

Экологические особенности и биотехнологические возможности почвенных актинобактерий (обзор)

© 2023. Л. Н. Григорян, к. б. н., в. н. с.,
Ю. В. Батаева, к. б. н., доцент, зав. кафедрой,
Астраханский государственный университет им. В. Н. Татищева,
414000, Россия, г. Астрахань, пл. Шаумяна, д. 1,
e-mail: lilyagrigroryan90@gmail.com

Актинобактерии – грамположительные аэробные и факультативно анаэробные бактерии, имеющие тенденцию к образованию ветвящихся гиф, образующих мицелий. Основная их роль заключается в разложении сложных полимеров в почве: лигнина, целлюлозы, хитина, гумусовых веществ; формировании плодородия; продукции антибиотических веществ и других биологически активных соединений. Актинобактерии продуцируют в окружающую среду комплекс вторичных экзометаболитов различного состава с алифатическими, карбоциклическими, гетероциклическими, азотистыми, кислород- и серосодержащими соединениями. Большинство выделенных вторичных метаболитов обладают антибиотическими, антимикробными, противовирусными, гербицидными, инсектицидными свойствами. Биотехнологические возможности почвенных актинобактерий, продуцирующих биологически активные вещества с широким спектром экологического влияния, используются при разработке биопрепаратов полифункционального действия для различных отраслей промышленности. Цель данной работы – анализ экологических особенностей и биотехнологических возможностей почвенных актинобактерий. В обзоре описано распространение актинобактерий в различных типах почв, в том числе с присутствием поллютантов, состав продуцируемых метаболитов, взаимоотношения с другими микроорганизмами, а также биотехнологические свойства и возможность использования актинобактерий для разработки биопрепаратов для агроэкосистем.

Ключевые слова: актинобактерии, почвенные экосистемы, антагонистическая активность, биотехнологический потенциал.

Ecological features and biotechnological possibilities of soil actinobacteria (review)

© 2023. L. N. Grigoryan ORCID: 0000-0002-1132-2043
Yu. V. Bataeva ORCID: 0000-0003-1064-3731
Astrakhan State University name of V. N. Tatishcheva,
1, Shaumyana Square, Astrakhan, Russia, 414000,
e-mail: lilyagrigroryan90@gmail.com

Actinobacteria are gram-positive aerobic and facultative anaerobic bacteria that tend to form branching hyphae capable of developing into mycelium. Their main role is in the decomposition of complex polymers in the soil: lignin, cellulose, chitin, humus substances; fertility formation; production of antibiotic substances; accumulation of biologically active compounds. Actinobacteria secrete into the environment a complex of secondary exometabolites of various compositions with aliphatic, carbocyclic, heterocyclic, nitrogenous, oxygen-containing and sulfur-containing compounds. Most of the isolated secondary metabolites have antibiotic, antimicrobial, antiviral, herbicidal, insecticidal properties. Biotechnological capabilities of soil actinobacteria producing biologically active substances with a wide range of environmental effects are used in the development of multifunctional biologics for various industries. Actinobacteria play a crucial role in optimizing the growing conditions of plants, and therefore there is a natural interest in studying the factors that influence the relationship between actinobacteria and various crops in specific soil conditions. The development of this issue is an important link in the ecological characterization of the soil microbial complex and it will help to develop the theoretical foundations for the targeted regulation of the interactions of actinobacteria with phytopathogenic microorganisms and insect pests. The purpose of this work is to analyze the ecological features and biotechnological capabilities of soil actinobacteria. The review describes the distribution of actinobacteria in various types of soils, including those with the presence of pollutant; the composition of the metabolites produced; relationships with other microorganisms, as well as biotechnological properties and the possibility of using actinobacteria for the development of biological products for agroecosystems.

Keywords: actinobacteria, soil ecosystems, antagonistic activity, biotechnological potential.

