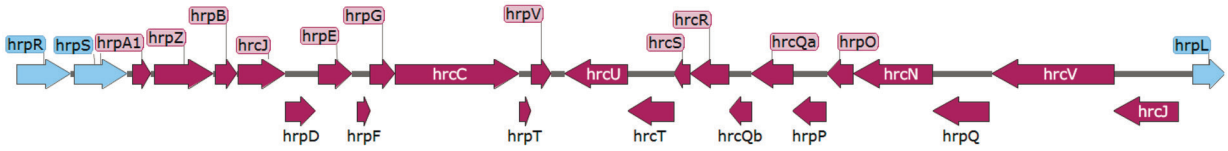
Поиск генов, кодирующих эффекторы системы секреции 3 типа, осуществляли с использованием программы SigmoID [6] путем поиска в геноме *Pal* 8 сайтов связывания HrpL промотора (альтернативного сигма-фактора, активирующего транскрипцию регулона Hrp [7]), часть эффекторных белков была аннотирована программой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

ССЗТ 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 Э3Т 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 Э3Т. Особый интерес представляло выявление общего пула Э3Т бактерий патовара *lachrymans*, а также сравнение Э3Т изучаемого патовара с представителями других патоваров бактерий вида *P. amygdali* (табл. 1).

Таблица 1. **Гены, кодирующие Э3Т у бактерий вида *P. amygdali***

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

| Предполагаемый эффекторный белок | Генетический локус, кодирующий Э3Т в геномах штаммов | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | *Pal* 8 | *Pal* YM7902 | *Pal* M301315 | *Pal* NM002 | *P. amygdali* pv. *tabaci* ATCC 11528 | *P. amygdali* pv. *loropetali* AAC | *P. amygdali* pv. *morsprunorum* R15244 |
| HopW-1 | C4C37_00080<br>C4C37_00165<br>C4C37_28240 | QO021_27820 | PLA107_029190 | B5U27_00080 | PSYTB_12300<br>PSYTB_15635<br>PSYTB_19820 | – | – |
| AvrD1 | C4C37_00140<br>C4C37_28190 | QO021_31055 | PLA107_035365 | – | – | – | BKM19_030520 |
| HopZ4 | C4C37_04150 | QO021_23355 | PLA107_024355 | – | – | – | BKM19_005910 |
| HopAI1 | C4C37_04585 | QO021_04990 | PLA107_023870 | B5U27_04475 | PSYTB_04340 | – | – |
| HopJ | C4C37_05910 | QO021_22640 | PLA107_022465 | B5U27_22370 | PSYTB_05600 | LT107_22485 | BKM19_007800 |
| HopAK1 | C4C37_08895 | QO021_07365 | PLA107_019220 | B5U27_06790 | PSYTB_21250 | LT107_07640 | BKM19_022740 |
| Э3Т неустановленного семейства | C4C37_09120 | QO021_07680 | PLA107_018960 | B5U27_07100 | PSYTB_06630 | LT107_21525 | BKM19_008845 |
| HopAA1-1 | C4C37_09125 | QO021_07685 | PLA107_018950 | B5U27_07110 | PSYTB_06640 | LT107_21520 | BKM19_008855 |
| AvrE | C4C37_09150 | QO021_07710 | PLA107_018925 | B5U27_07135 | PSYTB_06665 | LT107_21495 | BKM19_008890 |
| HrpK-1 | C4C37_09290 | QO021_07850 | PLA107_018785 | B5U27_07275 | PSYTB_06815 | LT107_21355 | BKM19_009030 |
| HopA1 | C4C37_09295 | QO021_07855 | PLA107_018780 | B5U27_07280 | – | – | BKM19_000325 |
| HopZ2 | C4C37_10405 | QO021_08970 | PLA107_017635 | B5U27_08405 | – | – | – |
| HopAH2 | C4C37_12850<br>C4C37_17675 | QO021_12255 | PLA107_013440 | B5U27_12280 | PSYTB_16685 | LT107_15755 | BKM19_018325 |
| HopV1 | C4C37_13020 | QO021_12430 | PLA107_013610 | B5U27_12450 | PSYTB_15400 | LT107_14560 | BKM19_017200 |
| HrpK-2 | C4C37_15220 | QO021_14215 | PLA107_015835 | B5U27_14235 | PSYTB_13030 | LT107_12605 | BKM19_014905 |
| HopBD1 | C4C37_16355 | QO021_09260 | PLA107_017315 | B5U27_08735 | – | – | BKM19_030090 |
| HopAB2 | C4C37_16660 | QO021_15485 | PLA107_010845 | B5U27_15525 | PSYTB_15690 | – | – |
| HopE1 | C4C37_19680 | QO021_18545 | PLA107_007725 | B5U27_18245 | – | – | – |
| HopAZ1 | C4C37_19875 | QO021_18740 | PLA107_007525 | B5U27_18445 | PSYTB_09785 | LT107_09385 | BKM19_011415 |
| HopW-2 | C4C37_23240 | QO021_03685 | PLA107_003985 | B5U27_24130 | PSYTB_23885 | LT107_05210 | BKM19_025175 |

