

## Экспериментальное получение симбиотических ассоциаций почвенных стрептомицетов с цианобактериями

© 2013. И. Г. Широких<sup>1,2</sup>, д.б.н, профессор, в.н.с., Д. А. Зиновьева<sup>1</sup>, студент, С. Ю. Огородникова<sup>2</sup>, к.б.н., с.н.с., А. А. Широких<sup>3</sup>, д.б.н., в.н.с.,

<sup>1</sup>Вятский государственный университет,

<sup>2</sup>Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН,

<sup>3</sup>Зональный научно-исследовательский институт сельского хозяйства Северо-Востока им. Н. В. Рудницкого Россельхозакадемии, e-mail: irgenal@mail.ru

Изучали способность восьми культур почвенных стрептомицетов с антифузариозной активностью вступать в симбиотические взаимодействия с нитчатными цианобактериями *Nostoc linckia* и *N. paludosum* в модельных ассоциациях. Установлено специфическое взаимодействие партнёров, проявившееся в положительном таксисе шести культур стрептомицетов к цианобактерии *N. linckia* и семь стрептомицетов к *N. paludosum*. В полученных двухкомпонентных симбиотических ассоциациях имело место изменение физиологических свойств компонентов по сравнению с монокультурами цианобактерий и стрептомицетов.

The ability of eight cultures of soil streptomycetes with anti-fusarium activity to engage in symbiotic interaction with filamentous cyanobacteria *Nostoc linckia* and *N. paludosum* in model associations was researched. A specific interaction of partners is shown in positive taxis of 6 streptomycetes cultures to cyanobacteria *N. linckia* and 7 streptomycetes to *N. paludosum*. In the two-component symbiotic associations resulting there has been noticed a change in the physiological properties of components as compared with monocultures of cyanobacteria and streptomycetes.

Ключевые слова: *Streptomyces*, *Nostoc linckia*, *N. paludosum*, ассоциативное взаимодействие, тропизм, антифузариозная активность, хлорофилл *a*

Keywords: *Streptomyces*, *Nostoc linckia*, *N. paludosum*, associative interaction, tropism, anti-fusarium activity, chlorophyll *a*

### Введение

Распространение микроорганизмов в естественных условиях любой природной среды определяется не только абиотическими факторами, но и наличием контроля со стороны других микроорганизмов, который во многом определяет состав и структуру микробных сообществ. Именно этот контроль является одной из причин формирования микробных ассоциаций в природных экосистемах [1, 2].

Актиномицеты, как и немичелиальные бактерии, способны вступать в ассоциации с другими организмами как в природных, так и в экспериментальных условиях [3, 4]. Взаимоотношения актиномицетов с микроорганизмами традиционно рассматривались в плане антагонизма (антибиотикообразования). Накопленные к настоящему времени сведения свидетельствуют о том, что актиномицеты, в условиях ассоциации, могут вступать и в положительные взаимоотношения, изменяя при этом свою морфологию и функциональную деятельность [5, 6]. Установлено, например, что ино-

куляция стрептомицетами способствуют более эффективному формированию симбиотических отношений микоризообразующих грибов *Glomus intraradices* и *Amanita muscaria* [7, 8] и клубеньковых бактерий *Bradyrhizobium japonicum* [9, 10] с высшими растениями. Выявлены положительные эффекты симбиотических взаимодействий растений с эндофитными актиномицетами [11].

Широко распространены актиномицеты в природных водорослёвых ценозах – в местах первичного почвообразования на выходах карбонатных пород и в местах восстановления почвы – в пятнах «цветения» на выработанных торфяниках [12]. Актиномицеты входят в состав ассоциативного комплекса микроорганизмов в синцианозе саговниковых растений наряду с доминантным микросимбионтом – азотфиксирующими цианобактериями (ЦБ) [13]. Ассоциации и симбиозы с участием актиномицетов сильно различаются характером воздействия партнёров друг на друга, значимостью и степенью изменности.

