

## Функциональное разнообразие стрептомицетов в почвах лесных и луговых фитоценозов техногенных территорий

© 2017. И. Г. Широких<sup>1,2</sup>, д. б. н., профессор, в. н. с.,  
 Е. В. Товстик<sup>2</sup>, к. б. н., доцент,  
 А. А. Широких<sup>2</sup>, д. б. н., профессор,  
 Т. Я. Ашихмина<sup>1,2</sup>, д. т. н., профессор, зав. лабораторией, зав. кафедрой,  
<sup>1</sup>Институт биологии Коми НЦ УрО РАН,  
 167982, Россия, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28,  
<sup>2</sup>Вятский государственный университет,  
 610000, Россия, г. Киров, ул. Московская, 36  
 e-mail: irgenal@mail.ru

Рассмотрено функциональное разнообразие стрептомицетов в почвах фитоценозов, расположенных на разном расстоянии от объекта хранения и уничтожения химического оружия «Марадыковский». При микробиологических исследованиях образцов почв разной локализации: А) в 5 км зоне от объекта, Б) в зоне, удалённой от объекта более чем на 17 км, было изолировано в чистую культуру более 100 штаммов из рода *Streptomyces*. Случайным образом составленные выборки культур равного объёма (по 10–15 изолятов из локалитетов А и Б) сравнивали по параметрам антагонистической активности к грибам рода *Fusarium*, резистентности к антибиотикам, продукции целлюлаз. Выявлены количественные и качественные различия между выборками стрептомицетов из разных локалитетов. Показано, что фенотипы изолятов одного вида из почв, удалённых от объекта на различное расстояние, могут значительно различаться между собой по функциональной активности.

Выявленные различия между комплексами стрептомицетов из разных локалитетов могут быть следствием спонтанного отбора штаммов, наиболее приспособленных к местным условиям среды. Изменения функциональной структуры комплекса почвенных стрептомицетов из локалитета А по сравнению с локалитетом Б могут быть обусловлены воздействием объекта по уничтожению химического оружия.

**Ключевые слова:** уничтожение химического оружия, почвы, стрептомицеты, антагонистическая активность, антибиотики, целлюлозолитики, резистентность к антибиотикам.

## Functional diversity of streptomycetes in soils of forest and meadow phytocenoses of technogenic territories

I. G. Shirokikh<sup>1,2</sup>, E. V. Tovstik<sup>2</sup>, A. A. Shirokikh<sup>2</sup>, T. Ya. Ashikhmina<sup>1,2</sup>,  
<sup>1</sup>Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Division RAS,  
 28 Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Komi Republic, Russia, 167982,  
<sup>2</sup>Vyatka State University,  
 36 Moskovskaya St., Kirov, Russia, 610000,  
 e-mail: irgenal@mail.ru

When chemical weapons destruction plants work even in normal mode there is a risk of negative impact on the environment. In biodiagnosics of undesirable consequences for soil the special role is played by Streptomycetes. As producers of antibiotics, soil Streptomycetes represent an important natural reservoir of antibiotic resistance genes. Due to their hydrolytic activity Streptomyces are able to be used as a trophic source of a wide variety of natural polymers, including cellulose, chitin, lignin, and keratin. Thus, they contribute significantly to the Cycling of chemical elements in the environment. For their biosynthetic potential Streptomycetes are nominated for the role of natural regulators of microbial communities and are important in maintaining homeostasis of the soil.

The samples of soils are collected at a different distance from the chemical weapons storage and destruction plant “Maradykovsky”. The microbiological analysis of soil samples in different locations was carried out: A) in the area of 5 km from the object, B) in the zone of more than 17 km from the object. Over 100 strains of the genera Streptomyces were isolated in pure culture. Functional diversity of streptomycetes in soils of forest and meadow phytocenoses was studied. Randomly drawn samples of cultures equal in volume (10–15 isolates from locations A and B) were compared in the following parameters: antagonistic activity to fungi of the genera Fusarium, re-

sistance to antibiotics, and production of cellulase. Quantitative and qualitative differences between the samples of streptomycetes from different locations were shown. It is shown that the phenotypes of isolates of one species grown in soils, located at a different distance from the plant, may vary considerably, as for their functional activity.

Differences between streptomycete complexes from different locations were shown. They may be caused by spontaneous selection of strains adapted to local environmental conditions. The impact of the chemical weapons destruction plant can influence the functional structure of the complex of soil streptomycetes from the location A, as compared with the location B.

**Keywords:** chemical weapons destruction, soil, *Streptomyces*, antagonistic activity, antibiotics, cellulosolytic, antibiotic resistance.

