

штаммов одного и того же вида *Bacillus licheniformis* установлено, что на представителей разных штаммов одного вида микроволны действуют одинаково (рис. 4).

Таким образом, действие СВЧ-излучения на бактерии зависит от их таксономической принадлежности, наличия или отсутствия спор и их физиологической активности.

Выводы

1. Показано, что влияние СВЧ-излучения на бактерии зависит от их таксономического положения.

2. Установлено, что споры бактерий менее устойчивы к микроволнам, чем вегетативные клетки.

3. Отмечено, что различия в действии СВЧ-излучения на разные виды бацилл, вероятно, зависят от их физиологических характеристик.

4. Установлено, что штаммы одного вида бактерий реагируют на микроволны одинаково.

*Выполнено при поддержке гранта
НШ 2227.2008.4*

Литература

1. Казеев К.Ш., Колесников С. И., Вальков В.С. Биология почв Юга России. Изд. Ростов-на-Дону. 2004. 349 с.
2. Методы изучения почвенных микроорганизмов и их метаболитов // Под ред. Д.Г. Звягинцева // М.: Изд-во Московского университета. 1967.
3. Методы почвенной биохимии и микробиологии // Под ред. Д.Г. Звягинцева // М.: Изд-во Московского университета. 1991. 304 с.
4. Определитель бактерий Берджи (в 2-х томах). Пер. с англ. Ред. Дж. Хоулта и др. // М.: Мир. 1997. 1250 с.
5. Тамбиев А.Х., Кирикова Н.Н., Бецкий О.В., Гуляев Ю.В. Миллиметровые волны и фотосинтезирующие организмы // Москва. Издательство «Радиотехника», 2003.

УДК 631.46

Таксономическая и функциональная структура психротолерантных и термотолерантных комплексов почвенных актиномицетов

Г.М. Зенова¹, А.М. Лысенко², Н.А. Манучарова¹, А.И. Курапова¹, М.С. Дуброва¹

¹Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,

²Институт микробиологии имени С.Н. Виноградского РАН

Показано, что в торфяных почвах тундры и южной тайги в условиях, препятствующих развитию микроорганизмов и проявлению ими метаболической активности, с низкими температурами, не превышающими 10°С даже в поверхностных слоях в летнее время года, активно растут и развиваются почвенные психротолерантные актиномицеты, образуют мицелий и составляют неотъемлемую часть гидролитического микробного блока, принимающего участие в деградации растительных остатков разной степени разложившихся. В почвах аридной зоны активно растут, образуют мицелий, биомасса которого составляет 272 мкг/г почвы, термотолерантные ксерофильные актиномицеты, составляя неотъемлемую часть сапротрофного микробного блока, принимающего участие в разложении и синтезе гумусовых веществ и создании почвенного плодородия. Установлено, что доля психротолерантных и термотолерантных метаболически активных представителей филогенетической группы *Actinobacteria* превышает долю одноклеточных актинобактерий.

It is shown that in peat soils of tundra and south taiga in conditions hindering microorganisms development and metabolic activity and low temperature (not more than 10°С) in summer even in surface layers psychrotolerant ray fungi grow and develop, generate mycelium and constitute the necessary constitutive part of the hydrolytic microbe block that actively participates in degradation of plant residues in different stages of decay. In arid zone soils thermoresistant xerophilous ray fungi grow intensively, make up mycelium with biomass accounting for 272 microgram/hectare of soil. They constitute an integral part of saprotroph microbe block that participates in decomposition and synthesis of humus substances and soil fertility. It is stated that the share of psychrotolerant and thermotolerant metabolically active representatives of the group *Actinobacteria* exceeds the share of unicellular actinobacteria.

Ключевые слова: мицелиальные бактерии, длина мицелия, структура комплексов актиномицетов

Традиционно считалось, что мицелиальные бактерии (актиномицеты) не могут занимать природных экологических ниш, харак-

теризующихся экстремальными условиями, и не являются чемпионами устойчивости к воздействию факторов внешней среды [1].

