

**Бержанова Р.Ж., Мукашева Т.Д., Игнатова Л.В.,  
Сыдыкбекова Р.К., Бектилеуова Н.К., Омирбекова А.А.**

Казахский национальный университет имени аль-Фараби,  
Казахстан, г. Алматы, e-mail: raihan\_07\_77@mail.ru

### **РАСПРОСТРАНЕНИЕ АКТИНОБАКТЕРИЙ В НЕКОТОРЫХ ПОЧВАХ КАЗАХСТАНА И ИХ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФУНКЦИИ**

В данной статье обсуждаются вопросы специфики разнообразия актиномицетных комплексов разных типов почв Казахстана. Известно, что почва является гетерогенной средой обитания и в ней содержатся различные группы и виды микроорганизмов. Среди микроорганизмов наиболее распространенными являются почвенные актиномицеты. Именно в почве содержится их основное количество. Каждый тип почвы отличается по составу микробного ценоза, что создает впечатление существенной динамики в их численности. По результатам определения численности актинобактерий в почве можно сказать об их обилии и богатстве, данные показатели зависят от глубины и типа почв. Количество актиномицетов в исследуемых 15 почвенных образцах Казахстана составило от  $10^3$  до  $10^5$  КОЕ/г почвы. Актиномицетные комплексы исследуемых почв отличаются значительно большим таксономическим разнообразием. От частоты встречаемости актиномицетный комплекс дифференцировали на группы видов: доминирующие ( $\geq 85\%$ ), типичные частые ( $\geq 60\%$ ), типичные редкие ( $\geq 40\%$ ) и случайные ( $< 40\%$ ). Также выявлено, что сукцессионные изменения в комплексе актиномицетов в одной и той же почве существенно зависят от её влажности. В изученных почвенных комплексах актиномицетов в большинстве случаев наиболее стабильными и доминирующими являются стрептомицеты. В ходе выполнения работы определена биосинтетическая активность у 338 изолятов актинобактерий. Установлено, что 94 штамма обладали протеолитической активностью, целлюлозолитическая активность выявлена у представителей рода *Streptomyces*. Выраженная амилолитическая активность характерна для родов *Actinomadura* и *Streptomyces*. Способность к фиксации азота установлена у родов *Actinomadura* и *Chainia*. Обобщая результаты исследований, можно отметить, что комплекс актиномицетов в различных типах почвах Казахстана представлен родами *Streptomyces*, *Micromonospora*, *Streptosporangium*, *Actinomadura* и *Chainia*.

**Ключевые слова:** актиномицеты, стрептомицеты, фосфатмобилизация, целлюлозолитическая, амилолитическая, азотфиксирующая активности.

Berzhanova R.Zh., Mukasheva T.D., Ignatova L.V.,  
Sydykbekova R.K., Bektyleuova N.K., Omyrbekova A.A.

Al-Farabi Kazakh National University, Almaty, Kazakhstan, e-mail: raihan\_07\_77@mail.ru

#### **Distribution of actinobacteria in some soils of Kazakhstan and their ecological functions**

This article discusses the specifics of the diversity of actinomycete complexes of different soil types in Kazakhstan. It is known that the soil is a heterogeneous habitat and it contains various groups and types of microorganisms. Among the microorganisms, the most common are soil actinomycetes. It is in the soil contains their basic quantity. Each type of soil differs in composition of the microbial cenosis, which creates the impression of significant dynamics in their numbers. The purpose of this study was to study the quantitative and qualitative composition of actinomycetes of the main soil types in Kazakhstan, identify the dominant groups and determine their biological significance. When determining the number of actinobacteria in the soil, one can say about their abundance and richness, and these indicators depend on the depth and type of soils. The number of actinomycetes in the studied 15 soil samples

in Kazakhstan was from 103 to 105 CFU / g soil. The actinomycete complexes of the investigated soils are distinguished by a considerably greater taxonomic diversity. The frequency of occurrence of the actinomycete complex was differentiated into groups of species: dominant ( $\geq 85\%$ ), typical frequent ( $\geq 60\%$ ), typical rare ( $\geq 40\%$ ) and random ( $< 40\%$ ). It was also revealed that the succession changes in the complex of actinomycetes in the same soil essentially depend on its moisture content. In the studied soil complexes of actinomycetes, in most cases, the most stable and dominant are streptomycetes. The main background in the soils was composed of representatives of the genus *Streptomyces*. In the course of the work, biosynthetic activity was determined in 338 isolates of actinobacteria. It was found that 94 strains had proteolytic activity, cellulolytic activity was detected in representatives of the genus *Streptomyces*. The expressed amylolytic activity is characteristic for the genera *Actinomadura* and *Streptomyces*. The ability to fix nitrogen is established in the genera *Actinomadura* and *Chainia*. It was found that most strains produced IAA in the amount of  $3 \mu\text{g} / \text{ml}$  to  $15 \mu\text{g} / \text{ml}$ , they can be classified as inactive. The remaining 55 strains produced IAA in excess of  $25 \mu\text{g} / \text{ml}$ . As a result of the studies, many members of the genus *Streptomyces* have found a phytohormone-like effect, more closely related to auxin-like activity. They also have the ability to synthesize the enzymes of the cellulase complex. 42 strains of actinobacteria actively producing acid metabolites are selected. These strains can be attributed to phosphate-solubilizing cultures of representatives of the genus *Streptomyces*. Summarizing the results of the studies, it can be noted that the complex of actinomycetes in various types of soils in Kazakhstan is represented by the genera *Streptomyces*, *Micromonospora*, *Streptosporangium*, *Actinomadura* and *Chainia*. As a result of the work carried out, new microbiological fertilizers will be developed, which, being environmentally friendly, can provide increased yields of crops, improve their health and promote the production of improved quality. The work was done within the framework of the project № 0211PK01075 «Development of a scientific and methodological and information database on microbiological diversity of soils in Kazakhstan» under the program: «Scientific and methodological support for the creation of inventories of biological resources of the Republic of Kazakhstan», funded by the Ministry of Education and Science of the Republic of Kazakhstan.

**Key words:** Actinomycetes, streptomycetes, phosphate mobilization, cellulolytic, amylolytic, nitrogen-fixing activities.

Бержанова Р.Ж., Мұқашева Т.Д., Игнатова Л.В.,  
Сыдыкбекова Р.К., Бектилеуова Н.К., Әмирбекова А.А.