Экспериментально получены циано-актиномицетные ассоциации, состоящие из культур ЦБ *Anabena variabilis* и *Oscillatoria terebriformis* и культур стрептомицетов, выделенных из корней саговниковых растений и из почвенных образцов, отобранных под плёнками и корочками ЦБ [14, 15]. В этих работах, наряду с трансформирующим влиянием циано-актиномицетных ассоциаций на структуру глинистых минералов, показано изменение антимикробной активности и расширение антимикробного спектра ассоциаций по сравнению с монокультурами.

В наших предыдущих исследованиях был выявлен синергический эффект от совместной инокуляции проростков пшеницы культурами *Nostoc linkia* и *Streptomyces luteo-griseus* – изолята из ризосферы овса с антифузариозной активностью [16]. Имело смысл проверить возможность повышения антифузариозной активности вступающих в ассоциацию с ЦБ актиномицетов, выделенных из других, в частности, не связанных с растениями, местообитаний.

Одной из экологических ниш, откуда актиномицеты с антифунгальной активностью выделяются достаточно часто, являются кислые почвы [17, 18]. Для большинства видов стрептомицетов, выявленных нами в кислой (рН 4,0-4,3) аллювиальной дерновой зернистой почве, сформированной на современном аллювии, в пойме реки Вятки (в пределах территории Государственного природного заповедника «Нургуш»), в литературе [19] описана способность к биосинтезу антибиотиков различного спектра действия.

Целью работы явилось изучение специфического взаимодействия между стрептомицетами, выделенными из образцов кислых почв, и ЦБ *Nostoc linckia* и *N. paludosum* в двухкомпонентных экспериментальных ассоциациях.

### Объекты и методы

Компонентами для получения циано-актиномицетных ассоциаций служили:

- культуры стрептомицетов, выделенные нами из почвенных образцов, отобранных в пределах территории Государственного природного заповедника «Нургуш»;
- альгологически чистые культуры нитчатых гетероцистных азотфиксирующих ЦБ *N. linckia* № 273 и *N. paludosum* № 18 из коллекции кафедры ботаники, физиологии растений и микробиологии им. Э. А. Штиной Вятской государственной сельскохозяйственной академии.

Культуры стрептомицетов выращивали на овсяном агаре [19] при 28 °С, культуры ЦБ – в жидкой питательной среде Громова № 6 без азота [20], смешанные культуры ЦБ и стрептомицетов на жидкой и плотной среде ВГ-11 [20] при 23 °С и периодическом освещении люминесцентными лампами с интенсивностью 2 кЛк.

Видовую идентификацию стрептомицетов проводили согласно определителю актиномицетов Гаузе и др. [19]. Антагонистическую активность стрептомицетов определяли методом диффузии в агар [17], в качестве тест-культур служили фитопатогенные грибы *Fusarium culmorum* Т-8, *F. oxysporum* U-1 и *F. avenaceum* 10/2, любезно предоставленные д.б.н. Т. К. Шешеговой.

В качестве показателя возможного ассоциативного взаимодействия стрептомицетов и ЦБ в смешанных культурах использовали наличие положительного тропизма [21] стрептомицетов к *N. linckia* и *N. paludosum*. Поверх свежесаянного «газоном» стрептомицета на голодном агаре помещали ядерные фильтры Sartorius (d пор 0,8 мкм). На одну серию фильтров наносили ЦБ и распределяли по поверхности фильтра. Другая серия фильтров (без ЦБ) служила контролем. Для количественной оценки степени тропизма стрептомицетов к клеткам ЦБ была применена специальная компьютерная программа «Image Scopus Color», позволяющая полуавтоматически обчислять площади, занимаемые мицелием, проросшим через фильтр (мкм<sup>2</sup>), по отсканированным изображениям, полученным с микроскопа «Leica DM2000» (с учётом увеличения микроскопа и разрешения сканера). Число квадратных ячеек с наличием мицелиальных структур подсчитывали визуально при увеличении 400. Подсчёты выполняли в 20 полях зрения на каждом фильтре каждого варианта с предварительной окраской фильтров карболовым эритрозинном [22]. Коэффициент тропизма ( $K_{тр}$ ) рассчитывали как отношение площади, занимаемой мицелием стрептомицета, проникшего на фильтр с ЦБ, к площади, занимаемой мицелием стрептомицета, проникшего на фильтр без ЦБ. При  $K_{тр} > 1$  считали, что имеется положительный тропизм, при  $K_{тр} \leq 1$  – специфическое взаимодействие отсутствует.