*Окончание табл. 1*

| Предполагаемый эффекторный белок | Генетический локус, кодирующий Э3Т в геномах штаммов | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | *Pal* 8 | *Pal* YM7902 | *Pal* M301315 | *Pal* NM002 | *P. amygdali* pv. *tabaci* ATCC 11528 | *P. amygdali* pv. *loropetali* AAC | *P. amygdali* pv. *morsprunorum* 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 | – | – | – | – | – |
| XopAF/ AvrXv3 | C4C37_28130 C4C37_28725 | QO021_31520 | PLA107_035295 PLA107_035615 | – | – | – | BKM19_030435 |
| XopAH/ 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 | – | – |
| XopAD | – | – | – | – | – | 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 |

П р и м е ч а н и е. ▢ – дефектный ген, «–» – ген отсутствует.

Как видно из данных, представленных в табл. 1, Э3Т HopZ2 и HopE1 имеются только у представителей патовара *lachrymans* (штаммы 8, YM7902, M301315 и NM002), Э3Т HopW-1, HopAI1, HopJ, HopAK1, Э3Т 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 Э3Т HopJ, HopAK1, Э3Т 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 Э3Т, являются дефектными, поэтому, вероятнее всего, в клетках отсутствуют соответствующие функциональные эффекторные белки. Таким образом, предположительно, именно данная комбинация Э3Т, характерная для патовара *lachrymans*, способствует успешному заражению, подавлению растительного иммунитета и развитию болезни у растений огурца. Для бактерий других патоваров также характерно наличие уникальных Э3Т, гены которых отсутствуют в геномах бактерий патовара *lachrymans*: для штамма *P. amygdali* pv. *tabaci* ATCC 11528 (вызывает бактериальную рябуху табака) показано наличие генов синтеза Э3Т AvrPphE, HopO1-1 и HopT1-1, для штамма *P. amygdali* pv. *loropetali* AAC (вызывает образование стеблевых галлов у растений *Loropetalum chinense*) – XopAD и HopG1, для штамма *P. amygdali* pv. *morsprunorum* R15244 (вызывает бактериальный рак черешни) – AvrPphF-2, AvrPphD, HopQ1 и HopAF1.

Для многих Э3Т, 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 HopI1 (номер WP_002555293.1), попадая в растение-хозяина, преимущественно локализуется в хлоропластах – месте синтеза салициловой кислоты. HopI1 вызывает ремоделирование структуры тилакоидов хлоропластов и подавляет накопление салициловой кислоты. Также показано, что белок теплового шока растений Hsp70 является основной мишенью HopI1. Данный эффектор напрямую связывается с Hsp70 через свой С-концевой J-домен и стимулирует гидролиз АТФ Hsp70 *in vitro* [11].

Помимо генов, кодирующих Э3Т, в пределах генома штамма 8 идентифицировано 5 генов, кодирующих шапероны СС3Т семейства CesT (номера локусов C4C37_09135, C4C37_09145, C4C37_09300, C4C37_13025, C4C37_27710).

Система секреции второго типа (СС2Т) 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 СС2Т отвечает в основном за перенос внеклеточных ферментов, разрушающих клеточную стенку растений [12]. В пределах генома штамма *Pal* 8 обнаружены генетические детерминанты, относящиеся к СС2Т, 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 (СС4Т) 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 СС4Т 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 пектатлиазы, 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 гликозид-гидролаз 99, отсутствует в геноме штамма *Pal* NM002, а ген с номером локуса C4C37_27875, имеющий плазмидную локализацию и кодирующий гликозид-гидролазу семейства 68, имеется только в составе плазмиды pPlaYM7902B штамма *Pal* YM7902 (идентичность 94,14 %), а у штаммов *Pal* M301315 и *Pal* NM002 не выявлен.