В настоящее время ясно, что такое представление не следует рассматривать как окончательное. Возможность существования ацидофильных и алкалофильных, психрофильных и термофильных, галофильных и галоалкалофильных, ксерофильных актиномицетов уже не вызывает сомнения у специалистов. Границы ареалов распространения значительно расширились при исследовании экологических особенностей представителей порядка *Actinomycetales* [2 – 4].

Целью настоящей работы явилось установление закономерностей распространения, таксономической и функциональной структуры психротолерантных актиномицетов в почвах и растительных субстратах тундры, южной тайги и термотолерантных актиномицетов в почвах пустынных степей, горных и вулканических районов.

Материалы и методы

Для исследования психротолерантных актиномицетов объектами исследований служили торфяные почвы тундры и южной тайги (торфяно-кризём типичный на территории Центрального Ямала; глеезём торфянистый в мохово-кустарничково-травяной тундре в районе г. Воркуты; торфяная олиготрофная почва на территории Западнодвинского района Тверской области). Распространение термотолерантных актиномицетов исследовали в почвах пустынных степей Монголии (бурой пустынно-степной и серо-бурой пустынной почве), горно-луговой почве Центрального Кавказа, вулканических почвах на территории п-ва Камчатка.

Торфяные почвы тундры и южной тайги характеризуются температурой верхних слоев торфа и очёса, в летнее время не превышающей 8 – 10°С [5], в них создаются благоприятные условия для развития психротолерантных актиномицетов.

На поверхности пустынных почв образуется песчано-щебнистый «панцирь», который может нагреваться в дневное время до 40 – 60°С [6]. Высокие температуры характерны для почв горных и вулканических районов. Почвы, формирующиеся на камнях в ущельях Центрального Кавказа, разогреваются в дневное время до 40 – 50°С, вулканические почвы Камчатки вблизи горячих источников характеризуются температурой до 49°С. Таким образом, в исследуемых аридных, горных и почвах районов вулканической деятельности создаются условия, благоприятные для развития термотолерантных актиномицетов.

Для выделения и дифференцированного учёта актиномицетов использовали метод посева из разведений почвенных суспензий на плотные питательные среды Гаузе 1 [7] и среду с пропионатом натрия [8]. Инкубирование посевов проводили в термостатах при температурах 5, 20, 28, 37 и 45°С.

Предварительную идентификацию актиномицетов проводили согласно определителям [9, 10] по следующим морфологическим и хемотаксономическим признакам: наличие фрагментации мицелия, образование одиночных или цепочек спор на воздушном и/или субстратном мицелии; присутствие в гидролизатах целых клеток LL- или мезо-изомера диаминопимелиновой кислоты (ДАПК) и дифференцирующих сахаров.

Для видовой идентификации стрептомицетов использовали фенотипические и генетические показатели: культуральные, морфологические и физиологические признаки, содержание ГЦ в ДНК, уровень гибридизации ДНК [10 – 12].

В лабораторных исследованиях для проведения модельного опыта по изучению динамики численности и биомассы почвенных актиномицетов в ходе инициированной микробной сукцессии [13] использовали бурую пустынно-степную почву и сфагновую дернину торфяной олиготрофной почвы. Подготовку сфагнумового очёса и инициацию микробной сукцессии увлажнением проводили согласно традиционно используемой методике [3]. Инкубирование почвы и растительных субстратов, а также посев почвенных и растительных суспензий проводили в термостатах при температурах 5, 20, 28 и 45°С. Посевы почвенных образцов производили на 1, 3, 7, 14, 21, 28-е сутки после инициации сукцессии. Длину мицелия актиномицетов в почве определяли с помощью люминесцентного микроскопа. Для окрашивания мицелия использовали водный раствор акридина оранжевого (разведение 1:10000; 2 – 4 мин.). Длину мицелия в 1 г почвы вычисляли по формуле:

$$M = 4 \text{ an} \times 10^{10} / p,$$

где M – длина мицелия в 1 г почвы; a – средняя длина мицелия в поле зрения; p – площадь поля зрения (мкм²); n – показатель разведения. При расчёте биомассы учитывали, что 1 м сухого актиномицетного мицелия диаметром 0,5 мкм имеет биомассу $3,9 \times 10^{-8}$ [13].