Актинобактерии или актиномицеты (*Actinobacteria*) – грамположительные аэробные и факультативно анаэробные бактерии. По современной классификации актинобактерии относятся к домену *Bacteria* филуму *Actinomycetota* [1]. Имеют вид тонких, диаметром от 0,2 до 1,0 мкм и длиной около 2,5 мкм прямых или немного изогнутых палочек с утолщёнными концами. Часто образуют нити длиной до 10–50 мкм. Большинство актинобактерий характеризуется образованием гиф воздушного мицелия, на котором находятся споры [2]. У бактерий р. *Streptomyces* нити мицелия не распадаются на фрагменты и могут образовывать обильный воздушный мицелий с длинными цепочками спор [3].

Актинобактерии вносят свой вклад в глобальный углеродный цикл путём расщепления растительной биомассы. Основная их роль заключается в разложении сложных полимеров в почве: лигнина, целлюлозы, хитина, гумусовых веществ; формировании плодородия, продукции антибиотических веществ, накоплении биологически активных соединений [4].

Актинобактерии являются постоянным компонентом почвенных и ризосферных микробных сообществ. С одной стороны, можно говорить о свойстве спор легко переносить неблагоприятные внешние воздействия, с другой, – о приспособленности мицелия использовать различные источники питания. Однако в исследованиях ризосферной микробиоты актинобактериям уделялось меньше внимание, чем грибам и другим бактериям. Актинобактерии могут играть важную роль в развитии растений, участвуя в снабжении последних элементами питания, витаминами, фитогормонами, защищая их от болезней [5–7].

Актинобактерии продуцируют витамины, гормоны, токсины, ферменты, стимуляторы роста и другие полезные для человека соединения, поэтому являются промышленно и фармацевтически важными организмами [8, 9]. Следует отметить, что именно почвенные актинобактерии экстремальных местообитаний способны продуцировать редкие метаболиты со специфическими свойствами [10]. Следовательно, поиск и исследование свойств и перспектив практического использования почвенных актинобактерий является актуальной задачей.

Цель данной работы – анализ экологических особенностей и биотехнологических возможностей почвенных актинобактерий.

Объекты и методы исследования

Объектом литературного обзора являются почвенные актинобактерии. Для обзора использовали литературные источники (2000–2022 гг.) из архива авторов, а также проведён поиск по следующим ключевым словам: «актинобактерии», «почвенные экосистемы», «метаболиты», «антагонистическая активность», «биотехнологический потенциал» при помощи поисковых систем Яндекс и Google, из научной электронной библиотеки eLIBRARY.RU, PubMed и ведущих иностранных журналов по этой тематике. Найденную информацию анализировали в соответствии с заявленными разделами статьи.

Распространение актинобактерий в почве

Актинобактерии широко распространены в почвах всего земного шара, однако на их качественный и количественный состав значительное влияние оказывает географическое положение местности, тип почвы, влагоёмкость, её химические и физические свойства, окультуренность и другие особенности. В большом количестве актинобактерии распространены в почве благодаря их способности легко приспосабливаться к среде обитания и потреблять органические соединения, недоступные для других микроорганизмов.

Доминирование актинобактерий в почве связано с присутствием полимеров природного и антропогенного происхождения: нефтепродуктов [11], кератина [8], хитина [12] и др. В микрокосмах, загрязнённых углеводородами, по сравнению с ненарушенными системами, отмечалось увеличение доли филума *Actinobacteria*, особенно рода *Galiella* (в образцах, загрязнённых бензином) и рода *Nocardioidea* (в образцах, загрязнённых дизельным топливом) [12]. Внесение азотсодержащего полисахарида хитина в микрокосмы на фоне поллютантов на порядок увеличивало численность популяций метаболически активного микробного сообщества, способствовало оструктурированию почвы и формированию агрономически ценной структуры, а также приводило к снижению количества остаточных нефтепродуктов.