Таблица 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 (*pelL*) | 1248 | Пектатлиаза PelL |
| C4C37_17180 (*pelD*) | 1140 | Пектатлиаза PelD |
| C4C37_21730 | 1257 | Пектинлиаза |
| C4C37_10595 | 1599 | Гликозидгидролаза семейства 28 |
| C4C37_05440 | 4146 | Белок, содержащий домен семейства гликозид-гидролаз 99 |
| C4C37_17040 | 879 | Гликозидгидролаза |
| C4C37_05180 (*bcsZ*) | 1212 | Целлюлаза BcsZ |
| C4C37_05185 (*bcsC*) | 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 (*bglX*) | 2742 | β-глюкозидаза BglX |
| C4C37_27385 (*hflC*) | 1038 | Регулятор активности протеазы HflC |
| C4C37_03105 (*hflK*) | 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 pPAL8-01 | | |
| C4C37_27875 (–) | 1296 | Гликозидгидролаза семейства 68 |

Примечание. □ – 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, сирингомицина, сиринголина, сирингопептина 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 переделах генома штамма *Pal* 8 было определено 34 гена, связанных с синтезом ЛПС (табл. 3).

Таблица 3. **Характеристика генов биосинтеза ЛПС бактерий *Pal* 8**

Table 3. **Characteristics of LPS biosynthesis genes of *Pal* 8 bacteria**

| Номер локуса (ген) | Размер, п. н. | Продукт |
|---|---|---|
| C4C37_22525 (*lptA*) | 549 | ЛПС-экспортирующий периплазматический белок LptA |
| C4C37_22530 (*lptB*) | 726 | ЛПС-экспортирующий АВС-транспортерный АТФ-связывающий белок LptB |
| C4C37_22520 (*lptC*) | 573 | ЛПС-экспортирующий АВС-транспортерный периплазматический белок LptC |
| C4C37_25040 (*lptD*) | 2781 | Белок сборки ЛПС LptD |
| C4C37_23735 (*lptE*) | 606 | Белок сборки ЛПС LptE |
| C4C37_06335 (*lptF*) | 1128 | ЛПС-экспортирующая АВС-транспортерная пермеаза LptF |
| C4C37_06340 (*lptG*) | 1062 | ЛПС-экспортирующая АВС-транспортерная пермеаза LptG |
| C4C37_10015 (*lpxA*) | 777 | УДФ-N-ацетилглюкозаминацилтрансфераза |
| C4C37_10020 (*lpxB*) | 1143 | Липид-А-дисахаридсинтаза |
| C4C37_22285 (*lpxC*) | 912 | УДФ-3-О-ацил-N-ацетилглюкозаминдеацетилаза |
| C4C37_10005 (*lpxD*) | 1056 | УДФ-3-О-(3-гидроксимиристоил)глюкозамин-N-ацилтрансфераза |
| C4C37_20370 (*lpxH*) | 747 | УДФ-2,3-диацилглюкозаминдифосфатаза |
| C4C37_00215 (*lpxL*) | 888 | Лизофосфолипидацилтрансфераза |
| C4C37_20620 (*lpxK*) | 996 | Тетраацилдисахарид-4′-киназа |
| C4C37_02830 (*waaF*) | 1035 | Липополисахаридгептозилтрансфераза II |
| C4C37_02835 (*waaC*) | 1065 | Липополисахаридгептозилтрансфераза I |
| C4C37_02840 (*waaG*) | 1122 | Белок гликозилтрансферазы семейства 4 |
| C4C37_02845 (*rfaP*) | 807 | Гептозокиназа липополисахаридного ядра RfaP |
| C4C37_02850 | 735 | Липополисахаридкиназа |
| C4C37_02855 | 780 | Липополисахаридкиназа |
| C4C37_02940 (*waaA*) | 1281 | Трансфераза 3-дезокси-D-манно-октулозоновой кислоты |
| C4C37_14640 | 849 | Белок биосинтеза липополисахаридов |
| C4C37_03285 | 777 | АВС-транспортер пермеаза |
| C4C37_03330 (*wavE*) | 1044 | Белок синтеза липополисахаридов WavE |
| C4C37_24370 | 885 | Белок биосинтеза липополисахаридов |
| C4C37_17910 | 927 | Гликозилтрансфераза |
| C4C37_11895 | 1992 | Транспортный белок экзополисахаридов |
| C4C37_10050 (*kdsA*) | 846 | 3-дезокси-8-фосфооктулонатсинтаза |
| C4C37_20610 (*kdsB*) | 765 | 3-дезоксиманнооктулозонатцитидилилтрансфераза |
| C4C37_22515 | 540 | Гидролаза семейства HAD |
| C4C37_22510 | 975 | Сахарофосфатизомераза семейства KpsF/GutQ |
| C4C37_22385 | 594 | Фосфогептозоизомераза |
| C4C37_00195 (*gmhB*) | 555 | D-глицеро-бета-D-манно-гептозо-1,7-бисфосфат-7-фосфатаза |
| C4C37_02915 (*hldE*) | 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 ≥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 этиленсвязимой регуляции роста растений – 1-аминоциклопропан-1-карбоксилат-дезаминазы и др. [22]. В пределах генома *Pal* 8 были обнаружены генетические детерминанты, продукты которых можно рассматривать в ключе позитивного воздействия на растения (табл. 4).