Әл-Фараби атындағы Қазақ ұлттық университеті, Қазақстан, Алматы қ., e-mail: raihan\_07\_77@mail.ru

### Қазақстанның кейбір топырақтарындағы актинобактериялардың таралуы және олардың экологиялық функциялары

Бұл мақалада Қазақстанның әртүрлі топырақтарындағы актиномицеттердің алуантүрлілігіне қатысты мәселелер талқыланады. Топырақ гетерогенді орта болғандықтан, онда микроорганизмдердің әртүрлі топтары мен түрлері тіршілік етеді. Микроорганизмдердің арасында актиномицеттер едәуір кең таралған. Олардың негізгі мөлшері нақты топырақта болады. топырақтың әр түрі ондағы микробтық ценоздың құрамына байланысты ерекшелінетіндіктен, олардың санының белгілі бір динамикасын құрайды. Топырақтағы актинобактериялардың санын анықтау кезіндегі көрсеткіштердің мәліметтері топырақтың түрі мен тереңдігіне байланысты болады. Зерттелінген Қазақстанның 15 түрлі топырақ үлгілеріндегі актиномицеттердің саны  $10^3$  нен  $10^5$  дейін КТБ/г топырақ болды. Зерттелінген топырақтардағы актиномицетті кешен таксономиялық алуантүрлілігімен едәуір ерекшеленді. Актиномицетті кешен кездесу жиілігіне қарай түрлердің мынадай топтарына жіктелді: доминирлеуші ( $\geq 85\%$ ), кәдімгі сирек ( $\geq 40\%$ ) және кездейсоқ ( $< 40\%$ ). Сонымен қатар, актиномицеттер кешеніндегі сукцессиялық өзгерулер белгілі бір топырақтың ылғалдылығына тәуелді болады. Зерттелген топырақтарда актиномицетті кешенде стрептомицеттер көптеген жағдайда едәуір тұрақты және доминирлеуші болды. Жұмысты орындау барысында 338 изоляттың биосинтетикалық белсенділігі анықталды. Олардың арасында 94 штамның протеолитикалық белсенділігі бар екендігі көрсетілді, *Streptomyces* туысының өкілдерінде целлюлозалитикалық белсенділік бар екендігі анықталды. *Actinomadura* және *Streptomyces* туыстарында амилитикалық белсенділік айқын байқалды. Азотты фиксациялау қабілетті *Actinomadura* және *Chainia* туыстары көрсетті. Жүргізілген зерттеулерді қорытындылай келе, Қазақстанның әртүрлі топырақтарындағы актиномицетті кешендерінде негізінен *Streptomyces*, *Micromonospora*, *Streptosporangium*, *Actinomadura* және *Chainia* туыстарының өкілдері құрады. Алынған нәтижелер биологиялық белсенділігі жоғары биопрепараттар жасауда қолданылады. Жасалған биопрепараттар ҚР ауылшаруашылығы министрлігіне және шаруа қожалықтарына топырақтың құнарлылығын арттыру үшін қолдануға ұсынылады.

**Түйін сөздер:** актиномицеттер, стрептомицеттер, фосфатмобилизирлеу, целлюлозалитикалық, амилитикалық, азотфиксирлеуші белсенділік.

## Введение

Для микроорганизмов в почве, за счет ее гетерогенности, создается множество сред обитания (Звягинцев, 1987:256; Добровольский, 2009: 1222-1232). Отмечается, что в почвах разных типов более 90 % микробной биомассы представлено грибами (Полянская и др., 1995: 322-328; Arifuzzaman et al., 2010:4615-4619), численность которых достигает 8–1000 тыс. КОЕ/г почвы. Численность актиномицетов и бактерий составляет от 0,1 – 35 до 3 – 90 млн. КОЕ/г почвы соответственно (Черников и др., 2000:536). Итак, актиномицеты или актинобактерии являются неотъемлемым компонентом почвенного микробиоценоза (Звягинцев и Зенова, 2001:257; Stackebrandt et al., 1997:479-491), способны к формированию ветвящегося мицелия, размножаться фрагментами мицелия и спорами (Бабьева и Зенова, 1983:248). К числу факторов, определяющих содержание актиномицетов в почве, относятся: тип биогеоценоза (Зенова и Звягинцев, 2002:132), сезонность (Аристовская, 1980:187), динамика поступления в почву органических веществ, гидротермический режим (Звягинцев и Зенова, 2007:109), кислотность почвы (Широких и Широких, 2004:332). Установлено, что, в качестве постоянных представителей актиномицетных комплексов почв лесных биогеоценозов выступают стрептомицеты (Зенова и др., 1996:1347-1351), тогда как представители рода *Micromonospora* часто являются минорными компонентами (Зенова и др., 1994:553-560; Грачева, 2004). Также авторами было показано, что в стрептомицетных комплексах лесных биогеоценозов доминируют (от 65 %) представители секции *Cinereus Achromogenes*, а в качестве типичных частых отмечаются виды, принадлежащие к секциям и сериям *Cinereus Chrysomallus*, *Albus Albus*, секции *Imperfectus* (Звягинцев и Зенова, 2001:257).

По таксономическому составу актиномицетных комплексов можно составить представление об их экологических функциях. Так, преобладание в пустынных почвах бактерий актиномицетной линии, большинство из которых обладают гидролитической активностью, коррелируется с быстрыми темпами деструкции растительного опада в пустынных экосистемах (Добровольская и др., 2009:1222-1232; Добровольский и Никитин, 2012: 412; Torsvik and Ovreas, 2002:240-245). Таким образом, изучение бактериального разнообразия в почвах разных природно-климатических зон позволит составить представле-

ние о функциях бактериальных сообществ, связанных с их участием в процессах разложения растительного опада и круговорота различных элементов в биогеоценозе. Бактериальное разнообразие разных типов почв определяется многими экологическими факторами: содержанием органического вещества, влажностью, кислотностью среды, концентрацией солей. От сочетания этих факторов, определяющих тип почвообразования, зависит соотношение таксонов в бактериальных комплексах почв. В настоящей работе делается акцент на характеристике микробного разнообразия в пределах почвенного яруса целинных типов почв Казахстана.

Цель данной работы – изучение количественного и качественного состава актиномицетов основных типов почв Казахстана, выявление доминирующих групп и определение их биологической значимости.

## Материал и методы исследования

Объектами исследования служили 15 почвенных образцов (таблица 1), отобранных в летний период.

**Питательные среды:** казеин-глицериновая среда; среда с пропионатом натрия; овсяная среда; органический агар 2; глицерин-нитратная среда; пептонно-дрожжевая с железом среда; минеральный агар 1 (Звягинцева, 1991:304).