В связи с реализацией программ по уничтожению химического оружия (УХО) обострилась проблема возможного поступления отравляющих веществ и продуктов их деградации в окружающую среду. Объекты, организованные для реализации процесса УХО, относят к числу объектов повышенной техногенной опасности для природных комплексов и экосистем. При штатном функционировании таких объектов возможность прямого загрязнения почвы исключена, но остаётся возможность опосредованного загрязнения почвы за счёт осаждения токсичных веществ из воздуха. Этим обусловлена актуальность своевременного выявления возможных негативных последствий деятельности объекта УХО для экологического состояния природных комплексов в целом и отдельных составляющих их компонентов.

Неотъемлемым компонентом почвенного микробного сообщества являются актиномицеты – грамположительные, спорообразующие, аэробные мицелиальные бактерии. Род *Streptomyces* является самым крупным родом в классе актинобактерий и широко известен благодаря большому количеству видов – продуцентов разнообразных антибиотиков. Согласно имеющимся оценкам 5–10% генома этих мицелиальных бактерий связано с путями биосинтеза антибиотиков [1, 2].

Многие виды стрептомицетов, начиная с середины прошлого века, нашли применение в промышленном производстве антибиотиков. Подсчитано, что стрептомицеты продуцируют 90% из почти 3000 новых видов антибиотиков, открытых за период с 1943 г. [3].

Сегодня виды рода *Streptomyces* широко используются в коммерческих проектах, связанных с геной инженерией, в качестве экспрессионных систем при получении в терапевтических целях рекомбинантных человеческих белков. В отличие от широко используемой с этой целью *Escherichia coli*, в клетках стрептомицетов происходит корректная упаковка биоактивных белков, которые затем секретируются в окружающую среду [4, 5].

Биосинтетический потенциал стрептомицетов вызывает большой интерес также в связи с возможностью его использования для борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур: в качестве инсектицидов и акарицидов, а также нематоцидных препаратов [6, 7].

Кроме того, почвенные стрептомицеты представляют собой важный природный резервуар генов антибиотикорезистентности и могут нести детерминанты устойчивости к клинически значимым антибиотикам даже в отсутствие антропогенного загрязнения среды [8, 9].

Наконец, благодаря выраженной экзогидролазной активности стрептомицеты способны использовать в качестве источника углерода в своем питании множество разнообразных природных полимеров, включая целлюлозу, хитин, лигнин, кератин [10, 11], внося, таким образом, значительный вклад в круговорот химических элементов в окружающей среде. За свой необычайно широкий биосинтетический потенциал стрептомицеты были выдвинуты на роль природных регуляторов микробных сообществ и имеют важное значение в поддержании гомеостаза почвы [12].

В наших предыдущих исследованиях дерново-подзолистых почв вблизи объекта по уничтожению химического оружия показано, что представители рода *Streptomyces* доминировали в родовой структуре актиномицетных комплексов [13, 14]. В начальный период работы объекта (2006–2007 гг.) существенных различий в видовой структуре стрептомицетов между почвенными комплексами в пределах 5 км зоны от объекта и за пределами 17 км зоны от объекта УХО не обнаружено. Сходный таксономический состав в почвах лесных и луговых фитоценозов включал представителей секций и серий *Cinereus Achromogenes*, *Albus Albus* и секции *Imperfectus*. С меньшей частотой встречались виды, принадлежащие к секции *Cinereus* сериям *Chromogenes*, *Aureus*, *Violaceus*, секции *Albus* серии *Albocoloratus*, секциям *Roseus* и *Helvolo-Flavus*. Индекс Шеннона (H), отражающий видовое разнообразие стрептомицетов, изменялся внутри

выборки почв луговых фитоценозов от  $0,53 \pm 0,16$  до  $2,02 \pm 0,05$  бит/г, в ряду почв лесных фитоценозов – от  $0,80 \pm 0,47$  до  $2,33 \pm 0,18$  бит/г.

В наблюдениях 2012–2013 гг. было отмечено увеличение видового разнообразия стрептомицетов, особенно значительное в почвах, прилегающих к объекту. Так, в отобранной в 1,15 км от объекта почве лугового фитоценоза разнообразие видов стрептомицетов возросло в 12 раз, с  $H=0,16 \pm 0,36$  в 2007 г. до  $H=1,98 \pm 0,29$  бит/г в 2012 г. Кроме существенного расширения видового разнообразия, за период работы объекта в режиме уничтожения химоружия, в почвах, отобранных в пределах 5 км зоны от объекта, отмечено увеличение на порядок численности стрептомицетов и их доли в общем прокариотном комплексе. В более удалённых от объекта почвах, изменения в структуре комплексов стрептомицетов были менее значительными. Это объясняется тем, что работа объекта «Марадыковский» исключила ранее существовавшую возможность самопроизвольной утечки загрязняющих веществ, и локально изменившиеся условия среды в непосредственной близости от объекта стали более благоприятными для развития стрептомицетов.

