

**BACTERIA ASSOCIATED WITH PLANTS AS PRODUCERS OF SURFACTANTS****T. Pirog<sup>1,2</sup>, D. Piatetska<sup>1</sup>**<sup>1</sup>*National University of Food Technologies*<sup>2</sup>*Institute of Microbiology and Virology of NASU*

---

**Key words:**

*Endophytes*  
*Rhizospheric bacteria*  
*Lipopeptides*  
*Rhamnolipids*  
*Antimicrobial activity*  
*Phytopathogens*

---

**Article history:**

Received 12.03.2024

Received in revised form  
29.03.2024

Accepted 16.04.2024

**Corresponding author:**

T. Pirog

**E-mail:**

tapirog@nuft.edu.ua

**Citation:** Пирог Т. П.,  
П'ятецька Д. В. (2024).  
Асоційовані з рослинами  
бактерії як продуценти по-  
верхнево-активних речо-  
вин. *Наукові праці НУХТ*,  
30(2), 44—60.

DOI: 10.24263/2225-2924-  
2024-30-2-6

---

**ABSTRACT**

---

In the last decade, reports began to appear about the using surfactants of microbial origin in agriculture to control the number of phytopathogenic microorganisms. Since surfactants are capable of inhibiting phytopathogenic bacteria and fungi, many plant-associated bacteria have the ability to synthesize these metabolites. Thus, rhizospheric and endophytic bacteria are able to synthesize surface-active rhamnolipids and lipopeptides, and the level of synthesis of rhamnolipids by rhizospheric bacteria is higher than that of lipopeptides (1.4—21.8 and 0.5—3.8 g/l, respectively). The surfactant-synthesizing ability of some plant-associated bacteria is comparable to that of traditional lipopeptide producers known from the literature. The *Bacillus velezensis* XT1 CECT 8661 strain isolated from rice synthesizes 10 g/l, and the *Bacillus altitudinis* MS16 isolated from the rhizosphere produces 3.8 g/l of lipopeptides. Rhizospheric and endophytic bacteria synthesize surfactants, which are characterized by moderate antimicrobial activity against phytopathogenic bacteria and fungi: the minimum inhibitory concentrations are from 30 to 20000 µg/ml, the growth retardation zone is 5—15 mm. The antifungal activity of surfactants synthesized by plant-associated bacteria is due to the presence in the composition complex of the fengycin — lipopeptide with a longer acyl chain (C16—C18), which is more hydrophobic and can more easily penetrate the cell walls of fungi and yeast. In general, plant-associated bacteria are not promising potential industrial producers of rhamnolipids and lipopeptides due to the relatively low level of surfactant synthesis. At the same time, the existing arsenal of physiological and genetic approaches is an effective tool for increasing the surfactant-synthesizing capacity of rhizobacteria and their antimicrobial activity.

## АСОЦІЙОВАНІ З РОСЛИНАМИ БАКТЕРІЇ ЯК ПРОДУЦЕНТИ ПОВЕРХНЕВО-АКТИВНИХ РЕЧОВИН

Т. П. Пирог<sup>1,2</sup>, Д. В. П'ятецька<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Національний університет харчових технологій

<sup>2</sup>Інститут мікробіології і вірусології НАНУ

В останнє десятиліття почали з'являтися повідомлення про застосування поверхнево-активних речовин (ПАР) мікробного походження в сільському господарстві для контролю чисельності фітопатогенних мікроорганізмів. Оскільки ПАР здатні пригнічувати фітопатогенні бактерії та гриби, то не дивно, що здатність до синтезу цих метаболітів притаманна багатьом асоційованим з рослинами бактеріям. Так, ризосферні та ендоефітні бактерії здатні синтезувати поверхнево-активні рамноліпіди та ліпопептиди, причому рівень синтезу рамноліпідів ризосферними бактеріями є вищим, ніж ліпопептидів (1,4—21,8 і 0,5—3,8 г/л відповідно). ПАР-синтезувальна здатність деяких асоційованих з рослинами бактерій є порівняною з такою для відомих з літератури традиційних продуцентів ліпопептидів. Ізольований з рису штам *Bacillus velezensis* XT1 СЕСТ 8661 синтезує 10 г/л, виділений з ризосфери *Bacillus altitudinis* MS16 — 3,8 г/л ліпопептидів. Ризосферні та ендоефітні бактерії синтезують ПАР, яким притаманна помірна антимікробна щодо фітопатогенних бактерій і грибів активність: мінімальні інгібуючі концентрації становлять від 30 до 20000 мкг/мл, зони затримки росту — 5—15 мм. Антифунгальна активність ПАР, синтезованих асоційованими з рослинами бактеріями, зумовлена наявністю у складі комплексу фенгіцину — ліпопептиду з довшим ацильним ланцюгом (C16—C18), який є гідрофобнішим і може легше проникати через клітинні стінки грибів і дріжджів. Загалом на теперішній час асоційовані з рослинами бактерії не є перспективними потенційними промисловими продуцентами рамноліпідів і ліпопептидів через відносно невисокий рівень синтезу ПАР. Водночас наявний арсенал фізіологічних, а також генетичних підходів є ефективним інструментарієм для підвищення ПАР-синтезувальної здатності ризобактерій та їх антимікробної активності.

**Ключові слова:** ендоефіти, ризосферні бактерії, ліпопептиди, рамноліпіди, антимікробна активність, фітопатогени.

**Постановка проблеми.** Попит на синтетичні поверхнево-активні речовини (ПАР) постійно зростає завдяки їх широкому практичному використанню в різних галузях промисловості. Прогнозується, що ринок таких ПАР щорічно збільшуватиметься на 4,9% і у 2028 р. досягне 57,81 млрд дол. США (Nagtode et al., 2023). Водночас темпи розвитку біотехнології на сучасному етапі та підвищена увага до збереження довкілля зумовили великий інтерес дослідників до біодеградабельних і нетоксичних мікробних ПАР, які можуть стати альтернативою хімічним аналогам (Dias, & Nitschke, 2023). У 2020 р. ринок мікробних поверхнево-активних речовин оцінювався приблизно в 2,54 млрд дол. США, а до 2027 р. буде щороку зростати на 5,7% (до 3,56 млрд дол. США) (Nagtode et al., 2023).

В останнє десятиліття стали з'являтися повідомлення про застосування ПАР мікробного походження в сільському господарстві (Harjot, Bhairav, & Sukhvir, 2015; Mnif, & Ghribi, 2016; Karamchandani et al., 2022). В огляді (Пирог, Палійчук, Іутинська, & Шевчук, 2018) ми зазначали, що роль мікробних ПАР як препаратів для захисту рослин зумовлена їх використанням для біоремедіації сільськогосподарських ґрунтів, виробництва пестицидів, контролю чисельності фітопатогенів, участю в процесах рослинно-мікробної взаємодії і стимуляції росту рослин. Оскільки поверхнево-активні речовини мікробного походження здатні пригнічувати фітопатогенні бактерії та гриби, то не дивно, що здатність до синтезу цих метаболітів притаманна багатьом асоційованим з рослинами бактеріям, які називаються ризобактеріями.