Скорость роста стрептомицетов измеряли при выращивании на питательной среде ISP 9 [19] с культуральной жидкостью цианобактерий *N. linckia*, *N. paludosum*, а также с крахмалом (контроль) в качестве единственного источника углерода. Каждый изолят выращива-

ли в 3–5 повторностях, динамику роста оценивали на 2-е и 6-е сутки после посева. Измеряли прирост диаметра колоний в двух взаимно перпендикулярных направлениях. Радиальную скорость роста колоний рассчитывали по формуле:

$$K_r = (d_2 - d_1) / (t_2 - t_1),$$

где  $d_1$  и  $d_2$  – диаметр колонии (мм) в начальный и конечный моменты измерения соответственно;  $t_1$  и  $t_2$  – время (час) начального и конечного измерения.

Содержание хлорофилла  $a$  в монокультурах ЦБ и в ассоциациях ЦБ со стрептомицетами определяли спектрофотометрически в ацетоновой вытяжке при длинах волн 665 и 750 нм, соответствующих максимумам поглощения пигмента [23].

Статистическую обработку результатов проводили стандартными методами с использованием встроенного пакета программ EXCEL.

### Результаты и обсуждение

На первом этапе исследований была проведена оценка антифузариозной активности

22 природных изолятов стрептомицетов методом диффузии в агар. Для создания искусственных циано-стрептомицетных ассоциаций было отобрано 8 культур, зоны ингибирования роста грибов которыми составляли не менее 12 мм (табл. 1).

Большинство стрептомицетов (5 штаммов) проявили антагонистическую активность по отношению ко всем тест-культурам, два изолята *S. oligocarophilus* Н-4-35 и *S. wedmorensis* Н-2-17 – к двум, *S. wedmorensis* Н-4-19 – к одной из трёх тест-культур. Чувствительностью к метаболитам всех изучаемых культур стрептомицетов характеризовался гриб *F. culmorum* Т-8, тогда как две другие тест культуры *F. oxysporum* У-1 и *F. avenaceum* 10/2 проявили устойчивость каждая к двум штаммам из восьми.

В эксперименте по выявлению возможного ассоциативного взаимодействия между стрептомицетами и ЦБ было установлено наличие положительного тропизма гиф к *N. linckia* у шести, а к *N. paludosum* у семи из восьми культур с антифузариозной активностью. Наибольшим таксисом к обоим видам ЦБ, судя по величинам коэффициента тропизма ( $K_{tr}$ ), отличались штаммы *S. wedmorensis* Н-35-2, Н-4-19 и *S. griseus* Н-2-25 (табл. 2).

Таблица 1

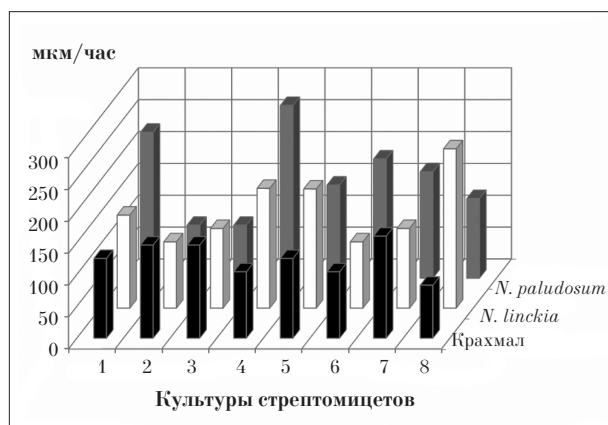
Антагонистическая активность стрептомицетов в отношении фитопатогенных грибов рода *Fusarium*