Наряду с изменениями в численности и таксономическом разнообразии стрептомицетов, под влиянием техногенного загрязнения почвы могут происходить изменения в физиологии их отдельных представителей и функционального разнообразия стрептомицетного комплекса в целом. Однако работы по изменчивости микробных сообществ в результате антропогенной деятельности ограничиваются, как правило, особенно с развитием генно-молекулярных методов и введением в практику метагеномного секвенирования, изучением таксономического состава, и оставляют вне поля зрения возможные нарушения функциональной структуры почвенных микробных комплексов.

Цель нашей работы заключалась в оценке функциональной активности природных изолятов стрептомицетов из почв, подверженных влиянию объекта УХО, для выявления возможных нарушений структуры и изменения функционального разнообразия почвенных микробных сообществ.

### Объекты и методы

Объектами исследования служили природные изоляты стрептомицетов из почв, отобранных на площадках системы государствен-

ного экологического мониторинга (ГЭМ) в санитарно-защитной зоне (СЗЗ) ОХУХО «Марадыковский». Выделение штаммов в чистую культуру проводили из посевов разведений почвенных суспензий на казеин-глицериновый агар. Использовали для посева образцы почв разной локализации, отобранные: А) в 5 км зоне от объекта, Б) в зоне, удалённой от объекта более чем на 17 км. Для селективного ограничения роста немиецелиальных бактерий и грибов почву предварительно прогревали при  $70^\circ\text{C}$  в течение 4 час и в среду дополнительно вводили 50 мкг/мл нистатина. Чашки с посевами инкубировали в термостате при  $27^\circ\text{C}$  в течение 10–12 сут и при комнатной температуре до 3-х недель. О принадлежности вырастающих колоний к роду *Streptomyces* судили по следующим морфологическим признакам: нефрагментированный мицелий, длинные цепочки спор – на воздушном и отсутствие спор – на субстратном мицелии [15], отмечаемым при микроскопии (Leica DM 2500, Германия) на чашках. Отсев колоний производили на овсяный агар с последующей очисткой культур в течение 2–3 пассажей. Видовую идентификацию стрептомицетов осуществляли в соответствии с ключом Гаузе [16].

При изучении биосинтетического потенциала выделенных культур определяли наличие/отсутствие у стрептомицетов целлюлаз, путем визуальной оценки изменения субстрата (фильтровальной бумаги). Оценку вели по пятибалльной шкале Билай [17]. Далее целлюлозолитическую активность определяли на среде Гетчинсона с карбоксиметилцеллюлозой (КМЦ) [18]. Поверхность среды с выросшими колониями стрептомицетов заливали 0,1% водным раствором Конго красного, после 15 мин экспозиции краситель сливали и добавляли на поверхность 1М раствор NaCl, экспонируя чашки еще в течение 10 мин. Поскольку продукты деструкции целлюлозы не окрашиваются красителем, о целлюлозолитической активности судили по величине прозрачной зоны около тестируемого микроорганизма.

Антагонистическую активность стрептомицетов исследовали методом агаровых блочков [19]. В качестве тест-культур использовали штаммы фитопатогенных микромицетов *Fusarium oxysporum* И-1, *F. culmorum* Т8, *F. avenaceum* 7/2, выращенные на среде Чапека.

Чувствительность изолятов к антибиотикам определяли, используя стандартные бумажные диски с антибиотиками (ДИ-ПЛС-50-01, НИЦФ, С.-Пб.) из разных групп и классов, в клинически значимых концентрациях. Группа

аминогликозидов была представлена канамицином, 30 мкг (КАН) и гентамицином, 120 мкг (ГЕН); группа тетрациклинов – тетрациклином, 30 мкг (ТЕТ) (класс поликетиды); группа макролидов – рифампицином, 5 мкг (РИФ) (класс анзамицины) и эритромицином, 15 мкг (ЭРИ); группа бета-лактамов – амоксициллином, 20 мкг (АМК).

По каждому параметру функциональной активности сравнивали случайным образом составленные выборки культур из локалитетов А и Б равного объёма (по 10-15 изолятов). Статистическую обработку данных проводили стандартными методами [20] с использованием программ STATGRAFICS и EXEL 5.

**Результаты и обсуждение**

С целью выявления возможных нарушений функциональной деятельности стрептомицетов под влиянием объекта УХО оценивали их целлюлозолитическую и антагонистическую активность, определяли чувствительность выделенных культур к антибиотикам. При этом сравнивали две равные по объёму выборки стрептомицетных изолятов из почв, удалённых от объекта на разное расстояние.