Молекулярный метод гибридизации in situ (метод FISH – fluorescent in situ hybridization) использовали для оценки

биомассы метаболически активных клеток бактерий. В работе применён спектр зондов, специфичных для представителей домена Bacteria, а также отдельной филогенетической группы *Actinobacteria* [14]. Использовали рРНК-специфичные флюоресцентно меченые олигонуклеотидные зонды с последовательностью нуклеотидов для группы Bacteria: 5 GCT GCC TCC CGT AGG AGT 3; для группы *Actinobacteria*: 5 TAT AGT TAC CAC CGC CGT 3 в сочетании с немеченым олигонуклеотидом 5 – TAT AGT TAC GGC CGC CCGT-3

Оптимальные и ограничительные для роста культур стрептомицетов температуры определяли по величине радиальной скорости роста колоний на плотной питательной среде Гаузе 1 при температурах 5, 8, 10, 15, 20, 28, 37, 45 и 50°C. Расчёт радиальной скорости роста колоний проводили по формуле (1):

$$Kr = (d_2 - d_1)/(t_2 - t_1), \quad (1)$$

где d_1 и d_2 – диаметр колонии (мм) в начальный и конечный моменты измерения соответственно; t_1 и t_2 – время (сут.) начального и конечного измерения. Измерения проводили в 20-ти кратной повторности.

Для определения пектинолитической активности психротолерантных актиномицетов использовали 2%-ный водный раствор гексадецилтриметиламмония бромида (цетавлон) [15]. Амилолитическую активность психротолерантных актиномицетов определяли с раствором йода [15]. Для выявления антибактериальной активности психротолерантных актиномицетов использовали метод блоков [15].

Результаты и обсуждение

Численность психротолерантных актиномицетов в торфяных почвах тундры невелика, колеблется от тысяч до сотен тысяч колонийобразующих единиц (КОЕ/г) почвы в зависимости от типа почвы и горизонта. Психротолерантные актиномицеты выделяются из почвы, как правило, в сопоставимых с мезофильными формами количествах.

В торфяно-криозёме типичном численность актиномицетов достигала сотен тысяч КОЕ/г почвы, в глеезёме торфянистом – десятков тысяч КОЕ/г почвы. При инкубировании посевов при 5°C актиномицеты из почвы выделялись не всегда.

Наибольшее количество (сотни тысяч КОЕ/г растительного субстрата) психротолерантных актиномицетов отмечено в слоях мха и мохового очёса, вниз по профилю численность мицелиальных прокариот снижается незначительно. Преобладают в актиномицетных комплексах торфяных почв актиномицеты рода *Streptomyces*.

При наблюдении за динамикой численности стрептомицетов в ходе сукцессии, инициированной увлажнением сфагнумового очёса торфяной олиготрофной почвы, установлено, что при инкубировании субстрата в условиях температуры 5°C численность актиномицетов изменялась незначительно (в пределах порядка), несколько возрастая только к 14-м суткам опыта. Численность актиномицетов в ходе сукцессии при инкубировании субстрата при температуре 20°C изменялась от тысяч до сотен тысяч КОЕ/г очёса, возрастая на 2 порядка к 7-м суткам опыта и стабилизируясь на уровне тысяч КОЕ/г к 30-м суткам (рис. 1, А).

Длина мицелия актиномицетов в ходе сукцессии, инициированной увлажнением сфагнумового очёса, в случае инкубирования субстрата при температуре 5°C изменялась в небольшой степени. Наблюдалось увеличение длины мицелия к 4-м суткам опыта до 140 м/г очёса и происходила стабилизация длины мицелия на этом уровне (рис. 1, Б). Биомасса психротолерантных актиномицетов в ходе сукцессии при инкубировании очёса при температуре 5°C в начале опыта составила 3 мкг/г почвы. Затем наблюдалась стабилизация биомассы на уровне 5 мкг/г растительного субстрата до 21-х суток опыта. К 30-м суткам величина биомассы уменьшилась.

Длина мицелия актиномицетов в ходе сукцессии при инкубировании очёса при 20°C увеличивалась, составляя к 7-м суткам опыта 175 м/г очёса и достигая наибольшей величины к 21-м суткам – 218 м/г (рис. 1, Б). Величина биомассы актиномицетов в сфагновом очесе торфяной олиготрофной почвы при 20°C в начале опыта составила 3 мкг/г очёса. Затем наблюдалось её увеличение почти в 3 раза – до 8,5 мкг/г очёса к 21-м суткам опыта.