У раніше опублікованому огляді (Pirog et al., 2018) ми наводили класифікацію ризобактерій залежно від їх близькості до коренів: (1) ризосферні — існують у ґрунті біля коріння; (2) ризопланові — колонізують поверхню кореня; (3) ендодітні — мешкають у кореневій тканині; (4) симбіотичні азотфіксатори, які охоплюють дві групи: ризобії, або бульбочкові (перебувають у симбіозі з бобовими рослинами) та представники роду *Frankia* (симбіоз з вільхою). Ризобактерії здатні стимулювати ріст рослин або безпосередньо (в результаті фіксації азоту, солюбілізації фосфатів, хелатування іонів заліза та синтезу фітогормонів), або опосередковано (пригнічення фітопатогенів, індукція стійкості до фітопатогенів і стресових умов). В зарубіжній літературі такі бактерії називаються PGPR-бактеріями (plant growth promoting rhizobacteria) (Gopalakrishnan et al., 2015; Vejan et al., 2016).

**Мета статті:** узагальнення літературних даних щодо синтезу поверхнево-активних гліко- та ліпопептидів ризосферними й ендодітними бактеріями.

**Матеріали і методи.** Матеріалами дослідження стали наукові публікації зарубіжних учених у провідних періодичних і спеціалізованих світових виданнях, що стосуються утворення поверхнево-активних речовин асоційованими з рослинами бактеріями.

**Викладення основних результатів дослідження. Ризосферні бактерії як продуценти поверхнево-активних речовин.** Ризосферні бактерії здатні синтезувати поверхнево-активні рамноліпіди (Deerika, Ramu Sridhar, & Bramhachari, 2015; Sood et al., 2019; Chopra et al., 2020; Isha et al., 2020) та ліпопептиди (Chen et al., 2016; Cao et al., 2018; Madhurankhi, & Suresh, 2019; Abdallah et al., 2020; Singh, & Sharma, 2020). У наших попередніх оглядах (Пирог, Палійчук, Іутинська, & Шевчук, 2018; Пирог, Ключка, Шевчук, & Мучник, 2019) ми наводили хімічний склад цих поверхнево-активних речовин.

Так, рамноліпіди — це гліколіпіди, що містять гідрофільну групу (одна чи дві молекули рамнози), зв'язану глікозидним зв'язком з гідрофобною частиною (одна або дві  $\beta$ -гідрокси жирні кислоти). Рамноліпіди, що містять одну і дві молекули рамнози називають моно- та дирамноліпідами відповідно. Рамноліпіди, як правило, утворюються бактеріями роду *Pseudomonas*.

Циклічні ліпопептиди складаються з олігопептиду з пептидно зв'язаною жирною кислотою. Лінійна або розгалужена ліпідна частина ліпопептидів може відрізнитися за довжиною ацильного ланцюга (як правило, C6—C18). Пептидна частина (містить до 25 амінокислот) утворює лактон або лактам з гідроксилом, фе-

нолом або амінофункціональною групою, наявною або в бічних ланцюгах пептиду або частини ліпідного фрагмента, утворюючи таким чином макроцикли різного розміру (зазвичай 4—16 амінокислот). Оскільки циклічні ліпопептиди синтезуються нерибосомальними пептидними синтетазами, в пептидній частині можуть бути присутні як непротеїногенні (наприклад, D-конфігуровані або β-амінокислоти), так і модифіковані амінокислоти (наприклад, 4-хлор-треонін). Найбільш вивченими продуцентами циклічних ліпопептидів є бактерії роду *Bacillus*. Ці ліпопептиди поділяють на три родини: сурфактини, ітурини та феніцини, які відрізняються кількістю та послідовністю амінокислот у своєму складі й довжиною ацильного ланцюга.

Узагальнені дані щодо синтезу поверхнево-активних рамноліпідів і ліпопептидів ризосферними бактеріями наведено у табл. 1 і 2. Ці дані свідчать про те, що рівень синтезу рамноліпідів ризосферними бактеріями є вищим, ніж ліпопептидів. Зазначимо, що така сама закономірність характерна і для традиційних продуцентів цих поверхнево-активних речовин (Gong et al., 2021; Soberón-Chávez, González-Valdez, Soto-Aceve, & Cocotl-Yañez, 2021; de Oliveira Schmidt et al., 2022). Загалом, ПАР-синтезувальна здатність ризосферних бактерій є суттєво нижчою, ніж відомих з літератури традиційних продуцентів рамноліпідів і ліпопептидів (Gong et al., 2021; Soberón-Chávez, González-Valdez, Soto-Aceve, & Cocotl-Yañez, 2021; de Oliveira Schmidt et al., 2022).

Таблиця 1. Синтез поверхнево-активних речовин ризосферними бактеріями

ПАР	Штам-продуцент	Рослина, з ризосфери якої виділено штам	Хімічний склад ПАР	Ростовий субстрат, концентрація (г/л)	Концентрація ПАР, г/л	Література
Рамноліпіди	<i>Pseudomonas aeruginosa</i> CR1	Перець чилі	Монорамноліпід	Гліцерин, 30 тригтон, 10	21,77	Sood et al., 2019
	<i>Pseudomonas aeruginosa</i> KVD-HM52	Мангрові дерева	Монорамноліпід, дирамноліпід	М'яса, 2 %	5,26	Deepika, Ramu Sridhar, & Bramhachari, 2015
	<i>Pseudomonas aeruginosa</i> C1501	Пшениця	Дирамноліпід	Гліцерин, 3% (об'ємна частка)	1,39	Oluwaseun et al., 2017
	<i>Pseudomonas aeruginosa</i> RTE4	Чай Rosekandy	Дирамноліпід	Глюкоза, 20	Дані не наведено	Chopra et al., 2020
	<i>Pseudomonas putida</i> BSP9	Гірчиця	Монорамноліпід, дирамноліпід	Гліцерин, 1% (об'ємна частка)	2,5	Isha et al., 2020

Продовження таблиці 1

Ліпопептиди	<i>Bacillus velezensis</i> 32a	Томат	Сурфактин, фенгіцин	2,3 г/л вуглеводів (глюкоза, фруктоза, мальтоза); 4,4 г/л органічних кислот (цитрат, сукцинат, малат, фумарат)	0,621	Abdallah et al., 2020
	<i>Bacillus velezensis</i> Y6	Томат	Ігурин, фенгіцин, сурфактин	Триптон, 10, дріжджовий екстракт, 5	0,5	Cao et al., 2018
	<i>Bacillus tequilensis</i> SDS21	Квітова рослина родини айстрових	Сурфактин	Сахароза, 30	1,879	Singh, & Sharma, 2020
	<i>Bacillus altitudinis</i> MS16	Різноманітні культури Ірану	Сурфактин, ігурин	Глюкоза, 20	3,8	Madhurankhi, & Suresh, 2019
	<i>Bacillus</i> sp. FJAT-14262	Квігуча трав'яниста рослина <i>Anoectochilus roxburghii</i>	Сурфактин	Глюкоза, 5	0,576	Chen et al., 2017
	<i>Bacillus subtilis</i> JW-1	Перець	Ізоформи сурфактину	Крохмаль, 10 Глюкоза, 20	Дані не наведено	Kwon, & Kim, 2014
	<i>Bacillus amylo-liquefaciens</i> JK6	Томат	Сурфактин	Триптон, 10, дріжджовий екстракт, 5	0,064	Xiong et al., 2015