По результатам метабаркодинга в филуме *Actinobacteria* в опытных образцах с углеводородами обнаружены представители как устойчивых, так и чувствительных (семейство *Micromonosporineae*) к нефтезагрязнению

родов [11]. При внесении в почву нефти в микробном сообществе формировалась достаточно специфичная группа метаболически активных представителей, обладающих набором функциональных генов, отвечающих за деструкцию таких труднодоступных соединений, к которым относится нефть.

Определены количественный и качественный составы актинобактерий в урбопочвах промышленной и транспортной зоны г. Воронежа [13]. На основании многолетних исследований городских почв выявлены реакции актинобактерий на антропогенное загрязнение.

Актинобактерии распространены не только в почвах городских и техногенных территорий, но и в экстремальных природных зонах. Плотность популяций этих бактерий в солончаках и засоленных пустынных почвах варьирует от сотен до десятков тысяч колониеобразующих единиц в 1 г в зависимости от типа почвы и горизонта, что на 1–3 порядка меньше, чем в почвах зональных типов [14]. Учитывая тот факт, что засоленные почвы характеризуются, как правило, щелочной реакцией среды, в них можно зафиксировать присутствие не только галофильных, но и алкалофильных актинобактерий. Установлено присутствие в стрептомицетном комплексе засоленных почв умеренно галоалкалофильных стрептомицетов, для оптимального роста которых необходима концентрация хлорида натрия, равная 5%, и pH 8. Исследователями зафиксировано наличие в стрептомицетном комплексе солончаков умеренно галофильных культур, растущих при концентрации в среде хлорида натрия, равной 8% [15]. В пустынных засоленных почвах наблюдалось доминирование галоалкалофильных актинобактерий *Streptomyces pluricilirescens*, *S. prunicolor*. Среди термофильных актинобактерий в пустынных периодически прогреваемых почвах, кроме представителей рода *Streptomyces*, обнаружены такие роды, как *Actinomadura*, *Saccharopolyspora*, *Streptosporangium*. Обнаружена специфичность актиномицетных комплексов на термальных полях в слабо-развитой слоисто-пепловой почве, в которой термофильные формы представлены только родом *Micromonospora*, мезофильные – родом *Microbispora* [15]. Установлено, что численность термотолерантных актиномицетов в почвах пустынных, горных и вулканических районов, нагреваемых до высоких температур, сопоставима или превышает численность мезофильных форм [16].

Актинобактерии являются неотъемлемыми компонентами микробного комплекса торфяных почв. В почвах кислого ряда (типичной торфяной, дерново-подзолистой, таёжного подзола) показано доминирование ацидофильных представителей рода *Micromonospora* [15]. В кислых почвах выявлено присутствие комплекса ацидофильных актинобактерий. В слабощелочных почвах – аллювиальной луговой на карбонатных отложениях и каштановой солонцеватой – комплекса почвенных ацидофильных актинобактерий не обнаружено. Выявлена степень зависимости роста от кислотности среды и содержания соли в среде для алкалофильных, галофильных и галоалкалофильных актинобактерий [17].

Наиболее часто в лесных и горных экологических системах встречаются представители родов *Streptomyces* и *Micromonospora*, где их распространённость достигает 60% [18]. Среди стрептомицетов встречаются виды секции *Cinereus* серии *Violaceus*, *Helvolum Flavus*, серии *Helvolum*, секции *Azureus* серии *Coeruleus*, секции *Roseus* серии *Fuscus*.

В бурых лесных почвах, различающихся по своему географическому положению и биоклиматическим условиям, доминируют по частоте встречаемости (93–100%) и относительному обилию (33–90%) стрептомицеты. К типичным частым видам в бурых лесных почвах отнесены представители рода *Micromonospora*, которые, в зависимости от конкретных экологических условий, могут переходить в разряд доминантов [19].

Исследования [20] показали, что в чернозёмах доминируют *S. violaceamaculatus* (секция *Roseus*), *S. sporoherbeus* (секция *Azureus*), *S. aerionidulus* (секция *Cinereus*), *S. enduracidicus* (секция *Cinereus*) и *S. grisinus* (секция *Cinereus*), а в засоленных почвах – *S. violaceamaculatus* (секция *Roseus*) и *S. aerionidulus* (секция *Cinereus*).