Т а б л и ц а 4. **Характеристика генов, связанных с фитостимулирующей активностью бактерии *Pal* 8**

T a b l e 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 (*acdS*) | 1017 | 1-аминоциклопропан-1-карбоксилат-дезаминаза |
| C4C37_00315 (*trpA*) | 813 | Альфа-субъединица триптофансинтазы |
| C4C37_00320 (*trpB*) | 1230 | Бета-субъединица триптофансинтазы |
| C4C37_24825 (*trpC*) | 837 | Индол-3-глицеролфосфатсинтаза TrpC |
| C4C37_24830 (*trpD*) | 1050 | Антранилатфосфорибозилтрансфераза |
| C4C37_24835 (*trpG*) | 600 | Антранилатсинтаза компонент II |
| C4C37_24275 (*ribA*) | 618 | ГТФ-циклогидролаза II |
| C4C37_24295 (*ribB*) | 1092 | Бифункциональная 3,4-дигидрокси-2-бутанон-4-фосфатсинтаза/GTP-циклогидролаза II |
| C4C37_24290 (*ribE*) | 477 | 6,7-диметил-8-рибитиллумазинсинтаза |
| C4C37_24305 (*ribD*) | 1101 | 5-амино-6-(5-фосфорибозиламино)урацилредуктаза RibD |
| C4C37_24300 | 663 | Рибофлавинсинтаза |
| Гены, определяющие солюбилизацию фосфатов | | |
| C4C37_17450 | 1929 | Фитаза |
| C4C37_25240 (*pqqF*) | 2310 | Белок биосинтеза пирролохинолинхинона PqqF |
| C4C37_25245 (*pqqA*) | 75 | Пептид-предшественник пирролохинолинхинона PqqA |
| C4C37_25250 (*pqqB*) | 912 | Белок биосинтеза пирролохинолинхинона PqqB |
| C4C37_25255 (*pqqC*) | 756 | Пирролохинолинхинонсинтаза PqqC |

*Окончание табл. 4*

| Номер локуса (ген) | Размер, п. н. | Продукт |
|---|---|---|
| C4C37_25260 (*pqqD*) | 285 | Шаперон биосинтеза пирролохинолинхинона PqqD |
| C4C37_25265 (*pqqE*) | 1170 | Белок биосинтеза пирролохинолинхинона PqqE |
| C4C37_24980 | 819 | Фосфогликолатфосфатаза |
| C4C37_07525 (*mupP*) | 672 | N-ацетилмурамовая кислота 6-фосфатфосфатаза MupP |
| C4C37_07530 (*ubiG*) | 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-карбоксилат-деаминазу. 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 солюбилизации 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.