Крім того, для синтезу ПАР ризосферними бактеріями використовуються в основному дорогі вуглеводні субстрати (табл. 1), на відміну від традиційних продуцентів, які характеризуються високим рівнем синтезу рамноліпідів і ліпопептидів на промислових відходах. Так, концентрація рамноліпідів, синтезована бактеріями роду *Pseudomonas* на оліємісних субстратах, становить у середньому 35—36 г/л (Soberón-Chávez, González-Valdez, Soto-Aceve, & Cocotl-Yañez, 2021), при вирощуванні на стічних водах переробки маніюку бактерії роду *Bacillus* утворюють 2—3,5 г/л ліпопептидів (de Oliveira Schmidt et al., 2022). Зазначимо, що й під час культивування продуцентів рамноліпідів на ферментаційному обладнанні рівень синтезу цих ПАР досягає 30—40 г/л (Gong et al., 2021).

**Утворення поверхнево-активних речовин ендofітними бактеріями.** Дані щодо здатності ендofітних бактерій синтезувати поверхнево-активні гліко- та ліпопептиди наведено в табл. 2. Зазначимо, що на відміну від досліджень синтезу ПАР ризосферними бактеріями, в яких автори визначали концентрацію поверхнево-активних речовин (табл. 1), у більшості праць щодо утворення ПАР ендofітами, таких даних немає (табл. 2). Дослідники встановлювали здатність до син-

тезу ПАР за зниженням поверхневого натягу культуральної рідини чи дослідженням емульгувальної здатності супернатанту, а також визначаючи хімічний склад синтезованих цільових продуктів. У літературі вдалося знайти всього кілька досліджень, в яких наведено концентрацію ПАР, синтезованих ендоефітними бактеріями (Toral., Rodríguez, Béjar, & Sampedro, 2018; Soussi et al., 2019; Marchut-Mikołajczyk et al., 2021). З цих праць заслуговують на увагу дослідження про здатність виділеного з чистотіла штаму *B. pumilus* 2A утворювати 6,8 г/л гліколіпідів на півній дробині (Marchut-Mikołajczyk et al., 2021), а також про ізольований з рису штам *B. velezensis* XT1 СЕСТ 8661, який синтезує 10 г/л ліпопептидів на середовищі із сахарозою (Toral., Rodríguez, Béjar, & Sampedro, 2018).

Таблиця 2. Синтез поверхнево-активних речовин ендоефітними бактеріями

ПАР	Штам-продуцент	Рослина, з якої виділено штам	Хімічний склад ПАР	Ростовий субстрат, концентрація (г/л)	Концентрація ПАР, г/л	Література
Ліпопептиди	<i>Bacillus subtilis</i> LE24	Лайм	Неідентифіковані циклічні ліпопептиди	Крохмаль, глюкоза (кількість не наведено)	Не наведено	Daungfu, Youpensuk, & Lumyong, 2019
	<i>Bacillus tequilensis</i> PO80	Помело	Неідентифіковані циклічні ліпопептиди	Глюкоза, пептон (кількість не наведено)	Не наведено	Daungfu, Youpensuk, & Lumyong, 2019
	<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> LE109	Лайм	Неідентифіковані циклічні ліпопептиди	Глюкоза, пептон (кількість не наведено)	Не наведено	Daungfu, Youpensuk, & Lumyong, 2019
	<i>Bacillus velezensis</i> XT1 СЕСТ 8661	Рис	Сурфактин, фенгіцин А, фенгіцин В, баціломіцин D	Сахароза, 20 пептон, 30	10	Toral., Rodríguez, Béjar, & Sampedro, 2018
	<i>Bacillus mojavensis</i> RRC101	Кукурудза	Ізоформи фенгіцину	Сахароза, 20	Не наведено	Blacutt, Mitchell, Bacon, & Gold, 2016
	<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> C5	Маслина європейська	Сурфактин, баціломіцин D	Глюкоза, 20 борошно виноградних кісточок, 20	0,80	Soussi et al., 2019
	<i>Bacillus subtilis</i> K1	Фікус бенгальський	Ігурин, сурфактин, фенгіцин	Глюкоза, 50	Не наведено	Pathak, & Keharia, 2014
	<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> Cp24	Папірус	Суміш 19 сполук, у тому числі й ліпопептид	Трипсиново-соеве середовище	Не наведено	Amer, Wasfi, & Hamed, 2023

Гліколіпіди	<i>Bacillus pumilus</i> 2A	Чистотіл	Не ідентифіковано	Пивна дробина, 5 %	6,8	Marchut-Mikołajczyk et al., 2021
	<i>Pseudomonas aeruginosa</i> L10	Очерет	Рамноліпід	Глюкоза (кількість не наведено)	Не наведено	Wu et al., 2018
	<i>Pantoea al.hagiv</i> Zcb15	<i>Zygothylum cornutum</i>	Не ідентифіковано	Триптон, 10, дріжджовий екстракт, 5 соняшникова олія (кількість не наведено)	Не наведено	Essghaier et al., 2023

Зазначимо, що ПАР-синтезувальна здатність ендоефітного штаму *B. velezensis* XT1 СЕСТ 8661 є суттєво вищою не тільки порівняно з такою ризосферних бактерій (табл. 1), а й описаних у літературі продуцентів ліпопептидів (Janek et al., 2021; de Oliveira Schmidt et al., 2022; Ciurko et al., 2022; Zhou et al., 2023). Так, штам *B. subtilis* #309 за умов росту на відходах виробництва біодизелю синтезував 2,8 г/л ліпопептидів (Janek et al., 2021), на ріпаковій і соняшниковій макусі — 1,2—1,45 г/л ліпопептидів (Ciurko et al., 2022), під час культивування на мелясі *B. Subtilis* YPS-32 утворював 2,39 г/л сурфактину. Цілком імовірно, що подальша оптимізація умов культивування ендоефітного штаму *B. velezensis* XT1 СЕСТ 8661 (Toral, Rodríguez, Béjar, & Sampredo, 2018) дасть змогу підвищити концентрацію синтезованих ліпопептидів вище встановлених натепер (10 г/л).

Варто зазначити, що переважна більшість ендоефітних бактерій так само, як і ризосферних, на сьогоднішньому етапі їх досліджень не є перспективними біологічними агентами для промислового одержання рамноліпідів і ліпопептидів.