*Численность актиномицетов* определяли методом посева из разведений почвенных суспензий на агаризованные среды (Методы почвенной микробиологии, 1991). Родовую структуру комплексов характеризовали на среде с пропионатом натрия, видовую структуру рода *Streptomyces* – на казеин-глицериновом агаре (КГА) (Зенова, 2002). Перед посевом образцы почв прогревали при 70°C в течение 4 часов для ограничения роста немиецелиальных бактерий. Чашки с посевами инкубировали при 27°C в течение 2-3 недель (Звягинцева, 1991:304; Stephen, 2014:136-140).

Биоразнообразие актиномицетных комплексов определяли методом посева из разведений почвенных суспензий на агаризованные среды. Морфологические свойства использовали для отнесения актиномицетов к определённым таксонам (Звягинцева, 1991:304).

*Дифференцированный учёт колоний актиномицетов*, проводили в световом микроскопе Биолам Р-11 при увеличении  $\times 120$  и  $\times 600$ . Морфологические свойства использовали для отнесения актиномицетов к определённым таксонам.

**Таблица 1** – Тип почв и места взятия образцов

Тип почвы					
Чернозем южный малогумусовый	Чернозем обыкновенный	Темно-каштановые	Светло-каштановые	Бурые пустынные	Серо-бурые пустынные
Места взятия образцов					
Акмолинская обл., г.Урысай	Костанайская обл., Костанайский район	Акмолинская область, Жаркаинский район	Карагандинская обл., западнее Аксу-Аюлы	Карагандинская обл., западнее Акчатау	Алматинская обл., Балхашский район
Костанайская обл., Костанайский район	Северо-Казахстанская обл., западнее с. Мамлютка	Акмолинская обл., Ерейментауский район	Карагандинская обл., село Кызыл-Сай	Атырауская обл. Жылыойский район	Жамбылская обл., западнее с.Аксуейек
	Акмолинская обл., Зерендинский район	Восточно-Казахстанская обл., ТОО «Заречное»			Карагандинская обл., севернее г. Балхаш
Количество проверенных образцов					
2	3	3	2	2	3

Принадлежность, выделенных культур актиномицетов к роду *Streptomyces* определяли на основании характерных морфологических признаков: нефрагментированный мицелий, длинные цепочки спор – на воздушном и отсутствие спор – на субстратном мицелии. Актиномицеты, имеющие одиночные споры на субстратном мицелии, лишенные или со слабым развитием стерильного воздушного мицелия, с нефрагментированным мицелием предварительно идентифицировали как представителей рода *Micromonospora*. Культуры, принадлежащие к роду *Streptosporangium*, определяли по наличию ветвящегося, не фрагментированного субстратного мицелия, не несущего споры, и воздушных гиф с цепочками спор и спорангиями. Актиномицеты, образующие одиночные споры на воздушном мицелии, либо короткие цепочки более крупных, чем стрептомицетные, спор на ветках воздушного и/или субстратного мицелия объединяли в группу олигоспоровых актиномицетов (Дж. Хоулт и др., 1997:800; Гаузе и др., 1983:248).

*Определение структуры комплекса почвенных актиномицетов.* Характеристику структуры комплексов почвенных актиномицетов проводили на основании синэкологических показателей (частота встречаемости, доленое участие видов и родов в комплексе), используемых при проведении сравнительных почвенно-экологиче-

ских исследований (Звягинцев, Зенова, 2001). За частоту встречаемости (ЧВ) принимали отношение числа образцов, в которых таксон встречается, к общему числу проанализированных образцов. В зависимости от частоты встречаемости комплекс дифференцировали на группы видов: доминирующие ( $\geq 85\%$ ), типичные частые ( $\geq 60\%$ ), типичные редкие ( $\geq 40\%$ ) и случайные ( $<40\%$ ).

Предварительную видовую идентификацию представителей рода *Streptomyces* проводили в соответствии с определителем Гаузе (Гаузе и др., 1983) с использованием культуральных и морфологических признаков, учитываемых на диагностических средах: минеральный, овсяный, глицерин-нитратный, органический 2, пептоно-дрожжевой агар с железом. Для определения видов стрептомицетов использовали диагностические признаки: а) морфологические – 1) форма цепочек; б) культуральные – 1) окраска воздушного мицелия; 2) окраска субстратного мицелия; 3) наличие растворимых пигментов; 4) наличие меланоидных пигментов (Звягинцев и Зенова, 2001: 257; Гаузе и др., 1983:248; Jeffrey, 2008:3697-3702).

*Определение биосинтетической активности изолятов стрептомицетов.* Антибиотическую активность актиномицетов к грибам определяли методом агаровых блочков. В качестве тест-культур использовали микромицеты:

*Fusarium graminearum* и *Alternaria alternate*. Микромицеты выращивали на агаре Чапека – Докса. Антибиотическую активность оценивали по диаметру зоны подавления роста тест-культуры на вторые – четвертые сутки инкубации. Каждый тест проводили в трёхкратной повторности (Егоров, 1979:455; Kumar et al., 2010:12; Oskay et al., 2004:441-446).

Активность протеазы определяли с помощью модифицированной процедуры, основанной на методе (Tsuchida et al., 1986:7-12).

Для первичного отбора целлюлозолитически активных штаммов использовали среду Гетчинсона. На слой агаризированной среды помещали стерильные диски из фильтровальной бумаги (источник целлюлозы), на которые высевали «полоской» актиномицеты. По наличию роста в данных условиях судили о наличии целлюлозолитической активности у актиномицетов (Егоров, 1979:455).

*Определение количества фитогормона ИУК.* Количество ИУК, продуцируемой микроорганизмами, определяли колориметрическим методом с использованием реактива Сальковского. 1 мл супернатанта (фильтрата) смешивали с 2 мл реактива Сальковского (1 мл 0,5 М FeCl<sub>3</sub> в 50 мл 35% HClO<sub>4</sub>). Время развития окраски составляло 30-40 минут. Оптическую плотность окрашенных проб измеряли на спектрофотометре при длине волны 540 нм. Контролем служила неинкубированная среда с добавлением реактива. Концентрацию ИУК определяли по калибровочному графику, построенному в диапазоне концентраций вещества 10<sup>-8</sup> – 10<sup>-2</sup> г/л. Концентрацию ИУК выражали в мкг/мл (Gordon, 1951: 192–195).