При выращивании стрептомицетов из локалитетов А и Б на целлюлозе в качестве единственного источника углерода оценка их роста по пятибалльной шкале Билай не превышала двух баллов (+, ++) для обеих сравниваемых выборок (табл. 1). Различий между выборками культур из разных локалитетов по величине зон разрушения КМЦ в тесте с Конго красным также не выявлено. Средний размер зоны (13,3±9,2 мм) для культур из почв ближнего локалитета А, несущественно отли-

чался от аналогичного показателя (11,6±9,4 мм) для культур из дальнего локалитета Б. В то же время доля культур с целлюлозной активностью в выборке из ближнего почвенного локалитета А была на 22% больше, чем в выборке стрептомицетов из локалитета Б. Полученные результаты показывают, что воздействие на почву объекта УХО не оказало значимого влияния на бактерии, участвующие в разложении целлюлозы в почве.

Оценка антагонистической активности стрептомицетных изолятов в отношении известных своей вредоносностью грибов рода *Fusarium* показала следующее. Изоляты из ближнего к объекту локалитета А значительно уступали по ингибированию роста фитопатогенов изолятам, выделенным из почв дальнего локалитета Б, где вероятность загрязнения почвы продуктами деструкции ХО значительно меньше. Доля антифунгально активных культур в выборках из почв, примыкающих к объекту, варьировала от 23 до 46%, тогда как в почвах, удалённых от объекта более чем на 17 км, изменялась в узких пределах 62–67% в зависимости от тест-культуры гриба (табл. 2). Средний диаметр зон угнетения грибов *Fusarium oxysporum* И-1, *F. culmorum* Т8, *F. avenaceum* 7/2 (7,9; 5,8; 10 мм соответственно) стрептомицетами из локалитета А существенно уступал зонам, образуемым изолятами из локалитета Б (в среднем 15,4; 14,6; 18,6 мм соответственно). Наибольшей активностью в подавлении роста грибных культур отличались виды *S. hygroscopicus* и *S. wedmorensis*, однако отдельные штаммы этих видов различались между собой, в зависимости от места их изоляции. Эти данные показывают, что антифунгальный потенциал стрептомицетов из

**Таблица 1**  
Целлюлозолитическая активность изолятов из почв, различно удалённых от объекта УХО

Изоляты локалитета А	Рост по шкале Билай	Зона разрушения КМЦ, мм	Изоляты локалитета Б	Рост по шкале Билай	Зона разрушения КМЦ, мм
<i>Streptomyces</i> sp. 60.7.12	±	0	<i>S. hygroscopicus</i> 140.13	++	18
<i>Streptomyces</i> sp. 62.3	++	28	<i>S. pseudogriseolus</i> 140.9	++	24
<i>Streptomyces</i> sp. 43.10.7	+	15	<i>S. pseudogriseolus</i> 140.2	+	15
<i>Streptomyces</i> sp. 43.14.7	+	0	<i>S. antimycoticus</i> 140.1	++	20
<i>S. wedmorensis</i> 38.11	++	15	<i>Streptomyces</i> sp. 140.5	++	10
<i>Streptomyces</i> sp. 17.11.8	++	20	<i>S. chromofuscus</i> 140.6	++	17
<i>Streptomyces</i> sp. 3.4.12	+	10	<i>S. endus</i> 135.5	+	0
<i>Streptomyces</i> sp. 43.10.12	++	20	<i>S. hygroscopicus</i> 135.8	+	0
<i>Streptomyces</i> sp. 17.5.12	+	12	<i>S. mitakiensis</i> 135.13	+	0
Среднее		13,3±9,2	Среднее		11,6±9,4
Доля целлюлозолитиков, %		78	Доля целлюлозолитиков, %		66

Таблица 2

Зоны ингибирования роста грибов рода *Fusarium* культурами стрептомицетов, выделенными из почв различного удаления от объекта УХО