**Фізіологічна роль поверхнево-активних речовин, синтезованих асоційованими з рослинами бактеріями.** З точки зору впливу на рослину бактеріальні ендоефіти мають перевагу перед бактеріями, які населяють ризосферу, оскільки вони існують у тканинах рослин, завжди перебувають у контакті з їх клітинами, завдяки чому можуть ефективніше спричиняти позитивну дію (Пирог, Палійчук, Іутинська, & Шевчук, 2018). Проте ризосферні бактерії здатні колонізувати коріння рослин, і ця мікроекосистема є одним з первинних джерел ендоефітної колонізації. Основна фізіологічна роль ПАР, синтезованих ризосферними та ендоефітними бактеріями, полягає у їх здатності контролювати чисельність фітопатогенних бактерій і грибів.

У табл. 3 наведено дані щодо впливу поверхнево-активних речовин, синтезованих асоційованими з рослинами бактерій, на фітопатогенні бактерії. Антимікробну активність поверхнево-активних речовин оцінювали за трьома основними показниками: мінімальна інгібуюча концентрація, зони затримки росту тест-культур на агаризованих середовищах та інгібування росту тест-культур у рідких середовищах. Дані табл. 3 свідчать про те, що ризосферні та ендоефітні бактерії синтезують ПАР, яким притаманна помірна антибактеріальна щодо фітопатогенів

активність. Так, мінімальні інгібуючі концентрації ПАР щодо представників родів *Clavibacter* і *Xanthomonas* перебувають у межах 31—5000 мкг/мл, зони затримки росту більшості досліджуваних тест-культур фітопатогенних бактерій становлять у середньому 5—10 мм (табл. 3). У той же час в огляді (Pirog, Piatetska, Yarova, & Iutynska, 2021) ми зазначали, що, наприклад, інші ліпопептиди, синтезовані не асоційованими з рослинами мікроорганізмами, проявляють значно вищу антимікробну щодо фітопатогенних бактерій активність (мінімальні інгібуючі концентрації в діапазоні 3—75 мкг/мл). На нашу думку, це зумовлено тим, що, крім поверхнево-активних речовин, ризосферні та ендofітні бактерії синтезують й інші метаболіти з антимікробною дією, зокрема антибіотики та ферменти, що руйнують клітинні стінки патогенів.

У табл. 4 наведено дані щодо дії на фітопатогенні гриби поверхнево-активних речовин, синтезованих ризосферними та ендofітними бактеріями. Зазначимо, що більшість дослідників як сновний критерій антифунгальної активності використовували ступінь інгібування міцеліального росту, і лише в деяких дослідженнях визначали мінімальні інгібуючі концентрації ПАР (Toral, Rodríguez, Béjar, & Sampredro, 2018; Li et al., 2020; Castro et al., 2020) або зони затримки росту (Chen et al., 2019; Hazarika et al., 2019; Korangi Alleluya et al., 2023). Автори деяких статей антифунгальну активність ПАР оцінювали за двома показниками, аналізуючи МІК і ступінь інгібування росту (Jan et al., 2023), або ступінь інгібування росту і зони його затримки (Chen et al., 2019; Hazarika et al., 2019).

Таблиця 3. Антибактеріальна щодо фітопатогенів активність поверхнево-активних речовин, синтезованих асоційованими з рослинами бактеріями

ПАР	Продукт	Хімічний склад	Рослина, з якої виділено штам	Тест-культура	Антимікробна активність		Література
					МІК, мкг/мл (інгібування росту, %)	Зони затримки росту, мм	
Ліпопептиди	<i>Bacillus subtilis</i> LE24	Циклічні ліпопептиди	Лайм	<i>Xanthomonas citri</i> subsp. <i>citri</i>		24,4	Daungfu, Youpensuk, & Lumyong, 2019
	<i>Bacillus tequilensis</i> PO80	Циклічні ліпопептиди	Лайм	<i>Xanthomonas . citri</i> subsp. <i>citri</i>		22,8	Daungfu, Youpensuk, & Lumyong, 2019
	<i>Bacillus amylolique-faciens</i> LE109	Циклічні ліпопептиди	Лайм	<i>Xanthomonas citri</i> subsp. <i>citri</i>		25,7	Daungfu, Youpensuk, & Lumyong, 2019

<i>Bacillus</i> spp.	Циклічні ліпопептиди	Рослини, вирощені на узбіччях доріг, навколо польових культур або в громадських лісах	<i>Erwinia amylovora</i> PMV6076, <i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>syringae</i> EPS94, <i>Xanthomonas arboricola</i> pv. <i>fragariae</i> CFBP3549, <i>Xanthomonas axonopodis</i> pv. <i>vesicatoria</i> CFBP3275, <i>Ral.stonia solanacearum</i> CECT125, <i>Clavibacter michiganensis</i> sbsp. <i>michiganensis</i> CECT790, <i>Pectobacterium carotovorum</i> sbsp. <i>carotovorum</i> CECT225		ПАР 75% ізолятів пригнічували ріст від 6 до 8 бактеріальних збудників рослин (зони затримки росту не наведено)	Mora, Cabrefiga, & Montesinos, 2015
<i>Bacillus</i> spp. SS-12.6	Ігурин, баціломіцин, сурфактин	Не наведено	<i>Xanthomonas arboricola</i> <i>Pectobacterium carotovorum</i> <i>Pectobacterium carotovorum</i>		10 4 4	Dimkić et al., 2013
<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> JK6	Сурфактин	Томати	<i>Ral.stonia solanacearum</i>		34,7	Xiong et al., 2015
<i>Bacillus velezensis</i> D-6	Сурфактин	Картопля	<i>Clavibacter michiganensis</i> <i>Erwinia amylovora</i> <i>Pantoea agglomerans</i> <i>Ral.stonia solanacearum</i> <i>Xanthomonas campestris</i> <i>Xanthomonas euvesicatoria</i>		2—5 0 2 2 5—10 5—10	Grady et al., 2019
<i>Bacillus velezensis</i> 1B-23	Сурфактин	Картопля	<i>Clavibacter michiganensis</i> 98—1 <i>Clavibacter michiganensis</i> JD83—1	1000 1000		Li et al., 2021

	<i>Bacillus velezensis</i> 25(Bv-25)	Сурфактин ігурин фенгіцин баціломіцин	Цитрусові	<i>Xanthomonas citri</i> subsp. <i>citri</i> ХссW1 <i>Xanthomonas citri</i> subsp. <i>citri</i> ХссM4	31,25 31,25		Rabbee, & Baek, 2023
	<i>Bacillus velezensis</i> Y6	Сурфактин ігурин фенгіцин	Томати	<i>Ral. stonia solanacearum</i> GM11000		Пригнічення росту (розмір зон інгібування не наведено)	Cao et al., 2018
	<i>Paenibacillus polymyxa</i> Sx3	Фузаріцидин А фузаріцидин В	Бавовник	20 штамів <i>Xanthomonas oryzae</i> pv. <i>oryzae</i>		5—11	Abdallah et al., 2019
Гліколіпіди	<i>Acinetobacter</i> sp. ACMS25	Склад не наведено	Катарантус рожевий	<i>Xanthomonas oryzae</i> pv. <i>oryzae</i> XAV24	43,5%		Shalini et al., 2017
	<i>Pseudomonas aeruginosa</i> RTE4	Дирамноліпід	Чай	<i>Xanthomonas campestris</i>	5000		Chopra et al., 2020