Таким образом, наши исследования показали, что в торфяной олиготрофной почве, являющейся продуктом особого аккумулятивного почвообразования, обусловленного факторами, препятствующими развитию микроорганизмов и проявлению ими метаболической активности (насыщенность водой, анаэробноз, низкие значения рН, дефицит питательных веществ, присутствие токсических соединений, низкие температуры, не превышающие 10°C даже в поверхностных слоях

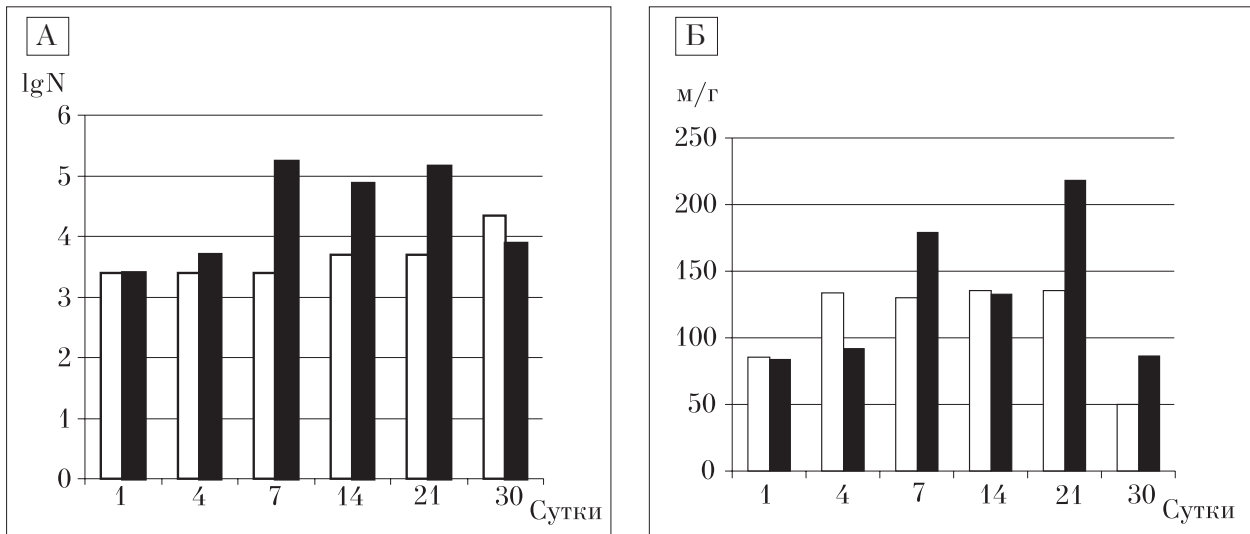


Рис. 1. Динамика численности (lg N) (А) и длины мицелия (Б) психротолерантных актиномицетов в ходе сукцессии, инициированной увлажнением мохового очёса торфяной олиготрофной почвы. N – КОЕ/г очёса. 1 – инкубация при температуре 5°С, 2 – инкубация при температуре 20°С

в летнее время года), активно растут и развиваются почвенные психротолерантные актиномицеты, образуют мицелий и составляют неотъемлемую часть гидролитического микробного блока, принимающего участие в деградациии растительных остатков разной степени разложения.

Исследование таксономического состава прокариотного микробного сообщества мохового очёса методом FISH с помощью 16S рРНК-специфичных олигонуклеотидов, идентифицирующих представителей филогенетической группы *Actinobacteria*, показало, что биомасса представителей этой группы составляют 33% от числа всех метаболически активных бактерий прокариотного сообщества мохового очёса олиготрофной торфяной почвы. С уменьшением температуры инкубирования очёса эта доля уменьшается до 23%.

В группе *Actinobacteria* микробного прокариотного сообщества метаболически активные мицелиальные актинобактерии составляют большую долю по сравнению с одноклеточными (рис. 2). При уменьшении температуры инкубирования очёса доля метаболически активных мицелиальных актинобактерий несколько увеличивается.