Многочисленными родами бактерий на каменистых образованиях с доступными субстратами в виде соединений магния, хрома и меди, были *Streptomyces*, *Kocuria* и *Arthrobacter*. Все культивируемые бактерии принадлежали к классу Actinobacteria. Они были способны переносить высокие температуры (до 45 °C) и накопление солей, продуцировали ферменты, участвующие в солюбилизации питательных веществ, такие как фосфатаза, амилаза, протеаза, хитиназа и целлюлаза [21].

По данным исследований распространённости и видового разнообразия актинобакте-

рий, культуры рода *Streptomyces* составляют 80–95% от всех актинобактерий, населяющих почву, а среди известных биоактивных микробных вторичных метаболитов подавляющее большинство продуцируется актинобактериями, 80% которых относятся к роду *Streptomyces* [2].

Особенности и синтез метаболитов актинобактерий

Актинобактерии – активные продуценты вторичных метаболитов. Вторичные метаболиты не являются необходимыми элементами для роста и размножения микроорганизма и продуцируются, как правило, в стационарной фазе процесса ферментации или в определенных условиях в экосистеме [22]. Исследователи отмечают, что метаболиты актинобактерий представляют собой многокомпонентные комплексы различных по химическому строению природных соединений – антибиотиков, литических ферментов, аминокислот, терпеноидов, алкалоидов, что затрудняет формирование устойчивости к ним у вредных организмов [23–25]. Данные соединения могут быть использованы в медицине, ветеринарии, защите растений и других областях.

Представители рода *Nocardiosis* синтезируют различные биологически активные соединения, противоопухолевые вещества, индукторы опухолей, токсины и иммуномодуляторы. Они также продуцируют экзоферменты, такие как амилазы, хитиназы, целлюлазы, β -глюканазы, инулиназы, ксиланазы и протеазы, которые эффективны в борьбе с грибными фитопатогенами [26]. Бактерии *N. umidischolae* вырабатывают соединение валиномицин – пептидный антибиотик, повышающий проницаемость мембраны для ионов калия. Тейхоевые кислоты клеточной стенки являются таксономическими маркерами для бактерий р. *Nocardiosis* [27].

Под влиянием стрессовых воздействий актинобактерии способны синтезировать новые антибиотики [3]. Исследовано пигментообразование у штаммов *S. lucensis* ВКПМ Ас-1743 и *S. violaceus* ВКПМ Ас-1734, хранившихся при температуре -12 °С и -18 °С с последующим культивированием культур на гидролизатах крахмала. Интенсивно пигментированный штамм *S. violaceus* ВКПМ Ас-1734 более устойчив к температурным изменениям и устойчив к воздействию кислорода воздуха при глубинной ферментации в интенсивном

режиме воздухообеспечения. Эффект более выражен при культивировании клеток после низкотемпературного хранения, что обусловлено накоплением меланина – сильного антиоксиданта [28].

Результаты воздействия магнитного поля заданных параметров на накопление биомассы и содержание в ней липидных соединений культивируемого на жидкой комплексной среде штамма *S. canosus* CNMN-Ас-02 показали, что процесс восстановления липидообразующей способности после воздействия магнитного поля и пересевов происходит активнее, чем способность к накоплению биомассы этим штаммом при культивировании на жидкой комплексной среде [29].