Изоляты локалитета А				Изоляты локалитета Б			
	1	2	3		1	2	3
<i>Streptomyces</i> sp. 38.3	0	0	0	<i>S. wedmorensis</i> 135.2	0	0	0
<i>S. gelaticus</i> 38.7	0	0	0	<i>S. hygrosopicus</i> 135.3	20	20	36
<i>S. wedmorensis</i> 38.11	30	29	27	<i>S. xantocidicus</i> 135.4	0	0	26
<i>S. globisporus</i> 38.12	0	0	0	<i>S. endus</i> 135.5	14	20	23
<i>Streptomyces</i> sp. 43.2.7	13	26	19	<i>S. hygrosopicus</i> 135.8	–	19	26
<i>S. speleomycini</i> 75.2	17	0	25	<i>S. arenae</i> 140-12	0	0	16
<i>Streptomyces</i> sp. 75.3	–	0	0	<i>S. hygrosopicus</i> 140-13	26	23	–
<i>S. aureofaciens</i> 75.4	0	0	16	<i>S. hygrosopicus</i> 140-10	28	30	0
<i>S. noursei</i> 75.5	0	0	0	<i>S. chromofuscus</i> 140-6	0	0	18
<i>Streptomyces</i> sp. 75.6	0	0	0	<i>S. antimycoticus</i> 140-1	25	26	47
<i>S. hygrosopicus</i> 75.7	19	20	25	<i>S. pseudogriseolus</i> 140-2	27	22	0
<i>S. aburaviensis</i> 75.10	0	0	0	<i>S. zaomycticus</i> 140-9	29	30	31
<i>S. althioticus</i> 75.12	16	0	18	<i>S. globisporus</i> 141-6	16	0	0
Среднее	7,9	5,8	10,0		15,4	14,6	18,6
Частота встречаемости антагонистов, %	42	23	46		67	62	67

Примечание: 1 – *Fusarium oxysporum* И-1, 2 – *F. culmorum* Т8, 3 – *F. avenaceum* 7/2.

Таблица 3

Зоны ингибирования антибиотиками роста стрептомицетов, мм

Штаммы	КАН	ГЕН	РИФ	ТЕТ	АМК	ЭРИ
изоляты из локалитета А						
<i>S. gelaticus</i> 38.7	22	7	0	0	17	4
<i>S. wedmorensis</i> 38.11	36	40	16	12	40	20
<i>S. globisporus</i> 38.12	25	24	10	34	22	0
<i>Streptomyces</i> sp. 43.2.7	30	20	14	16	14	18
<i>S. speleomycini</i> 75.2	35	28	38	42	22	24
<i>Streptomyces</i> sp. 75.3	22	18	0	24	18	0
<i>S. noursei</i> 75.5	26	24	11	8	27	19
<i>Streptomyces</i> sp. 75.6	0	22	0	0	0	22
<i>S. hygrosopicus</i> 75.7	25	25	10	19	0	32
<i>S. aburaviensis</i> 75.10	24	25	9	14	15	41
<i>S. althioticus</i> 75.12	24	23	21	45	13	0
изоляты из локалитета Б						
	КАН	ГЕН	РИФ	ТЕТ	АМК	ЭРИ
<i>S. wedmorensis</i> 135.2	18	19	28	18	8	10
<i>S. hygrosopicus</i> 135.3	20	18	17	8	0	8
<i>S. xantocidicus</i> 135.4	28	26	14	13	22	28
<i>S. endus</i> 135.5	28	16	8	10	0	0
<i>S. hygrosopicus</i> 135.8	24	22	11	12	15	14
<i>Streptomyces</i> sp. 135.1	24	24	30	32	24	20
<i>Streptomyces</i> sp. 140.13	28	30	0	14	12	30
<i>Streptomyces</i> sp. 140.10	30	24	0	25	0	33
<i>Streptomyces</i> sp. 140.1	23	18	0	15	22	20
<i>Streptomyces</i> sp. 140.9	34	28	10	24	14	32
<i>Streptomyces</i> sp. 141.15	19	25	24	23	12	10