В результате проведённых исследований выделены культуры стрептомицетов и установлены температурные границы их роста с использованием расчёта радиальной скорости роста колоний.

Установлено, что температурный диапазон роста стрептомицетов, выделенных из почв при 5, 20 и 28°С, различен. Мезофильный стрептомицет *Streptomyces tenebrarius*

шт. 3А, выделенный при 28°С, растет в диапазоне температур от 8 до 45°С, оптимум роста отмечен при 28°С. Психротолерантные стрептомицеты *S. globisporus* шт. 20-5 и *S. catenulae* шт. 5-4, выделенные при 20°С и при 5°С соответственно, растут в диапазоне температур от 5 до 30°С. Максимальная величина радиальной скорости роста колоний отмечена при 20°С и 5°С, соответственно.

Установлено, что психротолерантные стрептомицеты *S. globisporus* шт. 20-5 и *S. catenulae* шт. 5-4 проявляют пектиноли-

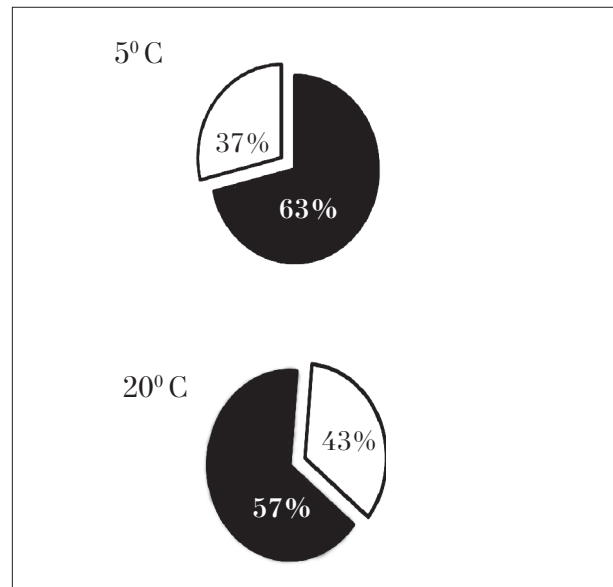


Рис. 2. Соотношение биомасс метаболически активных мицелиальных (черный цвет) и одноклеточных (белый цвет) представителей филогенетической группы *Actinobacteria* в прокариотном микробном сообществе мохового очёса торфяной олиготрофной почвы при разных температурах инкубации

тическую и амилитическую активность при температурах культивирования 5 и 20°С, причем *S. catenulae* шт. 5-4 активнее разлагал пектин и крахмал при 5°С.

Проверка антагонистической активности психротолерантных стрептомицетов по отношению к бактериям, выделенным из торфяной олиготрофной почвы, не выявила антибактериальной активности стрептомицетов.

Численность актиномицетов в исследуемых пустынных, горных и вулканических почвах составляет от тысяч до сотен тысяч КОЕ/г почвы. В вулканической дерновой почве кальдеры вулкана Узон количество актиномицетов достигает миллиона КОЕ/г почвы. Значительно меньшее количество актиномицетов обнаружено в слабообразованной слоисто-пепловой почве, покрытой цианобактериальными шлейфами. Численность термотолерантных актиномицетов в исследуемых разогреваемых почвах сопоставимо с численностью мезофильных форм, а в некоторых почвах (например, серо-бурой пустынной почве Монголии) на 1-2 порядка превышает количество мезофильных мицелиальных бактерий.

Термотолерантные актиномицетные комплексы исследуемых почв отличаются значительно большим таксономическим разнообразием по сравнению с мезофильными. В комплексах мезофильных актиномицетов в большинстве случаев доминируют стрептомицеты. Комплекс термотолерантных актиномицетов почв пустынных степей Монголии представлен родами *Streptomyces*, *Micromonospora*, *Streptosporangium* и актиномицетами олигоспоровой группы, включающей роды *Actinomadura*, *Saccharopolyspora*, *Microtetraspora*, *Microbispora*, среди которых в бурых пустынных почвах доминируют представители рода

Actinomadura. Термотолерантные микроноспоры обнаружены во всех исследованных образцах пустынных почв Монголии в сопоставимых или равных со стрептомицетами долях в актиномицетном комплексе, а иногда и «вытесняя» стрептомицеты из комплекса. В горно-луговой почве Центрального Кавказа среди термотолерантных актиномицетов наблюдается доминирование родов *Micromonospora* (особенно в условиях повышенной влажности в ущелье Укю) и *Saccharopolyspora*.