*Определение способности микроорганизмов к фосфат-мобилизации.* Микроорганизмы культивировали на агаризированной питательной среде NBRIP следующего состава (г/л): глюкоза 10,0; MgCl<sub>2</sub>×6H<sub>2</sub>O 5,0; MgSO<sub>4</sub>×7H<sub>2</sub>O 0,25; KCl 2,0; (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 0,1; Ca<sub>3</sub>(PO<sub>4</sub>)<sub>2</sub> 5,0; агар 20,0. В качестве индикатора использовали бромфеноловый синий (BPB) в количестве 0,025 г/л. Штаммы, обладающие способностью к солибилизации фосфатов, выявляли по способности формировать зоны просветления вокруг колоний (Jayadi и Baharuddin и др., 2013:68-73; Patel and Parmar, 2013: 438-441; Mehta S and Nautiyal S.C., 2001:51-6).

*Статистическая обработка данных* была выполнена с использованием пакета программ Excel и STATGRAFICS Plus версия 7.0. Расчеты средних значений, погрешности измерений, построения диаграмм и графиков были выпол-

нены с использованием программы Excel (Лакин 1990:352).

## Результаты и обсуждение

Актиномицеты являются весьма распространенной в природе группой микроорганизмов, но основным местом их обитания является почва. Они обладают большим набором ферментов, благодаря которым могут усваивать разнообразные вещества доступные для некоторых микроорганизмов. По количеству и разнообразию актиномицеты занимают первое место среди микробиологического населения (Goodfellow and Williams S., 1983:189–216).

В работах многих казахстанских исследователей было установлено, что основной фактор, определяющий распространение актиномицетов, не географический, а экологический, и распределение их не случайно, а тесно связано с условиями среды. В распространении почвенных актиномицетов известна следующая закономерность: число их увеличивается с уменьшением количества осадков и повышением температуры окружающей среды, и, наоборот, чем меньше влаги и ниже температура, тем актиномицетов меньше (Мынбаева, 1965: 27-31; Чормонова и Преображенская, 1981: 341-345; Чулакови Теплякова, 1956: 64-68).

При посеве на агаризованные среды почвенных образцов, отобранных в различных функциональных типах почв, общая численность актиномицетов изменялась в пределах 10<sup>3</sup> – 10<sup>5</sup> колониеобразующих единиц (КОЕ) в 1 г субстрата.

Наиболее высокая численность актиномицетов обнаружено в черноземах на глубине 0-10 см и 10-20 см, а в более глубоких слоях почвы наблюдается резкое снижение количества микроорганизмов этой эколого-трофической группы. Серобурые пустынные и среднекаштановые почвы характеризуются бедным содержанием актинобактерий, что согласуется с литературными данными.

Определение частоты встречаемости и относительного обилия представителей отдельных родов актиномицетов в почвах позволило охарактеризовать имеющиеся отличия в структуре их комплексов. Так в почвенных комплексах по частоте встречаемости актиномицетов доминировали представители рода *Streptomyces* в качестве постоянных представителей актиномицетных комплексов почв, тогда как представители рода *Micromonospora* часто являются минорны-

ми компонентами. Определение частоты встречаемости и относительного обилия представителей отдельных родов актиномицетов в почвах позволило охарактеризовать имеющиеся отличия в структуре их комплексов. Так, наиболее широкое родовое разнообразие стрептомицетов наблюдали в почвах черноземах и в каштановых. В бурых почвах разнообразие стрептомицетов, так же как их доля в комплексе, заметно снижалось (таблица 2).

В зависимости от частоты встречаемости актиномицетный комплекс дифференцировали на группы видов: доминирующие ( $\geq 85\%$ ), типичные частые ( $\geq 60\%$ ), типичные редкие ( $\geq 40\%$ ) и случайные ( $< 40\%$ ).

В стрептомицетных комплексах почв доминировали (от 65 %) представители серии *Cinereus Chromogenes*, *Helvolo-Flavus Flavus* и *Cinereus Achromogenes*, а в качестве типичных частых отмечаются виды, принадлежащие к сериям *Cinereus Chromogenes*, *Helvolo-Flavus Flavus*, *Cinereus Violaceus*, *Albus Albus*, секции *Imperfectus*. С меньшей частотой встречались виды, принадлежащие к серии *Albus Albocoloratus*, серии *Imperfectus*, серии *Helvolo-Flavus Helvolus* и серии *Roseus Ruber*. Стрептомицетный комплекс в серобурых и бурых почвах был представлен видами восьми серий, в каштановых и черноземах – видами девяти серий.

Таблица 2 – Распределение актиномицетов доминантных родов в различных типах почвах

Типы почв	В % к общему числу				
	<i>Streptomyces</i>	<i>Chainia</i>	<i>Actinomadura</i>	<i>Micromonospora</i>	<i>Streptosporangium</i>
серозем обыкновенный, Алматинская обл., Балхашский район	18,1	-	1,2		2,3
серо-бурая пустынная, Жамбылская обл., западнее с. Аксуйек	19,2	3,9	2,3	-	1,3
серо-бурая щепнистая, Карагандинская обл., севернее г. Балхаш	21,1	-	-	1,2	-
серо-бурая пустынная, Алматинская обл.	19,8	-	-	2,3	-
бурая пустынная, Карагандинская обл., западнее Акчатау	21,6	-	-	0,9	-
светло-каштановая щепнистая, Карагандинская обл., западнее Аксу-Аюлы	25,9	-	-	-	-
средне-каштановая, Карагандинская обл., село Кызыл-Сай	24,3		2,3	-	-
темно-каштановая карбонатная, Акмолинская область, Жаркаинский район	23,5		1,2	-	-
темно-каштановая, Акмолинская обл., Ерейментауский район	23,8		1,2	-	-
темно-каштановая, Восточно-Казахстанская обл., ТОО «Заречное»	21,9		1,5	-	-
Бурые пустынные Атырауская обл. Жылыойский район	19,8	4,9	0,2	-	10,1
чернозем южный, Акмолинская обл., г. Урысай	31,2	5,1	56	-	2,3
чернозем южный, Костанайская обл., Костанайский район	29,6		23	-	8,9
чернозем обыкновенный, Северо-Казахстанская обл.	33,8	4,5	2,3	-	5,4
чернозем обыкновенный, Северо-Казахстанская обл., западнее с. Мамлютка	35,6	3,2	4,5		4,1
чернозем обыкновенный, Акмолинская обл., Зерендинский район	35,9	2,8	4,5		2,3

Сукцессионные исследования относятся к разряду биодинамических и во многом объясняют биодинамику почв. Несмотря на микроразнообразие почв, сукцессионные события проходят синхронно во всей почвенной массе, если агент – увлажнение, вызывающее сукцессию, действует одновременно во всей почвенной массе. Традиционный подход к изучению сукцессии предполагает исследование характера изменения видового состава.