Таблиця 4. Анфунгальна щодо фітопатогенів активність поверхнево-активних речовин, синтезованих асоційованими з рослинами бактеріями

ПАР	Продуцент	Хімічний склад	Рослина, з якої виділено штамі	Тест-культура	Антимікробна активність		Література
					МІК, мкг/мл (інгібування росту, %)	Зони затримки росту, мм	
<b>ПАР ризосферних бактерій</b>							
Ліпопептиди	<i>Bacillus velezensis</i> S141	Сурфактин баціломіцин D	Соя	<i>Cercospora canescens</i>	80%		Songwattana et al., 2023
	<i>Bacillus velezensis</i> Y6	Ігурин	Томати	<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>cubense</i> JX090598 <i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>cucumerinum</i>	90%		Cao et al., 2018

	<i>Bacillus velezensis</i> GA1	Сурфактин ігурин фенгіцин	Полуниця	<i>Athelia rolfsii</i> (Curzi) Tu & Kimbrough <i>Fusarium oxysporum</i> <i>Aspergillus niger</i> <i>Rhizoctonia solani</i>	25 10 10 10		Korangi Alleluya et al., 2023
	<i>Bacillus al.titudinis</i> MS16	Сурфактин ігурин	Культурні рослини	<i>Fusarium verticillioides</i> <i>Colletotrichum gloeosporioides</i> <i>Corynespora cassiicola</i> <i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>Pisi</i> <i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	29,9% 42,8% 33,8% 22,9% 41,2%		Goswami, & Deka, 2019
	<i>Bacillus subtilis</i> FJ3	Сурфактин ігурин фенгіцин	Сільсько-господарські рослини	<i>Aspergillus flavus</i> <i>Fusarium oxysporum</i> <i>Aspergillus niger</i> <i>Rhizopus oryzae</i>	781 (81,5%) 781 (92%) 3125 (90%) 1560 (56%)		Jan et al., 2023
	<i>Bacillus velezensis</i> XT1CECT 8661	Сурфактин баціломіцин D фенгіцин	Не вказано	<i>Botrytis cinerea</i>	8000		Toral, Rodríguez, Béjar, & Sampedro, 2018
<b>ПАР ендofітних бактерій</b>							
Ліпопептиди	<i>Bacillus velezensis</i> FZ06	Ігурин сурфактин фенгіцин	Камелія асамська	<i>Aspergillus niger</i> FZ11 <i>Aspergillus flavus</i> CGMCC 3.4410 <i>Aspergillus parasiticus</i> GIM 3.395 <i>Fusarium moniliforme</i> CCTCC AF 91017	256 128 128 128		Li et al., 2020
	<i>Bacillus mojavensis</i> RRC101	Фенгіцин сурфактин	Кукурудза	<i>Fusarium verticillioides</i> M3125	Інгібування росту міцелію (ступінь інгібування не наведено)		Blacutt, Mitchell, Bacon, & Gold, 2016
	<i>Bacillus subtilis</i> 9407	Фенгіцин	Яблуко	<i>Colletotrichum gloeosporioides</i> <i>Al.ternaria solani</i> <i>Botryosphaeria dothidea</i> <i>Penicillium expansum</i>	≥ 71% ≥ 71% 51—70% 51—70%		Fan et al., 2017

<i>Bacillus velezensis</i> XT1	Сурфактин бациломіцин D фенгіцин A і B	Олива	<i>Verticillium dahliae</i> V024	20000 (88%)		Castro et al., 2020
<i>Bacillus licheniformis</i> GL174	Сурфактин ліхенізін	Виноград	<i>Botrytis cinerea</i> <i>Phaeoacremonium aleophilum</i> <i>Botryosphaeria spp.</i> <i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	84,7% 86% 63% 84%		Nigris et al., 2018
<i>Bacillus subtilis</i> SCB-1	Сурфактин фенгіцин	Цукрова тростина	<i>Saccharicola bicolor</i> SC1.4 <i>Neodeightonia subglobosa</i> SC2.1 <i>Cochliobolus hawaiiensis</i> SC2.3 <i>Curvularia senegalensis</i> SC4.1 <i>Phomopsis sp.</i> SC4.2 <i>Curvularia lunata</i> SC5.1 <i>Al.ternaria al.ternata</i> SC6.2 <i>Fusarium oxysporum</i> SC7.1 <i>Fusarium verticillioides</i> SC8.1 <i>Fusarium sp.</i> SC9.1	58% 12% 41% 40% 53% 50% 52% 30% 32% 37%	13,33 15,00 11,67 12,67 13,67 15,67 15,33 9,67 9,00 10,00	Hazarika et al., 2019
<i>Bacillus velezensis</i> LHSB1	Бациломіцин A сурфактин A фенгіцин A	Арахіс	<i>Sclerotium rolfsii</i>	93,8%		Chen et al., 2020
<i>Bacillus velezensis</i> LDO2	Фенгіцин сурфактин		<i>Aspergillus tenuissimus</i> <i>Aspergillus flavus</i> <i>Aspergillus niger</i> <i>Fusarium oxysporum</i> <i>Fusarium moniliforme</i> <i>Rhizoctonia solani</i> <i>Rhizopus sp.</i>	79% 81% 80% 81% 81% 79% 76%	5,8 6,5 6,1 6,6 6,7 5,9 4,5	Chen et al., 2019

Так само, як і дані, наведені в табл. 3, дані табл. 4 свідчать про те, що асоційовані з рослинами бактерії синтезують ПАР, яким притаманна помірна антифунгальна щодо фітопатогенів активність (мінімальні інгібуючі концентрації становлять від 128 до 20000 мкг/мл, а зони затримки росту — 5—15 мм). В огляді літератури (Pirog, Piatetska, Yarova, & Iutynska, 2021) ми акцентували увагу на тому, що МІК щодо фітопатогенних грибів ліпопептидів, синтезованих традиційними

продуцентами, перебувають у межах 40—8000 мкг/мл, що на порядок нижче порівняно з показниками, встановленими для ПАР ризосферних та ендofітних бактерій (табл. 4).

Порівняння хімічного складу ліпопептидів, синтезованих асоційованими з рослинами бактерій, та їх антимікробної активності (табл. 3 і 4) свідчить про те, що у складі комплексу ПАР з антифунгальною активністю наявний фенгіцин. У нашій попередній праці (Пирог, Ключка, Шевчук, & Мучник, 2019) ми зазначали, що ліпопептиди з довшим ацильним ланцюгом (C16—C18) є гідрофобнішими (на відміну від ПАР з коротшим ланцюгом, які є гідрофільними), завдяки чому можуть легше проникати через клітинні стінки грибів і дріжджів, тому зазвичай вища антифунгальна активність притаманна ліпопептидам, що містять C16—C18-ацильний ланцюг, а ПАР з меншою кількістю атомів карбону (C7—C14) у складі жирнокислотного залишку характеризуються антибактеріальною активністю.