Актиномицетные комплексы вулканических почв очень специфичны. В вулканической дерновой почве кальдеры вулкана Узон, где численность актиномицетов достигает миллиона КОЕ/г почвы, стрептомицетов совсем не обнаружено, здесь среди термотолерантных актиномицетов абсолютно доминируют в комплексе представители рода *Saccharopolyspora*, среди мезофильных – представители рода *Micromonospora*. Выявлены специфические актиномицетные комплексы, например, в образце цианобактериального шлейфа термального поля, отобранном на слабообразованной слоисто-пепловой почве. Мезофильные актиномицеты представлены исключительно родом *Microbispora*, а термотолерантные – родом *Micromonospora*. В образце гейзерита, отобранном из слабообразованной слоисто-пепловой почвы вблизи горячего источника в разрастаниях мха, термотолерантные актиномицеты по численности превосходят мезофильные формы, среди термотолерантных актиномицетов преобладают представители рода *Microtetraspora*.

Наблюдение за динамикой длины мицелия актиномицетов в ходе сукцессии, инициированной увлажнением бурой пустынно-степной почвы, показало, что актиномицеты растут, развиваются, образуют мицелий. При

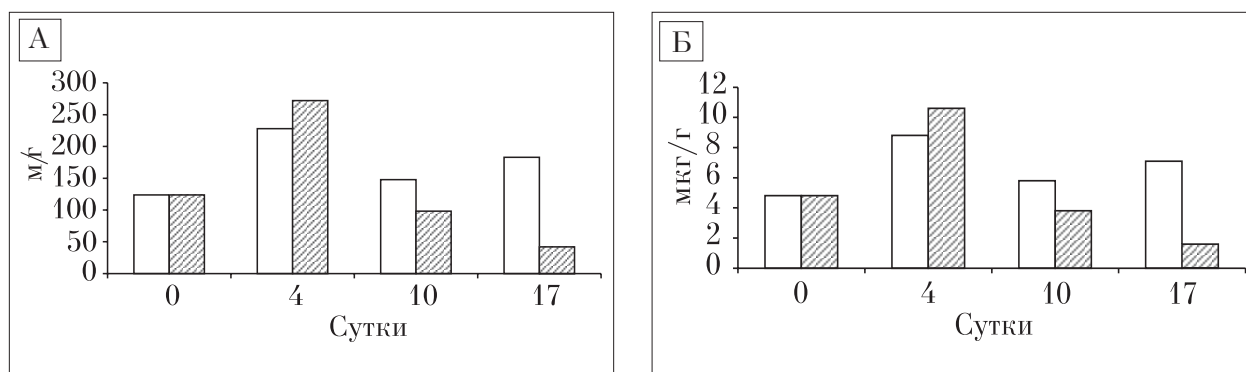


Рис. 3. Динамика длины мицелия (А) и биомассы (Б) актиномицетов в ходе сукцессии, инициированной увлажнением бурой пустынно-степной почвы. 1 – инкубация почвы при 28°С, 2 – инкубация почвы при 45°С

инкубировании почвы при температуре 28°С длина мицелия актиномицетов в начале опыта (в момент инициации сукцессии) составляет 124 м/г почвы. Затем к 4-м суткам длина мицелия возрастает в 2 раза, составляя 228 м/г почвы и далее стабилизируется к 17-м суткам опыта на уровне 183 м/г почвы (рис. 3, А).

Биомасса актиномицетов в бурой пустынно-степной почве, инкубированной при 28°С, в начальный момент опыта составила 4,8 мкг/г почвы. Затем увеличивалась почти в два раза по сравнению с начальным моментом сукцессии, составляя 8,8 мкг /г почвы. Стабилизация биомассы отмечена на уровне 7,1 мкг/г почвы (рис. 3, Б).