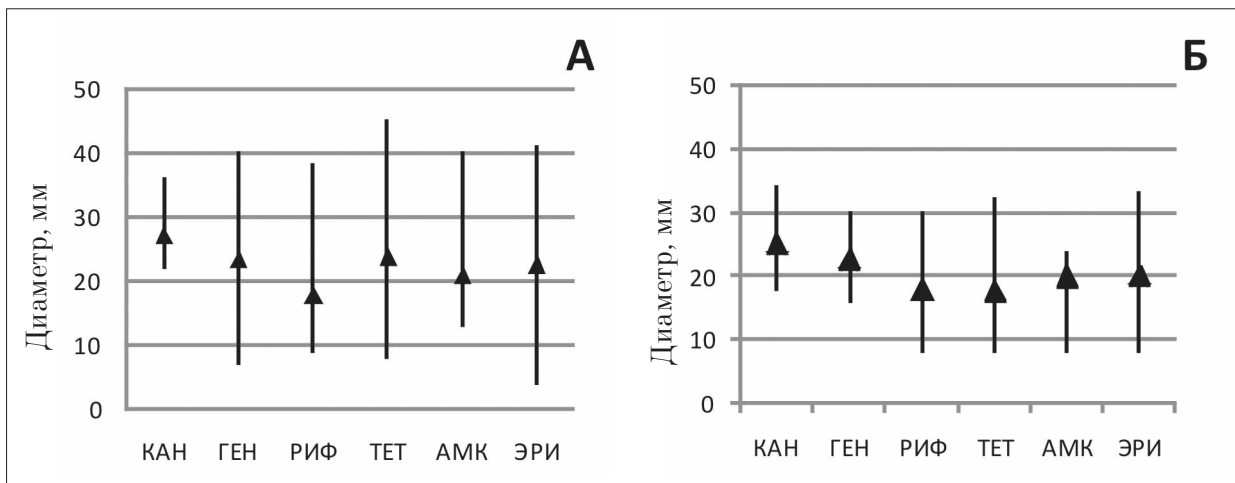


Рис. Средняя по выборкам чувствительность к различным антибиотикам культур стрептомицетов, выделенных из почв локалитетов, удалённых от объекта УХО на расстояние менее 5 км (А) и более 17 км (Б)

ближнего к объекту локалитета А ниже, чем у стрептомицетов из дальнего локалитета Б.

Определение устойчивости стрептомицетных изолятов к антибиотикам, среди которых имелись ингибиторы синтеза клеточной стенки (АМК), блокаторы синтеза белка на уровне трансляции (ТЕТ и ЭРИ) и на уровне мРНК (аминогликозиды) не выявило между сравниваемыми выборками значительных различий (табл. 3). Устойчивостью ко всем испытанным антибиотикам среди изолятов не обладал ни один штамм. Доля устойчивых хотя бы к одному антибиотику штаммов в выборках из локалитетов А и Б составила 54 и 45% соответственно. В ближнем к объекту локалитете А выявлен штамм со множественной резистентностью к антибиотикам КАН, РИФ, ТЕТ и АМК одновременно. В выборке изолятов из почвы удалённого от объекта локалитета Б культур с устойчивостью более чем к двум антибиотикам одновременно не обнаружено. Доля стрептомицетов с отсутствием устойчивости ко всем шести испытанным антибиотикам в той и другой выборке была одинаковой и составила 45%. Средняя по выборке чувствительность штаммов к антибиотикам для локалитета А увеличивалась в ряду: РИФ ≤ ЭРИ ≤ АМК ≤ ТЕТ ≤ КАН ≤ ГЕН, а для локалитета Б в порядке: АМК ≤ РИФ ≤ ТЕТ ≤ ЭРИ ≤ ГЕН ≤ КАН (рис.).

### Заключение

Таким образом, оценка функциональной активности природных изолятов стрептомицетов из почв, подверженных влиянию объекта УХО, показала, что значительных изменений в

целлюлозолитической активности мицелиальных прокариот за время деятельности объекта в производственном режиме не произошло. Об этом свидетельствуют результаты проверки природных изолятов из почв, локализованных в пределах 5 км зоны вокруг объекта и за пределами 17 км зоны вокруг него. Вместе с тем оценка противомикробной активности культур стрептомицетов позволила выявить имеющиеся отклонения в функциональной структуре почвенных микробных комплексов. Так, в почвах ближнего к объекту локалитета стрептомицеты с антагонистической активностью к фитопатогенным грибам встречались значительно реже, чем в почвах, удалённых от объекта на расстояние, не менее 17 км, где вероятность их загрязнения продуктами деструкции ХО, минимальная. Угнетение антифунгальной активности почвенных стрептомицетов под влиянием объекта УХО сопровождалось также изменением вклада мицелиальных прокариот в антибиотический резистом почв ближнего локалитета по сравнению с удалёнными от объекта почвами. Наметилась явная тенденция к увеличению частоты встречаемости устойчивых одновременно к нескольким антибиотикам штаммов в почвах, примыкающих к объекту. При этом значительных изменений в спектре антибиотической чувствительности культур стрептомицетов не выявлено. Природные изоляты из обоих локалитетов характеризовались чувствительностью, в первую очередь к антибиотикам аминогликозидной группы, и были относительно устойчивы к представителям групп макролидов и β-лактамов. Выявленные изменения в продукции почвенными стреп-

томицетами антибиотиков и тенденция к повышению резистентности к ним у природных изолятов из ближнего к объекту локалитета может служить основанием к проведению более углублённых исследований, направленных на выяснение влияния продуктов деструкции ХО на вторичный метаболизм мицелиальных прокариот.