Крім контролю чисельності фітопатогенів, ПАР асоційованих з рослинами бактерій беруть участь у процесах рослинно-мікробної взаємодії і стимуляції росту рослин. Так, рамноліпіди належать до так званих мікроб-асоційованих молекулярних структур (microbe-associated molecular patterns, MAMPs), своєрідних тригерів, що зумовлюють неспецифічний імунітет рослин, потужними MAMP-елісіторами (еліситор — речовина, що індукує загальну і неспецифічну стійкість рослин) є також і ліпопептиди (Пирог, Палійчук, Іутинська, & Шевчук, 2018). Для проявлення позитивного впливу ризосферних бактерій на рослину необхідною є взаємодія цих бактерій з рослинною поверхнею (коріння). Така взаємодія забезпечується рухливістю ризобактерій, їх здатністю утворювати біоплівки на поверхні коренів і вивільненням молекул кворумних сигналів. Кворум-сенсорні молекули, такі як ацил-гомосерин лактон, необхідні для синтезу антифунгальних сполук ризобактеріями. Ацил-гомосерин лактон і ацил-гомосерин лактон-подібні молекули регулюють також утворення екзополісахаридів, необхідних для формування біоплівки. У свою чергу, регуляторами синтезу кворум-сенсорних молекул є рамноліпіди (Пирог, Палійчук, Іутинська, & Шевчук, 2018).

### Висновки

Отже, натеper асоційовані з рослинами бактерії не можуть розглядатися як потенційні промислові продуценти рамноліпідів і ліпопептидів через відносно невисокий рівень синтезу ПАР. Водночас наявний арсенал фізіологічних (оптимізація складу поживного середовища, встановлення оптимальних умов культивування, внесення екзогенних попередників біосинтезу, конкурентних мікроорганізмів у середовище тощо), а також генетичних (мутагенез, генетична рекомбінація) підходів є ефективним інструментарієм для підвищення ПАР-синтезувальної здатності ризобактерій та їх антимікробної активності.

### Література

Пирог, Т. П., Палійчук, О. І., Іутинська, Г. О., Шевчук, Т. А. (2018). Перспективи використання мікробних поверхнево-активних речовин у рослинництві. *Мікробіологічний журнал*, 80(3), 115—134. doi: <https://doi.org/10.15407/microbiolj80.03.115>.

Пирог, Т. П., Ключка, Л. В., Шевчук, Т. А., Мучник, Ф. В. (2019). Взаємозв'язок хімічного складу і біологічних властивостей мікробних поверхнево-активних речовин. *Мікробіологічний*

журнал, 81(3), 84—104. doi: <https://doi.org/10.15407/microbiolj81.03.084>.

Abdallah, Y., Yang, M., Zhang, M., Masum, M. M. I., Ogunyemi, S. O., Hossain, A., & Bin, L. (2019). Plant growth promotion and suppression of bacterial leaf blight in rice by *Paenibacillus polymyxa* Sx3. *Letters in Applied Microbiology*, 68(5). doi:10.1111/lam.13117.

Abdallah, D. B., Krier, F., Jacques, P., Tounsi, S., & Frikha-Gargouri, O. (2020). *Agrobacterium tumefaciens* C58 presence affects *Bacillus velezensis* 32a ecological fitness in the tomato rhizosphere. *Environmental Science and Pollution Research*, 27, 28429—28437. doi:10.1007/s11356-020-09124-1.

Amer, M. A., Wasfi, R., & Hamed, S. M. (2023). Biosurfactant from *Nile Papyrus* endophyte with potential antibiofilm activity against global clones of *Acinetobacter baumannii* *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, 13, 1210195. doi: 10.3389/fcimb.2023.1210195.

Blacutt, A. A., Mitchell, T. R., Bacon, C. W., & Gold, S. E. (2016). *Bacillus mojavensis* RRC101 lipopeptides provoke physiological and metabolic changes during antagonism against *Fusarium verticillioides*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 29(9), 713—723.

Cao, Y., Pi, H., Chandrangu, P., Li, Y., Wang, Y., Zhou, H., & Cai, Y. (2018). Antagonism of two plant-growth promoting *Bacillus velezensis* isolates against *Ralstonia solanacearum* and *Fusarium oxysporum*. *Scientific Reports*, 8(1), doi:10.1038/s41598-018-22782-z.

Castro, D., Torres, M., Sampedro, I., Martínez-Checa, F., Torres, B., & Béjar, V. (2020). Biological control of *Verticillium* wilt on olive trees by the salt-tolerant strain *Bacillus velezensis* XT1. *Microorganisms*, 8(7), 1080. doi: 10.3390/microorganisms8071080.

Chen, Q., Liu, B., Wang, J., Che, J., Liu, G., & Guan X. (2017). Antifungal lipopeptides produced by *Bacillus* sp. FJAT-14262 isolated from rhizosphere soil of the medicinal plant *Anoectochilus roxburghii*. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 182(1), 155—167. doi: 10.1007/s12010-016-2317-z.

Chen, L., Shi, H., Heng, J., Wang, D., & Bian, K. (2019). Antimicrobial, plant growth-promoting and genomic properties of the peanut endophyte *Bacillus velezensis* LDO2. *Microbiology Research*, 218, 41—48. doi: 10.1016/j.micres.2018.10.002.

Chen, L., Wu, Y. D., Chong, X. Y., Xin, Q. H., Wang, D. X., & Bian, K. (2020). Seed-borne endophytic *Bacillus velezensis* LHSB1 mediate the biocontrol of peanut stem rot caused by *Sclerotium rolfsii*. *Journal of Applied Microbiology*, 128(3), 803—813. doi: 10.1111/jam.14508.

Chopra, A., Bobate, S., Rahi, P., Banpurkar, A., Mazumder, P. B., & Satpute, S. (2020). *Pseudomonas aeruginosa* RTE4: A tea *Rhizobacterium* with potential for plant growth promotion and bio-surfactant production. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 8(861). doi: 10.3389/fbioe.2020.00861.

Ciurko, D., Czyżnikowska, Ż., Kancelista, A., Łaba, W., & Janek, T. (2022). Sustainable production of biosurfactant from agro-industrial oil wastes by *Bacillus subtilis* and its potential application as antioxidant and ACE inhibitor. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(18),10824. doi: 10.3390/ijms231810824.

Daungfu, O., Youpensuk, S., & Lumyong, S. (2019). Endophytic bacteria isolated from citrus plants for biological control of citrus canker in lime plants. *Tropical. Life Sciences Research*, 30(1), 73—88. doi:10.21315/tlsr2019.30.1.5.