Вид, штамм	Зона ингибирования роста гриба, мм		
	<i>F. oxysporum</i> У-1	<i>F. culmorum</i> Т-8	<i>F. avenaceum</i> 10/2
<i>S. polychromogenes</i> Н-3-8	16 ± 1,0	14 ± 0,8	19 ± 0,9
<i>S. wedmorensis</i> 35-2	24 ± 1,3	25 ± 0,5	20 ± 0,4
<i>S. pseudogriseolus</i> Н-1-31	26 ± 0,9	21 ± 1,0	21 ± 0,6
<i>S. wedmorensis</i> Н-4-19	0	21 ± 0,6	0
<i>S. oligocarophilus</i> Н-4-35	21 ± 1,3	12 ± 0,5	0
<i>S. gelaticus</i> Н-3-6	22 ± 0,8	22 ± 0,7	24 ± 0,9
<i>S. wedmorensis</i> Н-2-17	0	21 ± 2,6	12 ± 0,5
<i>S. griseus</i> Н-2-25	19 ± 0,7	21 ± 1,2	14 ± 0,6

Таблица 2

Величина коэффициентов тропизма стрептомицетов к цианобактериям

Вид, штамм	$K_{tr}$	
	<i>N. linckia</i>	<i>N. paludosum</i>
<i>S. polychromogenes</i> Н-3-8	0,54	1,23
<i>S. wedmorensis</i> Н-35-2	6,67	5,00
<i>S. pseudogriseolus</i> Н-1-31	3,67	1,13
<i>S. wedmorensis</i> Н-4-19	5,50	2,60
<i>S. oligocarophilus</i> Н-4-35	1,11	1,78
<i>S. gelaticus</i> Н-3-6	2,25	1,38
<i>S. wedmorensis</i> Н-2-17	0,95	0,84
<i>S. griseus</i> Н-2-25	4,38	1,86



**Рис.** Изменение радиальной скорости роста стрептомицетов на средах с культуральной жидкостью цианобактерий в качестве единственного источника углерода: 1 – *S. polychromogenes* Н-3-8, 2 – *S. wedmorensis* Н-35-2, 3 – *S. pseudogriseolus* Н-1-31, 4 – *S. wedmorensis* Н-4-19, 5 – *S. oligocarophilus* Н-4-35, 6 – *S. gelaticus* Н-3-6, 7 – *S. wedmorensis* Н-2-17, 8 – *S. griseus* Н-2-25

Активный тропизм к ЦБ *N. linckia* демонстрировали также штаммы стрептомицетов *S. pseudogriseolus* Н-1-31 и *S. gelaticus* Н-3-6. Культура *S. wedmorensis* Н-2-17, напротив, отличалась отсутствием положительного таксиса к тому и другому виду ЦБ.

В качестве второго критерия, характеризующего направленность взаимодействия стрептомицетов и ЦБ, определяли радиальную скорость роста ( $K_r$ ) колоний стрептомицетов на среде, где в качестве единственного источника углерода использовалась культуральная жидкость (КЖ) той или другой ЦБ. Обнаружено стимулирующее воздействие КЖ *N. linckia* на величину  $K_r$  колоний *S. wedmorensis* Н-4-19, *S. oligocarophilus* Н-4-35, *S. griseus* Н-2-25 (рис.).