Выявлено, что сукцессионные изменения в комплексе актиномицетов в одной и той же почве существенно зависят от её влажности. Сукцессионный анализ актиномицетного ком-

плекса почв позволил утверждать, что считающиеся редкими роды актиномицетов, в частности *Micromonospora* и *Saccharomonospora*, при определенных условиях (влажность почвы, этап сукцессии) могут иметь равную со стрептомицетами численность в комплексе актиномицетов. Численность актиномицетов в ходе микробной сукцессии в почве, вызванной увлажнением, постепенно увеличивается на 10 суток во всех исследованных почвенных образцах и примерно возрастает в 2 раза. Максимальное возрастание численности актиномицетного комплекса наблюдается на 40 суток сукцессии и на 90 суток микробной сукцессии (таблица 3).

**Таблица 3** – Динамика популяционной плотности актиномицетов в ходесукцессии (КОЕ/г почвы)

Типы почв	Горизонт, см	Численность актиномицетов (в тыс.КОЕ на 1 г почвы)			
		0-е сутки	10-е сутки	40-е сутки	90-е сутки
серозем обыкновенный, Алматинская обл., Балхашский район	0-10	31,2± 1,4	59,3±1,3	103,5±1,4	50,8±0,9
	10-20	11,3± 0,04	43,8±0,7	66,5±1,2	38,2±0,3
серо-бурая пустынная, Жамбылская обл., западнее с.Аксай	0-10	22,8 ± 1,12	38,4±0,2	98,5±4,1	33,7±0,2
	10-20	0,9 ± 0,02	26,1±0,2	48,8±2,3	21,1±0,09
серо-бурая щебнистая, Карагандинская обл., севернее г. Балхаша	0-10	28,2 ± 0,2	65,1±0,7	87,3±2,1	49,8±0,2
	10-20	14,3± 0,44	39,8±0,5	45,4±1,2	12,3±0,07
серо-бурая пустынная, Алматинская обл.	0-10	0,03 ± 0,001	11,3±0,5	62,1±1,1	172,3±0,04
	10-20	0,5 ± 0,01	15,1±1,1	51,3±0,01	111,5±0,09
бурая пустынная, Карагандинская обл., западнее Акчатау	0-10	0,02 ± 0,001	21,2±0,2	46,5±1,3	18,7±0,02
	10-20	0,3 ± 0,12	10,5±0,5	11,2±3,7	12,3±0,7
светло-каштановая щебнистая, Карагандинская обл., западнее Аксу-Аюлы	0-10	28,2 ± 1,68	82,3±0,8	128,7±2,8	67,1±0,3
	10-20	36,1 ± 1,72	69,1±1,3	103,1±1,1	70,1±0,5
средне-каштановая, Карагандинская обл., село Кызыл-Сай	0-10	34,5 ± 1,28	91,1±1,1	131,9±3,3	64,3±0,5
	10-20	19,1± 0,12	68,8±0,8	102,8±3,1	44,9±0,2
темно-каштановая карбонатная, Акмолинская область, Жаркаинский район	0-10	10,1 ± 4,8	121,4±1,3	204,3±3,3	85,1±0,5
	10-20	24,0 ± 1,0	87,3±1,5	112,4±1,1	60,1±1,2
темно-каштановая, Акмолинская обл., Ерейментауский район	0-10	340,1 ± 5,6	202,1±1,9	614,8±7,1	367,9±0,8
	10-20	180,1 ± 5,2	112,1±0,8	312,6±2,4	141,2±0,1
каштановая, Восточно-Казахстанская обл., ТОО «Заречное»	0-10	43,8± 2,3	190,8±1,5	2272,7±3,4	1075,3±1,1
	10-20	18,9±3,42	184,6±1,1	1105,4±1,5	968,1±1,1
лиманно-луговая, Атырауская обл., с. Еркинкала	0-10	112,3± 1,5	114,9±0,5	385,5±5,1	188,8±0,6
	10-20	54,6± 1,24	107,2±0,8	157,3±2,2	91,6±0,3
чернозем южный, Акмолинская обл., г. Урысай	0-10	560,3± 4,1	180,1±1,8	3021,2±5,8	116,1±1,7
	10-20	112,8± 3,2	140,4±0,5	2421,3±2,4	129,2±0,2
	20-30	28,5± 1,04	96,1±1,7	768,4±4,2	66,2±0,5
чернозем южный, Костанайская обл., Костанайский район	0-10	700,0 ± 7,1	351,4±1,8	3813,4±3,8	177,8±0,8
	10-20	210,0± 1,3	197,1±1,2	2589,6±2,3	147,4±2,1
	20-30	46,0±1,4	99,7±1,2	1564,3±5,7	70,5±1,3

Типы почв	Горизонт, см	Численность актиномицетов (в тыс.КОЕ на 1 г почвы)			
		0-е сутки	10-е сутки	40-е сутки	90-е сутки
чернозем обыкновенный, Северо-Казахстанская обл.	0-10	602,0± 3,3	239,9±0,8	5083,2±3,5	130,1±0,5
	10-20	89,7± 0,08	148,2±0,2	2564,3±2,0	69,2±0,09
чернозем обыкновенный, Северо-Казахстанская обл., западнее с. Мамлютка	0-10	680,1 ± 1,8	346,1±1,8	4569,6±5,1	2411,2±1,3
	10-20	500,1 ± 9,4	199,3±1,1	2988,3±1,1	1097,9±0,9
	20-30	21,1 ± 0,41	119,4±0,9	1081,4±2,4	1083,1±0,5
чернозем обыкновенный, Акмолинская обл., Зерендинский район	0-10	480,1 ±7,2	581,5±2,2	3158,1±3,8	1103,5±2,1
	10-20	310,1 ±2,1	244,2±1,4	992,9±2,1	189,2±0,9
	20-30	298,1 ±0,9	218,1±0,2	817,2±1,8	178,1±0,4

Актиномицетный комплекс специфичен для всех исследованных почв, количество выявленных родов сохранилось на прежнем уровне. Однако обнаружены новые роды, ранее не идентифицированные. Доминанты чернозема представлены в основном родом *Streptomyces*. Его доля в актиномицетном комплексе высокая и составила 89%. Субдоминантов представители рода *Streptosporangium*. Актиномадур в почвах увеличивается при движении от северных почв к южным, достигая максимума в черноземах и сероземах.

Таким образом, при изучении компонентного состава актиномицетной флоры исследуемых почвенных образцов установлено, что состав доминирующих родов следующий: *Streptomyces* серии *Cinereus Chromogenes*, *Streptomyces* серии *Albus Albus*, *Streptomyces* серии *Cinereus Violaceus*, *Streptomyces* серии *Helvolo-FlavusFlavus* и роды *Actinomadura*, *Micromonospora*, *Chainia*. Такая

структура доминирования, как было показано ранее (Звягинцев и Зенова, 2001: 257; Широких и Широких, 2004: 332), и характерна для многих типов почв.