Deepika, K. V., Ramu Sridhar, P., & Bramhachari P. (2015). Characterization and antifungal properties of rhamnolipids produced by mangrove sediment bacterium *Pseudomonas aeruginosa* strain KVD-HM52. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*. 4(4), 608—615. doi:10.1016/j.bcab.2015.09.009.

De Oliveira Schmidt, V. K., de Vasconcelos, G. M. D., Vicente, R., de Souza Carvalho, J., Della-Flora, I. K., Degang, L., ..., & de Andrade, C. J. (2022). Cassava wastewater valorization for the production of biosurfactants: surfactin, rhamnolipids, and mannosileritritol lipids. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 39(2), 65. doi: 10.1007/s11274-022-03510-2.

Dias, M. A. M., & Nitschke, M. (2023). Bacterial-derived surfactants: an update on general Aspects and forthcoming applications. *Brazilian Journal of Microbiology*, 54(1), 103—123. doi: 10.1007/s42770-023-00905-7.

Dimkić, I., Živković, S., Berić, T., Ivanović, Ž., Gavrilović, V., Stanković, S., & Fira, D. (2013). Characterization and evaluation of two *Bacillus* strains SS-12.6 and SS-13.1, as potential agents for the

control of phytopathogenic bacteria and fungi. *Biological Control*, 65(3), 312—321. doi:10.1016/j.biocontrol.2013.03.012.

Essghaier, B., Mallat, N., Khwaldia, K., Mottola, F., Rocco, L., & Hannachi, H. (2023). Production and characterization of new biosurfactants/bioemulsifiers from *Pantoea alhagi* and their antioxidant, antimicrobial and anti-biofilm potentiality evaluations. *Molecules*, 28(4), 1912. doi: 10.3390/molecules28041912.

Fan, H., Ru, J., Zhang, Y., Wang, Q., & Li, Y. (2017). Fengycin produced by *Bacillus subtilis* 9407 plays a major role in the biocontrol of apple ring rot disease. *Microbiological Research*, 199, 89—97. doi: 10.1016/j.micres.2017.03.004.

Gong, Z., Yang, G., Che, C., Liu, J., Si, M., & He, Q. (2021). Foaming of rhamnolipids fermentation: impact factors and fermentation strategies. *Microbial Cell Factories*, 20(1), 77. doi: 10.1186/s12934-021-01516-3.

Gopalakrishnan, S., Sathya, A., Vijayabharathi, R., Varshney, R. K., Gowda, C. L., & Krishnamurthy, L. (2015). Plant growth promoting rhizobia: challenges and opportunities. *3 Biotech*, 5(4), 355—377. doi: 10.1007/s13205-014-0241-x.

Goswami, M., & Deka, S. (2019). Biosurfactant production by a rhizosphere bacteria *Bacillus altitudinis* MS16 and its promising emulsification and antifungal activity. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 178, 285—296. doi: 10.1016/j.colsurfb.2019.03.003.

Grady, E. N., MacDonald, J., Ho, M. T., Weselowski, B., McDowell, T., Solomon, O., ..., & Yuan, Z. C. (2019). Characterization and complete genome analysis of the surfactin-producing, plant-protecting bacterium *Bacillus velezensis* 9D-6. *BMC Microbiology*, 19(1):5. doi: 10.1186/s12866-018-1380-8.

Harjot, P. K., Bhairav, P., & Sukhvir, K. (2015). A review on applications of biosurfactants produced from unconventional inexpensive wastes in food and agriculture industry. *World Journal of Pharmaceutical and Medical Research*, 8(4), 827—842.

Hazarika, D. J., Goswami, G., Gautom, T., Parveen, A., Das, P., Barooah, M., & Boro, R. C. (2019). Lipopeptide mediated biocontrol activity of endophytic *Bacillus subtilis* against fungal Phytopathogens. *BMC Microbiology*, 19(1), 71. doi: 10.1186/s12866-019-1440-8.

Isha, M., Tahmish, F., Egamberdieva, D., Egamberdieva, D., & Arora N.K. (2020). Novel bioformulations developed from *Pseudomonas putida* BSP9 and its biosurfactant for growth promotion of *Brassica juncea* (L.). *Plants*, 9(10), 1349. doi: 10.3390/plants9101349.

Jan, F., Arshad, H., Ahad, M., Jamal, A., & Smith, D. L. (2023). In vitro assessment of *Bacillus subtilis* FJ3 affirms its biocontrol and plant growth promoting potential. *Frontiers in Plant Science*, 14, 1205894. doi: 10.3389/fpls.2023.1205894.

Janek, T., Gudiña, E. J., Polomska, X., Biniarz, P., Jama, D., Rodrigues, L. R., ..., & Lazar, Z. (2021). Sustainable surfactin production by *Bacillus subtilis* using crude glycerol from different wastes. *Molecules*, 26(12), 3488. doi: 10.3390/molecules26123488.

Karamchandani, B. M., Pawar, A. A., Pawar, S. S., Syed, S., Mone, N. S., Dalvi, S. G., ..., & Satpute, S. K. (2022). Biosurfactants' multifarious functional potential for sustainable agricultural practices. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 10, 1047279. doi: 10.3389/fbioe.2022.1047279.

Korangi Alleluya, V., Argüelles Arias, A., Ribeiro, B., De Coninck, B., Helmus, C., Delaplace, P., & Ongena, M. (2023). *Bacillus* lipopeptide-mediated biocontrol of peanut stem rot caused by *Athelia rolfsii* *Frontiers in Plant Science*, 20, 14:1069971. doi: 10.3389/fpls.2023.1069971.

Kwon, J. W., & Kim, S. D. (2014). Characterization of an antibiotic produced by *Bacillus subtilis* JW-1 that suppresses *Ralstonia solanacearum*. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 24(1), 13—18. <http://dx.doi.org/10.4014/jmb.1308.08060>.

Li, F. Z., Zeng, Y. J., Zong, M. H., Yang, J. G., & Lou, W. Y. (2020). Bioprospecting of a novel endophytic *Bacillus velezensis* FZ06 from leaves of *Camellia assamica*: production of three groups of lipopeptides and the inhibition against food spoilage microorganisms. *Journal of Biotechnology*, 323, 42—53. doi: 10.1016/j.jbiotec.2020.07.021.

Li, M. S. M., Piccoli, D. A., McDowell, T., McDonald, J., Renaud, J., & Yuan, Z. C. (2021). Evaluating the biocontrol potential of Canadian strain *Bacillus velezensis* 1B-23 via its surfactin

production at various pHs and temperatures. *BMC Biotechnology*, 21(1), 31. doi: 10.1186/s12896-021-00690-x.

Madhurankhi, G., & Suresh, D. (2019). Biosurfactant production by a rhizosphere bacteria *Bacillus altitudinis* MS16 and its promising emulsification and antifungal activity. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 178, 285—296. doi: 10.1016/j.colsurfb.2019.03.003.