Положительное воздействие КЖ *N. paludosum* на скорость роста стрептомицетов проявилось в отношении штаммов *S. polychromogenes* Н-3-8; *S. wedmorensis* Н-4-19, *S. gelaticus* Н-3-6, *S. griseus* Н-2-25. Вместе с тем у двух штам-

мов стрептомицетов *S. wedmorensis* Н-35-2 и *S. pseudogriseolus* Н-1-31 на средах с КЖ ЦБ наблюдали снижение  $K_r$  по сравнению с показателями роста культур на среде с крахмалом – традиционно используемым источником углерода.  $K_r$  колоний стрептомицетов на среде с крахмалом в среднем ( $125 \pm 9,7$  мкм/час) достоверно уступала значениям  $K_r$  стрептомицетов, выращенных на средах с КЖ *N. linckia* ( $154 \pm 16,1$  мкм/час) и КЖ *N. paludosum* ( $161 \pm 12,1$  мкм/час).

Полученные результаты говорят о существовании видовой и штаммовой специфичности в межорганизменных взаимодействиях стрептомицетов с ЦБ. На основании данных об отсутствии антагонистической активности между определёнными штаммами ЦБ и стрептомицетов и стимуляции роста последних в присутствии жидких метаболитов ЦБ, а также с учётом показателей антифузариозной активности культур стрептомицетов были подобраны потенциальные компоненты для создания экспериментальных циано-стрептомицетных ассоциаций. Далее в смешанных культурах на жидкой и плотной средах выращивались штаммы в сочетаниях, указанных в таблице 3.

При культивировании на жидкой питательной среде смешанные культуры развивались в виде придонной пленки ЦБ, на поверхности которой, а также в толще среды обнаруживался мицелий стрептомицетов. На плотной питательной среде смешанные культуры, включающие в качестве фототрофного компонента *N. paludosum* и *N. linckia*, формировали характерные для каждого вида ЦБ структуры в виде тяжей, состоящие, как показала микроскопия, из нитей и агрегатов цианобактерий, местами обрастающих мицелием стрептомицетов. Агрегаты высокой плотности с участием *N. paludosum* обрастали мицелием интенсивнее, чем менее плотные агрегаты с участием *N. linckia*. В экспериментальных ассоциациях по сравнению с монокультурами ЦБ, возрастало также в различной степени, в зависимости

**Таблица 3**

Компоненты потенциальных экспериментальных ассоциаций

Цианобактериальный компонент	Стрептомицетный компонент
<i>N. paludosum</i>	<i>S. polychromogenes</i> Н-3-8
	<i>S. oligocarophilus</i> Н-4-35
	<i>S. gelaticus</i> Н-3-6
<i>N. linckia</i>	<i>S. oligocarophilus</i> Н-4-35
	<i>S. gelaticus</i> Н-3-6
	<i>S. griseus</i> Н-2-25

Таблица 4

Накопление хлорофилла *a* цианобактериями в монокультурах и в составе искусственных ассоциаций

Цианобактериальный компонент	Стрептомицетный компонент	Хлорофилл <i>a</i> , мг/ мл
<i>N. paludosum</i>	нет	0,43 ± 0,11
	<i>S. polychromogenes</i> Н-3-8	9,57 ± 3,02
	<i>S. oligocarbohilus</i> Н-4-35	1,89 ± 0,17
	<i>S. gelaticus</i> Н-3-6	1,46 ± 0,17
<i>N. linckia</i>	нет	1,11 ± 0,13
	<i>S. oligocarbohilus</i> Н-4-35	2,99 ± 0,17
	<i>S. gelaticus</i> Н-3-6	1,77 ± 0,17
	<i>S. griseus</i> Н-2-25	0,06±0

от стрептомицетного компонента, количество гетероцист ЦБ в полях зрения микроскопа.

Для проверки симбиотического характера взаимодействия культур стрептомицетов и ЦБ в экспериментальных ассоциациях изучали изменение физиологических свойств компонентов в ассоциации. В частности, определяли накопление хлорофилла *a* цианобактерией в ассоциациях со стрептомицетами и изменение антифузариозной активности ассоциации по сравнению с монокультурами. Обнаружено, что в ассоциациях, составленных из ЦБ *N. paludosum* и *N. linckia* и разных почвенных стрептомицетов, произошло достоверное увеличение количества хлорофилла *a* у цианобактерии (в 1,6–22,5 раза в зависимости от вида ЦБ и стрептомицетного компонента) по сравнению с монокультурой (табл. 4). Стимуляция накопления хлорофилла *a* фототрофным компонентом ранее была показана в модельных системах, компонентами которых являлись стрептомицеты, выделенные из природного циано-бактериального мата [15]. Аналогичные изменения в состоянии ЦБ, как выяснилось, могут происходить при искусственном получении ассоциации на основе почвенных изолятов стрептомицетов, не связанных в своём естественном местообитании с фототрофным компонентом.