При инкубировании почвы при 45°С мицелий актиномицетов в начале опыта имеет длину 124 м/г почвы, к 4-м суткам длина мицелия достигает 272 м/г почвы, затем длина мицелия уменьшается до 98 м/г к 10-м суткам опыта и до 42 м/г почвы к 17-м суткам опыта (рис. 3, А).

Биомасса актиномицетов в условиях инкубирования почвы при 45°С в начальный момент опыта составляет 4,8 мкг/г бурой пустынно-степной почвы, затем к 4-м суткам возрастает почти в 2 раза, составляя 10,6 мкг/г почвы. К 10-м суткам опыта биомасса уменьшается до 3,8 мкг/г почвы и до 1,6 мкг/г почвы к 17-м суткам (рис. 3, Б).

Таким образом, проведённые исследования по наблюдению за динамикой развития мицелия актиномицетов свидетельствуют о том, что термотолерантные актиномицеты (именно эти формы актиномицетов активно растут в почве при её инкубировании в условиях температуры 45°С) в бурой пустынно-степной почве активно растут, размножаются, проходя полный цикл развития. Характер динамики длины мицелия и биомассы термотолерантных и мезофильных (активно растущих в почве при её инкубировании при 28°С) форм в ходе сукцессии, инициированной увлажнением бурой пустынно-степной почвы, подобен. Величины длины мицелия и биомассы термотолерантных и мезофильных актиномицетов выражены значениями одного порядка, в конце опыта длина мицелия и биомасса термотолерантных актиномицетов снижается более резко, чем мезофильных.

Исследование таксономического состава прокариотного микробного сообщества бурой пустынно-степной почвы методом FISH с помощью 16S рРНК-специфичных олигонуклеотидов, выявляющих представителей филогенетической группы *Actinobacteria*, показало, что биомасса метаболически активных представителей группы *Actinobacteria* составляет большую долю в общей биомассе зубактерий микробного прокариотного сообщества бурой пустынно-степной почвы. Выявлено, что среди метаболически активных представителей филогенетической группы *Actinobacteria* преобладают мицелиальные формы, доля которых увеличивается при повышении температуры инкубирования почвы. Одноклеточные бактерии составляют значительно меньшую долю в биомассе метаболически активных актинобактерий (рис. 4).

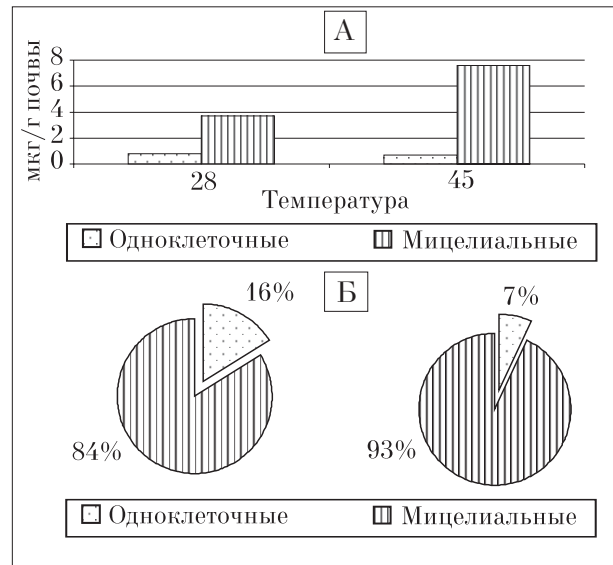


Рис. 4. Абсолютные значения (А) и соотношения (Б) биомасс метаболически активных мицелиальных и одноклеточных представителей филогенетической группы *Actinobacteria* в прокариотном микробном сообществе при различных температурах инкубации бурой пустынно-степной почвы

нетической группы *Actinobacteria*, показало, что биомасса метаболически активных представителей группы *Actinobacteria* составляет большую долю в общей биомассе зубактерий микробного прокариотного сообщества бурой пустынно-степной почвы. Выявлено, что среди метаболически активных представителей филогенетической группы *Actinobacteria* преобладают мицелиальные формы, доля которых увеличивается при повышении температуры инкубирования почвы. Одноклеточные бактерии составляют значительно меньшую долю в биомассе метаболически активных актинобактерий (рис. 4).