Т а б л и ц а 5. **Локусы, определяющие синтез вторичных метаболитов у бактерий *Pal* 8**

T a b l e 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 *Pal* 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)<br>NM002 (CP020351.1) | 100,00<br>99,99 |
| 3 | C4C37_02275–C4C37_02455 | 39 710 | Биосинтез арилполиена | M301315 (CP031225.1)<br>NM002 (CP020351.1) | 100,00<br>100,00 |
| 4 | C4C37_07050–C4C37_07110 | 14 119 | Биосинтез N-ацетилглутаминил-глутаминамида (НАГГН) | M301315 (CP031225.1)<br>NM002 (CP020351.1) | 100,00<br>100,00 |
| 5 | C4C37_14110–C4C37_14335 | 48 598 | Кластер нерибосомной пептидсинтазы | M301315 (CP031225.1)<br>NM002 (CP020351.1) | 99,99<br>100,00 |

*Окончание табл. 5*

| Номер области | Номер локуса | Размер, п. н. | Функция белка или продукт | Штаммы патовара *Pal* со схожими генами (код доступа) | Идентичность, % |
|---|---|---|---|---|---|
| 6 | C4C37_15680–C4C37_15735 | 11 585 | Циановодород | M301315 (CP031225.1)<br>NM002 (CP020351.1) | 100,00<br>100,00 |
| 7 | C4C37_19100–C4C37_19390 | 100 821 | Пиовердин | M301315 (CP031225.1)<br>NM002 (CP020351.1) | 100,00<br>99,97 |
| 8 | C4C37_19930–C4C37_20125 | 62 212 | Кластер нерибосомной пептидсинтазы | M301315 (CP031225.1)<br>NM002 (CP020351.1) | 99,99<br>99,99 |
| 9 | C4C37_20655–C4C37_20745 | 19 530 | Биосинтез гомосеринлактона | M301315 (CP031225.1)<br>NM002 (CP020351.1) | 99,98<br>99,98 |
| 10 | C4C37_25130–C4C37_25300 | 41 258 | Кластер нерибосомной пептидсинтазы | M301315 (CP031225.1)<br>NM002 (CP020351.1) | 100,00<br>99,99 |
| 11 | C4C37_26895–C4C37_27085 | 42 518 | Кластер нерибосомной пептидсинтазы | M301315 (CP031225.1)<br>YM7902 (CP127045.1) | 99,99<br>99,99 |
| Область, локализованная на плазмиде pPAL8-02 | | | | | |
| 12 | C4C37_28140–C4C37_27085 | 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* HKI0770. Показано, что циклический липопептид аниказин обладает двойной функциональностью, обеспечивая роевую подвижность и действуя как антипротозойное соединение в отношении амеб *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 *Chitinimonas 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 CC3T, а также 34 гена эффекторов данной системы, из которых 14 эффекторов являются общим для представителей патоваров вида *P. amygdali*), а 2 (HopZ2 и HopE1) – уникальны для патовара *lachrymans*.

Обнаружен 21 ген, кодирующий пектатлиазы, 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-карбоксилатдезаминазы – ключевого фермента системы этиленсвязимой регуляции роста растений; 5 генов биосинтеза триптофана и антранилата – предшественников в путях биосинтеза индолилуксусной кислоты; 5 генов биосинтеза рибофлавина (витамина B2), 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-ацетилглутаминилглутаминамида, 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 // Весці 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

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 (Δ*fliJ*) and deficiency (Δ*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. Santamaría-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.pmpp.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 1-aminocyclopropane-1-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. Thiemer, B. Cloning and characterization of a gene cluster involved in tetrahydrofuran degradation in *Pseudonocardia* sp. strain K1 / B. Thiemer, J. R. Andreesen, T. Schräder // 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. Shaukat, 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. Moënne-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. Cimermancic, 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/acschembio.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. doi.org/10.1038/s41467-021-24645-0

35. *N*-Acyl Homoserine Lactone Analog Modulators of the *Pseudomonas aeruginosa* Rhll 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/acschembio.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. Daeppen [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

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*fliJ*) and deficiency (Δ*fliI*) 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 P*seudomonas 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., Schräder 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., Shaukat 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., Linington 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-acetylglutaminylglutamine 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. Götze 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/acschembio.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* Rhll Quorum Sensing Signal Synthase. *ACS Chemical Biology*, 2019, vol. 14, no. 10, pp. 2305–2314. https://doi.org/10.1021/acschembio.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