Штамм *S. albidoflavus* ATCC 25422 обладает высокой ферментативной активностью по отношению к кератину. Данный штамм использовался для создания биосовместимого консорциума по переработке отходов птицефабрик в кормовую добавку для сельскохозяйственных животных [8]. Метаболиты штамма *S. graminofaciens* способны к биоэкстракции меди из электронных отходов [30]. Штамм *S. tsukubensis* ВКМ Ас-2618Д способен синтезировать поликетиды, а именно иммунодепрессант такролимус [31]. Компонентный состав биомассы продуцента авермектинов – *S. avermitilis* включает липиды, белки и полисахаридный комплекс. В составе липидов *S. avermitilis* присутствуют преимущественно насыщенные жирные кислоты (86%), содержание моно- и полиненасыщенных (эссенциальных) жирных кислот одинаково и составляет около 7%. Установлено, что полисахаридный комплекс – муреин штамма *S. avermitilis* имеет полиамфолитную природу и обладает высокими сорбционными свойствами по отношению как к основным, так и к кислотным красителям, что позволяет рекомендовать его к использованию в качестве энтеросорбента [32].

Штаммы *S. castelarensis* FIM 95-F1 и *S. castelarensis* ATCC 15191 продуцируют скопафунгин [33] и камфамицин [34] соответственно. Штамм *S. fradiae* синтезирует фосфомицин [25], *S. septatus* ТН-2 – металлоэндопептидазу [35]. Изучение метаболитов штамма *Streptomyces* sp. с противоопухолевыми, противовирусными и антибактериальными свойствами показало присутствие липстатина, макролидных лактонов, клавулановой кислоты и холестероксидазы [36].

Моэномицин А, синтезируемый стрептомицетами, является мощным антибакте-

риальным препаратом в отношении грамположительных патогенов [37]. Штамм *S. tendae* ВКПМ Ас-1980 – продуцент антибиотика ИНА 5812, который по химическому строению является оригинальным линейно-циклическим гликопептидным соединением, активным в отношении грамположительных патогенов *in vitro* и высокоэффективным в опытах *in vivo* при экспериментальном лечении стафилококкового сепсиса у белых мышей. Штамм *S. tendae* ВКПМ Ас-1980 обладает повышенной антибиотической активностью и при глубинном культивировании накапливает 2500 мкг/мл противобактериального антибиотика [38]. Штамм *Streptomyces* sp. синтезирует β-1,3-глюканазу, в связи с чем может быть эффективным средством биоконтроля чёрной гнили у орхидей [39].

Штамм *S. olivochromogenes* S103, активный в отношении *Candida albicans* (65%), синтезирует 15 летучих органических соединений, в частности, D-лимонен (с 55,81%) [40]. Предполагается, что ингибирующее действие штамма *Streptomyces* sp. strain 2K1 (MT280320) в отношении *F. proliferatum* АС (MT280199), помимо летучих органических соединений (спирты, органические кислоты, меркаптаны и сложные эфиры), определяется присутствием метилгидроксиламина [41]. Штамм *Streptomyces* sp., продуцент летучих цианидов, подавлял развитие *Fusarium oxysporum* и *Rhizoctonia bataticola*, вызывающих болезни сорго [42]. Исследование химического состава метаболитов штамма *S. amritsarensis* V31 выявило в качестве преобладающего соединения 6-амино-5-нитрозопиримидин-2,4-диол. Метаболический комплекс данного штамма подавлял развитие фитопфтороза риса и ингибировал развитие фитопатогенных микромицетов: *R. solani* (7,5–65%), *Alternaria alternata* (5,5–52,7%), *Aspergillus flavus* (8–30,7%), *Sarocladium oryzae* (11–55,5%), *Sclerotinia sclerotiorum* (29,7–40,5%) [43]. Ряд синтезируемых *Streptomyces* spp. метаболитов, включая полиоксин Д, стрептомицин и касугамицин, применяются для обработки вегетирующих растений [44].

Формирование вторичного обмена, отличающегося многоуровневой химической структурой метаболитов, способствует образованию взаимосвязей между отдельными группами микроорганизмов. Следует отметить, что данные метаболиты выполняют функцию аллелохимических агентов, представляя собой вещества, обеспечивающие продуктивное взаимодействие между разными видами.

Положительное и антагонистическое воздействие актинобактерий на микроорганизмы

Сукцессия прокариот в разных типах почв характеризуется доминированием грамотрицательных бактерий на начальных этапах, при этом на последующих этапах преобладают актинобактерии. Способность стрептомицетов создавать ассоциации с водорослями наблюдается в природных альгобактериальных ценозах на выходах карбонатных пород, где стрептомицетам, наряду с водорослями, принадлежит ценозообразующая роль [2, 45].