*Выполнено в рамках государственного задания Вятского государственного университета по теме «Механизмы адаптации и устойчивости почвенной микробиоты к техногенному загрязнению» № 5. 4962.2017/БЧ.*

### Литература

1. Omura S., Ikeda H., Ishikawa J., Hanamoto A., Takahashi C., Shinose M., Kikuchi H. Genome sequence of an industrial microorganism *Streptomyces avermitilis*: deducing the ability of producing secondary metabolites // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2001. V. 98. No. 21. P. 12215–12220.
2. Bentley S.D., Chater K.F., Cerdano-Tarraga A.M., Challis G.L., Thomson N.R., James K.D., Bateman A. Complete genome sequence of the model actinomycete *Streptomyces coelicolor* A3 (2) // Nature. 2002. V. 417. No. 6885. P. 141–147.
3. Watve M.G., Tickoo R., Jog M.M., Bhole B.D. How many antibiotics are produced by the genus *Streptomyces*? // Arch. Microbiol. 2001. V. 176. P. 386–390.
4. Binnie C., Cossar J.D., Stewart D.I.H. Heterologous biopharmaceutical protein expression in *Streptomyces* // Trends in biotechnology. 1997. V. 15. No. 8. P. 315–320.
5. Schaerlaekens K., Lammertyn E., Geukens N., De Keersmaeker S., Anné J., Van Mellaert L. Comparison of the Sec and Tat secretion pathways for heterologous protein production by *Streptomyces lividans* // Journal of biotechnology. 2004. V. 112. No. 3. P. 279–288.
6. Kaur T., Vasudev A., Sohal S.K., Manhas R.K. Insecticidal and growth inhibitory potential of *Streptomyces hydrogenans* DH16 on major pest of India, *Spodoptera litura* (Fab.) (Lepidoptera: Noctuidae) // BMC microbiology. 2014. V. 14 (1). P. 1.
7. Kekuda T.R. P., Shobha K.S., Onkarappa R. Fascinating diversity and potent biological activities of Actinomycete metabolites // Journal of Pharmacy Research. 2010. V. 3. No. 2. P. 250–256.
8. D'Costa V.M., McGrann K.M., Hughes D.W., Wright G.D. Sampling the antibiotic resistome // Science (New York, NY). 2006. V. 311. No. 5759. P. 374–377.
9. Bhullar K., Waglechner N., Pawlowski A., Koteva K., Banks E. D., Johnston M. D., Wright G. D. Antibiotic resistance is prevalent in an isolated cave microbiome // PloS one. 2012. V. 7. No. 4. P. e34953.

10. Chater K.F., Biró S., Lee K.J., Palmer T., Schrempf H. The complex extracellular biology of *Streptomyces* // FEMS microbiology reviews. 2010. V. 34. No. 2. P. 171–198.
11. Schlatter D.C., Davelos Baines A.L., Xiao K., Kinkel L.L. Resource use of soilborne *Streptomyces* varies with location, phylogeny, and nitrogen amendment // Microbial ecology. 2013. V. 66. No. 4. P. 961–971.
12. Tarkka M., Hampp R. Secondary Metabolites of Soil Streptomycetes in Biotic Interactions // In: Karlovsky P. (Ed.). Secondary Metabolites in Soil Ecology. Soil Biology 14. Berlin – Heidelberg: Springer-Verlag. 2008. P. 107–126.
13. Ашихмина Т.Я., Товстик Е.В., Огородникова С.Ю., Домнина Е.А., Широких И.Г. Численность и разнообразие почвенных актиномицетов вблизи объекта по уничтожению химического оружия «Марадыковский» // Теоретическая и прикладная экология. 2012. № 4. С. 67–72.
14. Товстик Е.В., Огородникова С.Ю., Домнина Е.А., Широких И.Г. Динамика актиномицетных комплексов в почвах лесных фитоценозов вблизи объектов по уничтожению химического оружия «Марадыковский» // Теоретическая и прикладная экология. 2013. № 4. С. 92–99.
15. Определитель бактерий Берджи. В 2-х т./ Под ред. Дж. Хоулта, Н. Крига, П. Снита, Дж. Стейли, С.С. Уилльямса. М.: Мир, 1997. Т. 2. 800 с.
16. 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.
17. Методы экспериментальной микологии. Справочник / Под ред. В.И. Билай. Киев: Наукова Думка. 1982. 550 с.
18. Libbert E., Risch H. Interactions between plants and epiphytic bacteria regarding their auxin metabolism. V. Isolation and identification of the IAA-producing and destroying bacteria from pea plants // Physiol. Plantarum. 1969. V. 22. P. 51–58.
19. Егоров Н.С. Основы учения об антибиотиках. М.: Высшая школа. 1979. 485 с.
20. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа. 1990. 352 с.