Только в одной модельной системе, состоящей из *N. linckia* и *S. griseus* Н-2-25, содержание хлорофилла *a* оказалось на более низком уровне, чем в монокультуре ЦБ, однако здесь в значительном количестве обнаружен феофитин *a* (6,27 мг/мл) – производное хлорофилла.

Сравнительное изучение антагонистических свойств ассоциаций ЦБ *N. paludosum* и *N. linckia* с разными стрептомицетными компонентами и монокультур стрептомицетов показало исчезновение антибиотической активности ассоциации по сравнению с монокультурами стрептомицетов. Более того, в отношении исследуемых тест-культур фуза-

риумов наблюдали стимулирующее влияние циано-стрептомицетных ассоциаций. В исследованиях по взаимодействию *Streptomyces* spp. друг с другом, с другими микробами и с растениями было установлено, что синтез вторичных метаболитов способствует экологической адаптации стрептомицетов [5]. В свете этих представлений возможно, что продукция антибиотиков в условиях ассоциативного роста с ЦБ становится излишней для метаболизма исследованных нами почвенных изолятов, тогда как для ряда других стрептомицетов [14, 15], изолированных из локусов, связанных с фототрофами, экологически и энергетически оправдано, напротив, усиление антагонистических свойств при функционировании в составе модельной системы. Особенности взаимодействия стрептомицетов, цианобактерий и грибов в зависимости от специфики отдельных видов и штаммов остаются пока неясными.

Таким образом, нами были получены искусственные циано-стрептомицетные ассоциации, в которых установлены специфические физиологические изменения компонентов по сравнению с монокультурами, свидетельствующие о симбиотическом характере взаимодействия компонентов. Установлены стимуляция накопления хлорофилла *a* цианобактериями *N. linckia* (в 1,6–5,7 раза) и *N. paludosum* (в 3,5–22,5 раза) в ассоциациях, а также утрата антифузариозной активности циано-стрептомицетных ассоциаций по сравнению с монокультурами. Эти результаты представляют интерес для развития подходов к использованию этих видов бактерий в биологической борьбе или симбиозе для нужд человека.

### Литература

1. Жегалло Е.А., Орлеанский В.К., Напольская К.Р., Курапова А.И. Биологические проблемы первых коло-

низаторов планеты Земля // Теоретическая и прикладная экология. 2011. № 2. С. 15–20.

2. Secondary Metabolites in Soil Ecology / Eds. P. Karlovsky. Springer-Verlag Berlin Heidelberg: Soil Biology, 2008. XII. 294 p.

3. Зенова Г.М., Калакуцкая А.Н. Характеристика водорослевого и бактериального компонентов альгобактериальных ценозов на выходах карбонатных пород // Микробиология. 1993. Т. 62. Вып. 1. С. 156–162.

4. Зенова Г.М., Орлеанский В.К., Омарова Е.О. Почвенные стрептомицеты – компоненты экспериментальных альгобактериальных ценозов. // Почвоведение. 2005. № 10. С. 1251–1254.

5. Tarkka M., Hampp R. Secondary Metabolites of Soil Streptomycetes in Biotic Interactions // Secondary Metabolites in Soil Ecology / Eds. P. Karlovsky. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Soil Biology. 2008. V. 14, II. P. 107–126.

6. Strap J.L. Actinobacteria – Plant Interactions: a Boon to Agriculture. In: Eds. D.K. Maheshwari, Bacteria in Agrobiolgy: Plant Growth Responses, Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 2011. P. 285–307.