Из изолированных 338 изолятов актинобактерий 94 обладали протеолитической активностью, что составило 27,8 % от общего числа. Наиболее выраженная протеолитическая активность характера для рода *Streptomyces*. Скрининг штаммов, обладающих целлюлозолитической активностью, показал, что 31,9% из всех изученных актинобактерий проявили способность к гидролизу целлюлозы изоляты рода *Streptomyces*. Наиболее высокая амилолитическая активность была выявлена у *Actinomadura* *Streptomyces*. В результате изучения азотфиксирующей активности было установлено, что большинство представителей родов *Actinomadura* *Chainia* обладали способностью фиксировать азот (таблица 4).

Таблица 4 – Количество изолятов, обладающих ферментативной активностью

Роды	Общее число штаммов	Количество активных штаммов			
		протеиназы	целлюлазы	амилазы	нитрогеназы
<i>Actinomadura</i>	31	-	-	15	12
<i>Micromonospora</i>	30	12	-	-	-
<i>Chainia</i>	32	11	-	-	33
<i>Streptosporangium</i>	31	12	8	12	-
<i>Streptomyces</i> серии <i>Cinereus Chromogenes</i> ,	58	35	12	32	-
<i>Streptomyces</i> серии <i>Albus Albus</i>	59	29	21	33	-
<i>Streptomyces</i> серии <i>Cinereus Violaceus</i>	45	27	13	32	-
<i>Streptomyces</i> серии <i>Helvolo-Flavus Flavus</i>	42	25	13	32	-

В результате проведенных исследований среди доминантных изолятов актинобактерий были отобраны штаммы с высокой биологической активностью.

Из 338 изолятов актиномицетов ростстимулирующая активность была выявлена у 99, способностью подавлять рост и развитие фитопатогенов обладали 46 изолята в отношении *Fusariumgraminearum* и 40 в отноше-

нии *Alternariaalternate* (Saravanakumar et al., 2011:203–9; Hardoim et al., 2008:463–471)

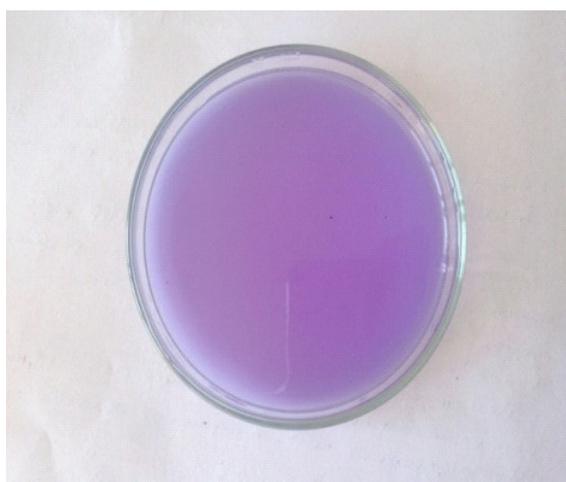
Способность к продукции ИУК среди штаммов актинобактерий различна. Выявлено, что большинство штаммов продуцировали ИУК в количестве от 3 мкг/мл до 15 мкг/мл, их можно отнести к малоактивным. Остальные 55 штаммов продуцировали ИУК свыше 25 мкг/мл (таблица 5).

**Таблица 5** – Количество изолятов, обладающих ростстимулирующей и антагонистической активностью

Роды	Общее число штаммов	Количество активных штаммов			
		Синтез ИУК	Фосфат мобилизующая	Антагонистическая	
				<i>Fusariumgraminearum</i>	<i>Alternariaalternate</i>
<i>Actinomadura</i>	31	5	2	2	2
<i>Micromonospora</i>	30	4	3	3	2
<i>Chainia</i>	32	3	2	2	2
<i>Streptosporangium</i>	31				
<i>Streptomyces</i> серии <i>CinereusChromogenes</i>	58	12	11	9	8
<i>Streptomyces</i> серии <i>Albus Albus</i>	59	11	13	11	9
<i>Streptomyces</i> серии <i>Cinereus Violaceus</i>	45	10	11	9	8
<i>Streptomyces</i> серии <i>Helvolo-Flavus Flavus</i>	42	9	10	8	9

При культивировании актинобактерий на среде NBRIP-BPB были отобраны 42 штамма актинобактерий, активно продуцирующих метабо-

литы кислотного характера (рисунок 1). Данные штаммы можно отнести к фосфатсольмобилизирующим культурам.



Контроль (среда без инокуляции)



Инокуляция штаммами

**Рисунок 1** – Формирование зон галокультурами актинобактериями

## Заключение

Настоящее исследование было посвящено изучению количественного и качественного состава актиномицетов основных типов почв Казахстана, выявлению доминирующих групп и определению их биологической значимости. Анализ результатов исследований позволяет прийти к заключению, что комплекс актиномицетов в почвах представлен родами *Streptomyces*, *Micromonospora*, *Streptosporangium*, *Actinomadura* и *Chainia*.

Результаты проведенного исследования позволяют сделать следующие выводы:

- Общая численность актиномицетов в исследованном ряду почв изменялась в пределах  $10^3$ – $10^5$  КОЕ/г. Основной фон в почвах составили актиномицеты рода *Streptomyces*.

- Выявлено, что большинство штаммов продуцировали ИУК в количестве от 3 мкг/мл до

15 мкг/мл, их можно отнести к малоактивным. Остальные 55 штаммов продуцировали ИУК свыше 25 мкг/мл.

- В результате проведенных исследований у многих представителей рода *Streptomyces* обнаружен фитогормон-подобный эффект, в большей степени связанный с ауксин-подобной активностью. Также у них выявлена способность к синтезу ферментов целлюлазного комплекса.

- Отобраны 42 штамма актинобактерий, активно продуцирующих метаболиты кислотного характера. Данные штаммы можно отнести к фосфатсольюбилизирующим культурам представителей рода *Streptomyces*.

Результаты работы будут использованы для разработки биопрепарата с высокой биологической активностью. Разработанный препарат будет предложен Министерству сельского хозяйства РК и крестьянским хозяйствам для повышения плодородия почв.