Актинобактерии нередко выступают антагонистами при взаимодействии с фитопатогенами. Механизмы борьбы актинобактерий с грибными фитопатогенами изучены на генетическом уровне экспрессии функциональных генов, отвечающих за образование хитиназ. Так, бактерии, продуцирующие хитиназы, проявляют антагонизм *in vitro* по отношению к грибам, а хитиназы стрептомицетов ингибируют рост грибов и разрушают их клеточную стенку. Хитиназная активность у актинобактерий коррелирует с повышенной концентрацией хитина в клеточных стенках грибов [46]. Увеличение количества клеток и снижение разнообразия почвенного прокариотического комплекса связано с развитием селективной группы гидролитического комплекса хитиндеградирующих микроорганизмов.

В лабораторных имитационных экспериментах выявлена фунгицидная активность цианобактерий (*Nostoc linckia*, *N. commune* и *Microchaeta tenera*) и стрептомицета *S. luteogriseus* на патогенный микромицет *F. oxysporum*. Оба антагониста оказали существенное влияние на структуру грибной популяции *F. oxysporum*, сдерживая в большей (*N. linckia*) или в меньшей (*S. luteogriseus*) степени рост грибного мицелия в прикорневой зоне проростков пшеницы. Если в ризоплане максимальное подавление мицелиального роста, обладающего наибольшим инфекционным потенциалом, было обусловлено антагонистической активностью цианобактерии *N. linckia*, то в ризосферной почве максимальное ингибирование мицелиального роста гриба отмечено в случае совместного применения культур *N. linckia* и *S. luteogriseus* [46].

Штаммы *S. antimycoticus* 8A13, *S. castelarensis* A4, *S. alfalfae* 6-IZ-12, *S. anulatus* T-2-20, *S. griseolus* 3-IZ-7, *S. flavogriseus* ТК5 могут рассматриваться как перспективные биоконтрольные агенты в отношении вредоносных

грибных фитопатогенов из родов *Fusarium*, *Bipolaris* и *Alternaria*. Широким спектром отличались *S. castelarensis* А4 и *S. antimycoticus* 8А13, ингибируя рост шести тест-культур, с зонами ингибирования от 23 до 44 мм. Наиболее интенсивно оба штамма подавляли рост грибов *B. sorokiniana*, *A. alternata* и *F. avenaceum*. Изоляты *S. alfalfae* 6-IZ-12 и *S. griseolus* 3-IZ-7 из почвы другой климатической зоны (субтропиков), отличались от них, ингибируя только по четыре тест-культуры, и имели качественно иной набор грибных мишеней: наиболее интенсивно подавляли рост *F. oxysporum*, но не угнетали виды *F. proliferatum*, *F. culmorum* и *F. avenaceum*. Штамм *S. flavogriseus* ТК5 был активен в отношении четырёх грибов, но величина зон ингибирования (20–25 мм) значительно уступала аналогичному показателю других стрептомицетов, за исключением *S. anulatus* Т-2-20, который подавлял рост *B. sorokiniana*, *F. culmorum* и *F. avenaceum* с диаметром зон ингибирования от 18 до 25 мм [47].

Ацидофильные стрептомицеты активно подавляли рост фитопатогенных грибов, особенно при росте на подкисленных средах, нейтрофильные стрептомицеты активны в отношении грамположительных бактерий [48]. Из чернозёма выделен штамм *Streptomyces* sp. 89, способный синтезировать полиены и обладающий антагонистическими свойствами по отношению к фитопатогенным грибам и бактериям [9]. Штаммы *S. misionensis* АСТ66 и *S. albidoflavus* АСТ77 являются перспективными агентами биоконтроля фитопатогенов [50]. Штамм *Streptomyces* spp. является эффективным колонизатором растений и способен использовать различные механизмы борьбы с фитопатогенными грибами на злаках [6].