7. Abdel-Fattah G.M., Mohamedin A.H. Interactions between a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus (*Glomus intraradices*) and *Streptomyces coelicolor* and their effects on sorghum plants grown in soil amended with chitin of brown scales // Biol Fertil Soils. 2000. V. 32. P. 401–409.

8. Schrey S.D., Salo V, Raudaskoski M., Hampp R., Nehls U., Tarkka M.T. Interaction with mycorrhiza helper bacterium *Streptomyces* sp. AcH 505 modifies organisation of actin cytoskeleton in the ectomycorrhizal fungus *Amanita muscaria* (fly agaric) // Curr Genet 2007. V. 52. P. 77–85.

9. Gregor A.K., Klubek B., Varsa E.C. Identification and use of actinomycetes for enhanced nodulation of soybean co-inoculated with *Bradyrhizobium japonicum* // Can J Microbiol. 2003. V. 49. P. 483–491.

10. Tokala R.K., Strap J.L., Jung C.M., Crawford D.L., Salove M.H., Deobald L.A., Bailey J.F., Morra M.J. Novel plant-microbe rhizosphere interaction involving *Streptomyces lydicus* WYEC108 and the pea plant (*Pisum sativum*) // Appl Environ Microbiol. 2002. V. 68. P. 2161–2171.

11. Shimizu M. Endophytic Actinomycetes: Biocontrol Agents and Growth Promoters / Eds. D.K. Maheshwari // Bacteria in Agrobiolgy: Plant Growth Responses. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 2011. P. 201–220.

12. Панкратова Е.М., Трефилова Л. В. Симбиоз как основа существования цианобактерий в природных условиях и в конструируемых системах // Теоретическая и прикладная экология. 2007. № 1. С. 4–14.

13. Лобакова Е.С., Оразова М.Х., Добровольская Т.Г. Структура микробных комплексов апогеотропных корней и прикорневой зоны саговниковых растений // Микробиология. 2003. Т. 72. С. 707–713.

14. Зенова, Е.А. Иванова, Е.О. Омарова, Г.М. Николаев, Е.С. Лобакова, Н.П. Чижикова. Модельные ассоциации актиномицетов и цианобактерий *Anabaena variabilis* Kutz и их способность к преобразованию структуры глинистых материалов // Теоретическая и прикладная экология. 2009. № 3. С. 79–88.

15. Омарова Е.О., Зенова Г.М., Орлеанский В.К., Лобакова Е.С. Экспериментальные циано-актиномицетные ассоциации // Вестник МГУ. 2007. Сер. 16. № 1. С. 3–8.

16. Домрачева Л.И., Широких И.Г. Фокина А.И. Антифузариозное действие цианобактерий и актиномицетов в почве и ризосфере // Микология и фитопатология. 2009. Т. 43. Вып. 2. С. 157–165.

17. Егоров Н.С. Основы учения об антибиотиках. М.: Высшая школа, 1979. 485 с.

18. Широких И.Г., Широких А.А. Микробные сообщества кислых почв Кировской области. Киров, 2004. 332 с.

19. Гаузе Г.Ф., Преображенская Т.П., Свешникова М.А., Терехова Л.П., Максимова Т.С. Определитель актиномицетов. Роды *Streptomyces*, *Streptoverticillium*, *Chainia*. М.: Наука, 1983. 248 с.

20. Практикум по микробиологии / Под ред. А.И. Нетрусова. М.: Издательский центр «Академия», 2005. 608 с.

21. Звягинцев Д.Г., Зенова Г.М. Экология актиномицетов. М.: ГЕОС, 2001. 256 с.

22. Методы почвенной микробиологии и биохимии / Под ред. Д. Г. Звягинцева М.: Изд-во МГУ, 1991. 303 с.

23. Aminot A., Rey F. Standard procedure for the determination of chlorophyll a by spectroscopic methods. ICES. Denmark. 2000. 17 p.