## Литература

- 1 Аристовская Т. В. Микробиология процессов почвообразования. – Ленинград: Наука, 1980. – С. 187.
- 2 Arifuzzaman, M., Khatun, M.R. and Rahman, H. «Isolation and screening of actinomycetes from sundarbans soil for anti-bacterial activity». Afr. J. Biotechnol. 9 (2010):4615-4619.
- 3 Бабьева И. П., Зенова Г. М. Биология почв. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. – С. 248.
- 4 Грачева Т.А. «Актиномицеты рода *Micromonospora* в наземных экосистемах»: дисс. канд. биол. наук. – М., 2004.
- 5 Гаузе Г.Ф., Преображенская Т.П., Свешникова М.А. и др. Определитель актиномицетов: Роды *Streptomyces*, *Streptovorticillium*, *Chainia*. – М.: Наука, 1983. – С. 248.
- 6 Gordon S.A., Weber R.P. «Colorimetric estimation of indoleacetic acid», Plant Physiol. 26 (1951): 192–195.
- 7 Goodfellow M., Williams S. «Ecology of actinomycetes», Annu Rev Microbiol. 1983;37:189–216
- 8 Добровольская Т.Г., Головченко А.В. Панкратов Т.А. Лысак Л.В., Звягинцев Д.Г. «Оценка бактериального разнообразия почв: эволюция подходов и методов» // Почвоведение 10 (2009), 1222-1232.
- 9 Добровольский Г.В., Никитин Е.Д., Экология почв: Учение об экологических функциях почв: учебник (Издательство Московского университета, 2012). 412.
- 10 Егоров Н. С. Основы учения об антибиотиках: учебник. – М.: Высш. шк., 1979. – С. 455.
- 11 Hardoim P.R., Van Overbeek L.S., Van Elsas J.D. Properties of bacterial endophytes and their proposed role in plant growth. Trends Microbiol 16(2008):463–471
- 12 Звягинцев Д.Г., Почва и микроорганизмы. – М.: Изд-во МГУ, 1987. – 256 с.
- 13 Звягинцев Д. Г. и Зенова Г. М. Экология актиномицетов: монография. – М.: ГЕОС, 2001. – С. 257.
- 14 Зенова Г.М., Грачева Т.А., Лихачева А.А. «Актиномицеты рода *Micromonospora* в наземных экосистемах» // Микробиология. – 3(63) (1994). – 553 – 560.
- 15 Звягинцев Д. Г., Зенова Г. М. Актиномицеты засоленных и щелочных почв. – М.: Книжный Дом Университет, 2007. – С. 109.
- 16 Зенова Г.М., Грачева Т.А., Манучарова Н.А., Звягинцев Д.Г. «Актиномицетные сообщества лесных экосистем» // Почвоведение. – 11 (1996). – 1347-1351.
- 17 Jayadi M., Baharuddin, Ibrahim B. «In vitro selection of rock phosphate solubility by microorganism from Ultisols in South Sulawesi, Indonesia» // American Journal of Agriculture and Forestry. 1(4) (2013): 68-73.
- 18 Jeffrey, L.S. «Isolation, characterization and identification of actinomycetes from agriculture soils at Semongok, Sarawak». Afr. J. Biotechnol., 7 (2008):3697-3702
- 19 Kumar N., Singh R.K., Mishra S.K. «Isolation and screening of soil actinomycetes as sources of antibiotics active against bacteria». International Journal of Microbiology Research. 2 (2010) 12.
- 20 Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – С. 352.
- 21 Мынбаева Р.М. «Распространение актиномицетов-антагонистов в почвах юго-западного Кызыл-Кума» // Известия Академии Наук КазССР. Серия биологическая 2. (1965): 27 -31.
- 22 Методы почвенной микробиологии и биохимии / под ред. Д. Г. Звягинцева. – М.: Изд-во МГУ, 1991. – С. 304.

- 23 Mehta S., Nautiyal S.C. «An efficient method for qualitative screening of phosphate-solubilizing bacteria». *Cur Microbiol.* 43 (2001):51–6.
- 24 Определитель бактерий Берджи / под ред. Дж.Холта, Н. Крига, П. Снита и др. – М.: Мир, 1997. – С. 800.
- 25 Oskay, M., Usame, A. and Azeri, C. Antibacterial activity of some actinomycetes isolated from farming soils of Turkey. *Afr. J. Biotechnol.* 3 (2004):441-446.
- 26 Patel D., Parmar P. «Isolation and screening of phosphate solubilizing bacteria from sunflower rhizosphere global» // *Journal bio-science and biotechnology.* 2 (3) (2013): 438-441.
- 27 Полянская Л.М., Гейдебрект В.В., Степанов А.Л., Звягинцев Д.Г. «Распределение численности и биомассы микроорганизмов по профилю зональных типов почв» // *Почвоведение.* – 3 (1995):322-328.
- 28 Saravanakumar D., Kavino M., Raguchander T., Subbian P., Samiyappan R. «Plant growthpromoting bacteria enhance water stress resistance in green gram plants». *ActaPhysiol Plant* 33 (2011):203–9
- 29 Stackerbrandt E., Rainey F.A., Wardrainey N.L. «Proposal for a new hierarchic classification system, Actinobacteria classic nov», *Int. J. Syst. Bacteriol.* 47 (1997): 479 – 491.
- 30 Stephen K.A «Isolation of Actinomycetes from Soil», *Journal of Microbiology Research.* 4(3) (2014): 136-140.
- 31 Tsuchida O, Yamagota Y, Ishizuka J, Arai J, Yamada J, Ta-keuchi M, Ichishima E. An alkaline proteinase of an alkalophilic *Bacillus* sp. *Current Microbiol.* 14 (1986):7-12.
- 32 Torsvik, V., Ovreas, L. Microbial diversity and function in soil: from genes to ecosystems. *Current Opinion in Microbiology,* 5(2002):240-245.
- 33 Широких И.Г., Широких А. А. Микробные сообщества в кислых почвах Кировской области. – Киров: НИИСХ С-В, 2004. – С. 332.
- 34 Черников В.А., Алексахин Р.М., Голубев А.В. «Агроэкология» / под ред. В.А. Черникова, А.И. Чекереса. – М.: Колос, 2000. – С. 536.
- 35 Чормонова Н.Т., Преображенская Т.П. «Встречаемость актиномицетов в почвах Казахстана» // *Антибиотики.* – 26(5) (1981):341- 345.
- 36 Чулаков Ш.А., Теплякова З.Ф. «Распространение актиномицетов в почвах предгорных равнин Заилийского Алатау» // *Вестник Академии Наук КазССР.* – 2 (1956):64-68.