### References

1. Omura S., Ikeda H., Ishikawa J., Hanamoto A., Takahashi C., Shinose M., Kikuchi H. Genome sequence of an industrial microorganism *Streptomyces avermitilis*: deducing the ability of producing secondary metabolites // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2001. V. 98. No. 21. P. 12215–12220.
2. Bentley S.D., Chater K.F., Cerdano-Tarraga A.M., Challis G.L., Thomson N.R., James K.D., Bateman A. Complete genome sequence of the model actinomycete *Streptomyces coelicolor* A3 (2) // Nature. 2002. V. 417. No. 6885. P. 141–147.

3. Watve M.G., Tickoo R., Jog M.M., Bhole B.D. How many antibiotics are produced by the genus *Streptomyces*? // Arch. Microbiol. 2004. V. 176. P. 386–390.
4. Binnie C., Cossar J.D., Stewart D.I.H. Heterologous biopharmaceutical protein expression in *Streptomyces* // Trends in biotechnology. 1997. V. 15. No. 8. P. 315–320.
5. Schaerlaekens K., Lammertyn E., Geukens N., De Keersmaecker S., Anné J., Van Mellaert L. Comparison of the Sec and Tat secretion pathways for heterologous protein production by *Streptomyces lividans* // Journal of biotechnology. 2004. V. 112. No. 3. P. 279–288.
6. Kaur T., Vasudev A., Sohal S.K., Manhas R.K. Insecticidal and growth inhibitory potential of *Streptomyces hydrogenans* DH16 on major pest of India, *Spodoptera litura* (Fab.) (Lepidoptera: Noctuidae) // BMC microbiology. 2014. V. 14 (1). P. 1.
7. Kekuda T.R. P., Shobha K.S., Onkarappa R. Fascinating diversity and potent biological activities of Actinomycete metabolites // Journal of Pharmacy Research. 2010. V. 3. No. 2. P. 250–256.
8. D'Costa V.M., McGrann K.M., Hughes D.W., Wright G.D. Sampling the antibiotic resistome // Science (New York, NY). 2006. V. 311. No. 5759. P. 374–377.
9. Bhullar K., Waglechner N., Pawlowski A., Koteva K., Banks E. D., Johnston M. D., Wright G. D. Antibiotic resistance is prevalent in an isolated cave microbiome // PloS one. 2012. V. 7. No. 4. P. e34953.
10. Chater K.F., Biró S., Lee K.J., Palmer T., Schrempf H. The complex extracellular biology of *Streptomyces* // FEMS microbiology reviews. 2010. V. 34. No. 2. P. 171–198.
11. Schlatter D.C., Davelos Baines A.L., Xiao K., Kinkel L.L. Resource use of soilborne *Streptomyces* varies with location, phylogeny, and nitrogen amendment // Microbial ecology. 2013. V. 66. No. 4. P. 961–971.
12. Tarkka M., Hampp R. Secondary Metabolites of Soil Streptomycetes in Biotic Interactions // In: Karlovsky P. (Ed.). Secondary Metabolites in Soil Ecology. Soil Biology 14. Berlin – Heidelberg: Springer-Verlag. 2008. P. 107–126.
13. Ashikhmina T.Ya., Tovstik E.V., Ogorodnikova S.Yu., Domnina E.A., Shirokikh I.G. The abundance and diversity of soil actinomycetes in close proximity to the chemical weapons destruction plant “Maradykovsky” // Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya. 2012. No. 4. P. 67–72 (in Russian).
14. Tovstik E.V., Ogorodnikova S.Yu., Domnina E.A., Shirokikh I.G. The Dynamics actinomycetic complexes in soils of forest phytocenoses near the chemical weapons destruction plant “Maradykovsky” // Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya. 2013. No. 4. P. 92–99 (in Russian).
15. The determinant of bacteria, Bergi. 2 t. / Eds. Dzh. Khoul, N. Krig, P. Snit, Dzh. Steyli, S.S. Uillyams. Moskva: Mir, 1997. V. 2. 800 p. (in Russian).
16. Gauze G.F., Preobrazhenskaya T.P., Sveshnikova M.A., Terekhova L.P., Maksimova T.S. The determinant of actinomycetes. The geni Sreptomycetes, Streptoverticillium, Chainia. Moskva: Nauka, 1983. 248 p. (in Russian).
17. Methods of experimental Mycology. Reference book / Pod red. V.I. Bilay. Kiev: Naukova dumka. 1982. 550 p. (in Russian).
18. Libbert E., Risch H. Interactions between plants and epiphytic bacteria regarding their auxin metabolism. V. Isolation and identification of the IAA-producing and destroying bacteria from pea plants // Physiol. Plantarum. 1969. V. 22. P. 51–58.
19. Egorov N.S. The basics of antibiotics. Moskva: Vysshaya shkola. 1979. 485 p. (in Russian).
20. Lakin G.F. Biometry. Moskva: Vysshaya shkola. 1990. 352 p. (in Russian).