Выделенные из пустынных почв культуры стрептомицетов с помощью расчёта радиальной скорости роста колоний классифицировали по их температурным потребностям. Выявлены мезофильные актиномицеты с оптимальной величиной скорости роста колоний при 28°С и растянутым температурным диапазоном роста (8°С – 45°С) и термотолерантные актиномицеты, характеризующиеся оптимальной радиальной скоростью роста колоний при 37°С или 45°С и диапазоном роста, лежащим в области 20°С – 50°С.

Итак, в пустынных почвах, для которых характерен прерывистый режим увлажнения и поступления доступных питательных веществ, охлаждение, перемежающееся с высокими температурами, актиномицеты (мицелиальные бактерии), обладающие способ-

ностью к клеточной дифференцировке, апикальной доминацией, воздушными гифами со специализированным внешним чехлом, придающим клетке гидрофобность, и проникающими через границу раздела фаз в воздушную среду, имеют преимущества перед другими бактериями и составляют основу гидроролитического блока прокариотных организмов. Способность актиномицетных спор прорасти при очень низком давлении влаги в среде обитания (-96,4 МПа, aw 0,50) [3] создаёт преимущество мицелиальным бактериям перед одноклеточными в условиях засухи, мало пригодных для активности немцелиальных бактерий. Таким образом, в почвах аридной зоны термотолерантные ксерофильные актиномицеты составляют неотъемлемую часть сапротрофного микробного блока, принимающего участие в разложении и синтезе гумусовых веществ и создании почвенного плодородия.

Литература

1. Калакуцкий Л.В., Агре Н.С. Развитие актиномицетов. М.: Наука, 1977. 287 с.
2. Звягинцев Д.Г., Зенова Г.М. Экология актиномицетов. М.: ГЕОС, 2001. 257 с.
3. Звягинцев Д.Г., Зенова Г.М. Актиномицеты засоленных и щелочных почв. М.: Книжный Дом Университет, 2007. 108 с.
4. Jiang C., Xu L. Actinomycete diversity in unusual habitats // *Actinomycetes*. 1993. V. 4. № 2. P. 47-57.
5. Головченко А.В. Особенности пространственного распределения и структуры микробных комплексов болотно-лесных систем. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук.. М. МГУ. 1993. 23 с.
6. Доржготов Д. Почвы Монголии (генезис, систематика, география, ресурсы и использование). Автореф. дисс. ... д. б. н. М.: МГУ, 1992. 340 с.
7. Гаузе Г.Ф., Преображенская Т.П., Свешникова М.А., Терехова Л.П., Максимова Т.С. Определитель актиномицетов. М.: Наука, 1983. 245 с.
8. Зенова Г.М. Почвенные актиномицеты редких родов. М.: Изд-во МГУ, 2000. 81 с.
9. Определитель бактерий Берджи. / Под ред. Дж. Хоулта, М. Крига, П. Смита, Дж. Стейли и С. Уилльямса. М.: Мир, 1997. 799 с.
10. *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology* / Ed. S.T. Williams, M. Sharpe., J.A. Holt. Baltimore ets. Williams and Wilkins. Ninth Edition. 1989. V. 4. 2648 p.
11. De Lay I, Catvir K., Reynaer T.S. The quantitative measurement of DNA hybridization from renaturation rates // *Eur. J. Biochem*. 1970. V. 12. P. 133-142.
12. Owen R.I., Hill L.R., Lapage S.F. Determination of DNA base composition from mtting profiles in delute buffers // *Biopolemers*. 1969. № 7. P. 503-516.
13. Методы почвенной микробиологии и биохимии. М.: Изд-во МГУ, 1991. 303 с.
14. Ravenschlag K., Sahm K., Amann R. Quantitative molecular analysis of the microbial community in marine arctic Sediments (Svalbard) // *Appl. Environ. Microbiol*. 2001. V 67. № 1. P. 387-395.
15. Зенова Г.М., Степанов А.Л., Лихачева А.А., Манучарова Н.А. Практикум по биологии почв. М.: Изд-во МГУ, 2002. 120 с.