#### References

- 1 Aristovskaya T.V. *Microbiology of soil formation processes:* (Leningrad: Nauka, 1980), 187.
- 2 Arifuzzaman, M., Khatun, M.R. and Rahman, H. «Isolation and screening of actinomycetes from sundarbans soil for antibacterial activity». *Afr. J. Biotechnol.*, 9 (2010):4615-4619
- 3 Babieva I.P., Zenova G.M. *Biology of Soils,* (Moscow: Izd-voMosk. University, 1983), 248.
- 4 Chernikov V.A, Aleksakhin P.M., Golubev A B. «Agroecology», ed. Chernikov V.A., Chekeras A.I., 536. Moscow: Kolos, 2000.
- 5 Chormonova N.T., Preobrazhenskaya T.P. «Occurrence of actinomycetes in soils of Kazakhstan», *Antibiotics.* 26 (5) (1981): 341-345.
- 6 Chulakov Sh.A., Teplyakova Z.F. «Propagation of actinomycetes in soils of the foothill plains of the ZailiyskyAlatau», *Bulletin of the Academies of Sciences of the Kazakh SSR* 2 (1956): 64-68.
- 7 Dobrovolskaya T.G., Golovchenko A.V., Pankratov T.A., Lysak L.V., Zvyagintsev D.G. «Assessment of bacterial diversity of soils: the evolution of approaches and methods,» *Pochvovedenie* 10 (2009), 1222-1232.
- 8 Dobrovolsky G.V., Nikitin E.D., *Soil Ecology: Theory of Environmental Soil Functions: A Textbook* (Moscow University Press, 2012). 412.
- 9 Egorov N.S. *The fundamentals of the doctrine of antibiotics: a textbook* (Moscow: Executive School, 1979), 455.
- 10 Gracheva T.A. «Actinomycetes of the genus *Micromonospora* in terrestrial ecosystems» (diss., Candidate of Biological Sciences, Moscow, 2004).
- 11 Gauze G.F., Preobrazhenskaya T.P., Sveshnikova M.A., et al. *Determinant of Actinomycetes: Genera Streptomyces, Streptovorticillium, Chainia.* (Moscow: Nauka, 1983), 248.
- 12 Goodfellow M, Williams S. «Ecology of actinomycetes», *Annu Rev Microbiol.* 1983;37:189–216.
- 13 Gordon S.A, Weber R.P. «Colorimetric estimation of indoleacetic acid», *Plant Physiol.* 26 (1951): 192-195
- 14 Haridoim P.R., Van Overbeek L.S., Van Elsas J.D. Properties of bacterial endophytes and their proposed role in plant growth. *Trends Microbiol* 16 (2008):463–471
- 15 Jayadi M., Baharuddin, Ibrahim B. «In vitro selection of rock phosphite solubility by microorganism from Ultisols in South Sulawesi, Indonesia», *American Journal of Agriculture and Forestry.* 1 (4) (2013): 68-73.
- 16 Jeffrey, L.S. «Isolation, characterization and identification of actinomycetes from agriculture soils at Semongok, Sarawak». *Afr. J. Biotechnol.* 7 (2008):3697-3702
- 17 Kumar N., Singh R.K., Mishra S.K. «Isolation and screening of soil actinomycetes as sources of antibiotics active against bacteria». *International Journal of Microbiology Research.* 2 (2010) 12.
- 18 Lakin G.F. *Biometrics,* (Moscow: Higher School, 1990), 352.
- 19 Мунбаева Р.М. «Distribution of actinomycetes-antagonists in the soils of the south-western Kyzyl-Kum», *Izvestiya Akademii Nauk KazSSR. Biological Series* 2. (1965): 27 -31.
- 20 *Methods of soil microbiology and biochemistry,* ed. D. G. Zvyagintseva (Moscow: MSU Publishing House, 1991), 304.

- 21 Mehta S, Nautiyal S.C. «An efficient method for qualitative screening of phosphate-solubilizing bacteria». *Cur Microbiol.* 43 (2001):51–6.
- 22 Oskay, M., Usume, A. and Azeri, C. Antibacterial activity of some actinomycetes isolated from farming soils of Turkey. *Afr. J. Biotechnol.* 3 (2004):441-446.
- 23 Patel D., Parmar P. «Isolation and screening of phosphate solubilizing bacteria from sunflower rhizosphere global» *Journal bioscience and biotechnology.* 2 (3) (2013): 438-441.
- 24 Polyanskaya LM, Heidebrecht VV, Stepanov AL, Zvyagintsev DG, «Distribution of number and biomass of microorganisms along the profile of zonal soil types», *Pochvovedenie.* 3 (1995): 322-328.
- 25 Saravanakumar D., Kavino M., Raguchander T., Subbian P., Samiyappan R. «Plant growth promoting bacteria enhance water stress resistance in green gram plants». *ActaPhysiol Plant* 33 (2011):203–9
- 26 Stackerbrandt E., Rainey F.A., Wardrainey N.L. «Proposal for a new hierarchic classification system, Actinobacteria classic nov», *Int. J. Syst. Bacteriol* 47 (1997): 479-491.
- 27 Stephen K.A «Isolation of Actinomycetes from Soil», *Journal of Microbiology Research.* 4(3) (2014): 136-140.
- 28 Shirokih IG, Shirokikh AA Microbial communities of acid soils: (Kirov region, Kirov: SRICH, 2004), 332.
- 29 The determinant of bacteria Berdshi, ed. J. Hoult, N. Krieg, P. Snit and others (Moscow: Mir, 1997), 800.
- 30 Tsuchida O, Yamagota Y, Ishizuka J, Arai J, Yamada J, Ta-keuchi M, Ichishima E. An alkaline proteinase of an alkalophilic *Bacillus* sp. *Current Microbiol.* 14 (1986):7-12.
- 31 Torsvik, V., Ovreas, L. Microbial diversity and function in soil: from genes to ecosystems. *Current Opinion in Microbiology,* 5(2002):240-245.
- 32 Zvyagintsev D.G. Soil and microorganisms: (M: Izd-vo MGU, 1987), 256.
- 33 Zvyagintsev D.G. and Zenova G.M. Ecology of actinomycetes: monograph (M: GEOS, 2001), 257.
- 34 Zenova G.M., Gracheva T.A., Likhacheva A.A. «Actinomycetes of the genus *Micromonospora* in terrestrial ecosystems», *Microbiology.* 3 (63) (1994), 553-560.
- 35 Zvyagintsev DG, Zenova GM Actinomycetes of saline and alkaline soils: (Moscow: Book House University, 2007), 109.
- 36 Zenova G.M., Gracheva T.A., Manucharova N.A., Zvyagintsev D.G. «Actinomycete communities of forest ecosystems», *Soil Science* 11 (1996), 1347-1351.