Marchut-Mikołajczyk, O., Drożdżyński, P., Polewczyk, A., Smulek, W., & Antczak, T. (2021). Biosurfactant from endophytic *Bacillus pumilus* 2A: physicochemical, characterization, production and optimization and potential for plant growth promotion. *Microbial Cell Factories*, 20(40). doi.org/10.1186/s12934-021-01533-2.

Mnif, I., & Ghribi, D. (2016). Glycolipid biosurfactants: main properties and potential applications in agriculture and food industry. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 96(13), 4310—4320. doi: 10.1002/jsfa.7759.

Mora, I., Cabrefiga, J., & Montesinos E. (2015). Cyclic lipopeptide biosynthetic genes and products, and inhibitory activity of plant-associated *Bacillus* against phytopathogenic bacteria. *PLoS One*, 10(5):e0127738. doi: 10.1371/journal.pone.0127738.

Nagtode, V. S., Cardoza, C., Yasin, H. K. A., Mali, S. N., Tambe, S. M., Roy, P., ..., & Pratap, A. P. (2023). Green surfactants (biosurfactants): a petroleum-free substitute for sustainability-comparison, applications, market, and future prospects. *ACS Omega*, 8(13), 11674—11699. doi: 10.1021/acsomega.3c00591.

Nigris, S., Baldan, E., Tondello, A., Zanella, F., Vitulo, N., Favaro, G., ..., & Baldan, B. (2018). Biocontrol traits of *Bacillus licheniformis* GL174, a culturable endophyte of *Vitis vinifera* cv. *glera*. *BMC Microbiology*, 18(1), 133. doi: 10.1186/s12866-018-1306-5.

Oluwaseun, A. C., Kola, O. J., Mishra, P., Singh J. R., Singh, A. K., Cameotra, S. S., & Micheal, B. O. (2017). Characterization and optimization of a rhamnolipid from *Pseudomonas aeruginosa* C1501 with novel biosurfactant activities. *Sustainable Chemistry and Pharmacy*, 6, 26—36. doi:10.1016/j.scp.2017.07.001.

Pathak, K. V., & Keharia, H. (2014). Application of extracellular lipopeptide biosurfactant produced by endophytic isolated from aerial roots of banyan (*Ficus benghalensis*) in microbially enhanced oil recovery (MEOR). *3 Biotech*, 4(1), 41—48. doi: 10.1007/s13205-013-0119-3.

Pirog, T. P., Iutynska, G. O., Leonova, N. O., Beregova, K. A., & Schevchuk T. A. (2018). Microbial synthesis of phytohormones. *Biotechnologia Acta*, 11(1), 5—24. https://doi.org/10.15407/biotech11.01.005.

Pirog, T. P., Piatetska, D. V., Yarova, H. A., Iutynska, G. O. (2021). Effect on phytopathogenic microorganisms of surfactants of microbial origin. *Mikrobiolohichniy Zhurnal*, 83(6), 75—94. doi: https://doi.org/10.15407/microbiolj83.06.075.

Rabbee, M. F., & Baek, K. H. (2023). Detection of antagonistic compounds synthesized by *Bacillus velezensis* against *Xanthomonas citri* subsp. *citri* by metabolome and RNA sequencing. *Microorganisms*, 11(6), 1523. doi: 10.3390/microorganisms11061523.

Shalini, D., Benson, A., Gomathi, R., John Henry, A., Jerritt S., & Melvin Joe, M. (2017). Isolation, characterization of glycolipid type biosurfactant from endophytic *Acinetobacter* sp. ACMS25 and evaluation of its biocontrol efficiency against *Xanthomonas oryzae*. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 11, 252—258. doi:10.1016/j.bcab.2017.07.013.

Singh, A. K., & Sharma, P. (2020). Disinfectant-like activity of lipopeptide biosurfactant produced by *Bacillus tequilensis* strain SDS21. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 185 (110514), doi:10.1016/j.colsurfb.2019.110514.

Soberón-Chávez, G., González-Valdez, A., Soto-Aceves, M. P., & Cocotl-Yañez, M. (2021). Rhamnolipids produced by *Pseudomonas*: from molecular genetics to the market. *Microbial Biotechnology*, 14(1), 136—146. doi: 10.1111/1751-7915.13700.

Songwattana, P., Boonchuen, P., Piromyou, P., Wongdee, J., Greetatorn, T., Inthaisong, S., ..., & Teamroong, N. (2023). Insights into antifungal mechanisms of *Bacillus velezensis* S141 against cercospora leaf spot in mungbean (*V. radiata*). *Microbes and Environments*, 38(1), ME22079. doi: 10.1264/jsme2.ME22079.

Sood, U., Singh, D. N., Hira, P., Lee, J. K., Kalia, V. C., Lal, R., & Shakarad, M. (2019). Rapid and

solitary production of mono-rhamnolipid biosurfactant and biofilm inhibiting pyocyanin by a taxonomic outlier *Pseudomonas aeruginosa* strain CR1. *Journal of Biotechnology*, 307, 98—106. doi:10.1016/j.jbiotec.2019.11.004.

Soussi, S., Essid, R., Hardouin, J., Gharbi, D., Elkahoui, S., Tabbene, O., ..., & Limam, F. (2019). Utilization of grape seed flour for antimicrobial lipopeptide production by *Bacillus amyloliquefaciens* C5 strain. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 187(4), 1460—1474. doi: 10.1007/s12010-018-2885-1.

Toral, L., Rodríguez, M., Béjar, V., & Sampedro, I. (2018). Antifungal activity of lipopeptides from *Bacillus* XT1 CECT 8661 against *Botrytis cinerea*. *Frontiers in Microbiology*, 9, 1315. doi:10.3389/fmicb.2018.01315.

Vejan, P., Abdullah, R., Khadiran, T., Ismail, S., Nasrulhaq Boyce, A. (2016). Role of plant growth promoting rhizobacteria in agricultural sustainability — a review. *Molecules*, 2016, 21(5), E573. doi: 10.3390/molecules21050573.

Wu, T., Xu, J., Xie, W., Yao, Z., Yang, H., Sun, C., & Li, X. (2018). *Pseudomonas aeruginosa* L10: a hydrocarbon-degrading, biosurfactant-producing, and plant-growth-promoting endophytic bacterium isolated from a reed (*Phragmites australis*). *Frontiers in Microbiology*, 9, 1087. doi: 10.3389/fmicb.2018.01087.

Xiong, H., Li, Y., Cai, Y., Cao, Y., & Wang, Y. (2015). Isolation of *Bacillus amyloliquefaciens* JK6 and identification of its lipopeptides surfactin for suppressing tomato bacterial wilt *RSC Advances*, 5(100), 82042—82049. doi:10.1039/c5ra13142a.

Zhou, Y., Yang, X., Li, Q., Peng, Z., Li, J., & Zhang, J. (2023). Optimization of fermentation conditions for surfactin production by *B. subtilis* YPS-32. *BMC Microbiology*, 23(1), 117. doi: 10.1186/s12866-023-02838-5.