Из почвенного образца выделен штамм *S. geldanamycininus* РСАМ05297 с антагонистической активностью в отношении цианобактерий *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *Nodularia spumigena*, *Planktothrix agardhii*, вызывающих «цветение» водоёмов. Из клеток стрептомицета выделен сырец биоцидных соединений Z374, который, подавляя рост цианобактерий, вызывал снижение содержания микроцистинов в клетках цианобактерий *M. aeruginosa* и *P. agardhii* и снижение концентраций токсинов в среде. Представленная работа является первым сообщением о биоцидной активности почвенной актинобактерии *S. geldanamycininus* в отношении цианобактерий, в связи с чем, сырец биоцидных соединений Z374 можно рассматривать как потенциальный регулятор

массового развития цианобактерий, вызывающих «цветение» воды в водоёмах [51].

Штамм *S. atrovirens* РК288-21, выделенный из ризосферы морских водорослей, синтезирует два антимикробных соединения 2-гидрокси-5-(3-метилбут-2-энил) бензальдегид (В1) и 2-гепта-1,5-диенил-3,6-дигидрокси-5-(3-метилбут-2-энил) бензальдегид (В2), которые активны в отношении *Edwardsiella tarda* и *Streptococcus iniae* [52].

Из кишечников многоножек видов *Nedyopus dawydoffiae* и *Orthomorpha* sp. (класс Diplopoda) и из их кормовых субстратов, представляющих собой растительные остатки, выделены актинобактерии с антимикробной активностью. Выявлена гетерогенность по признаку антибиотикообразования в популяциях *S. pratensis* и *S. termitum* в отношении метициллинрезистентного штамма *Staphylococcus aureus* ИНА 00761 (MRSA) и ванкомицинрезистентного штамма *Leuconostoc mesenteroides* ВКПМ В-4177 (VRLM) [53].

Анализ литературных источников подтверждает сведения о том, что во всём мире учёными интенсивно исследуются актинобактерии – антагонисты, которые не только угнетают фитопатогены в зоне корня, но и вырабатывают антибиотики, поступающие в ткани растений, и делают их более устойчивыми к возбудителям болезней.

Биотехнологические возможности актинобактерий и биопрепараты на их основе для агробиотехнологий

Одним из условий получения высокоэффективных биопрепаратов является наличие активных и стабильных штаммов-продуцентов, поэтому очевидна необходимость знания их биологических особенностей: культурально-морфологических и физиолого-биохимических признаков, изменчивости, жизнеспособности, целевой активности.

На основе актинобактерий производятся биопрепараты, проявляющие антагонистическую активность. Патентный поиск показал ряд штаммов стрептомицетов, перспективных для создания на их основе средств защиты растений: *S. avermitilis* НИЦБ 132 – продуцент авермектинов, эффективный в отношении круглых червей, зудных клещей [54], *S. avermitilis* ССМ 4697 – продуцент авермектинов, оказывающих токсическое действие на клещей [55], *S. chrysomallus* Р-21 действует против грибных и вирусных фитопатогенов [56], *S. globisporus* К-35/15 – используется

для защиты растений от вредных насекомых – фитофагов [57]. *Streptomyces hygroscopicus* subsp. ЦКМ В-4561 обладает фунгицидными, бактерицидными и инсектицидными свойствами [58].

На основе штамма *S. avermitilis* УКМ Ас-2179з разработан инсектицидный биопрепарат Аверком, действующим веществом которого является антибиотик авермектин. Высокая антипаразитарная активность Аверкома в отношении фитонематод *Meloidogyne incognita* и положительное влияние на растения свидетельствуют о перспективности использования данного штамма для производства экологически безопасного полифункционального препарата с нематоцидным и фитостимулирующим действиями [59]. Штамм *S. chrysomallus* Р-21 является продуцентом полифункционального биопрепарата Хризомал, обладающего фунгицидным, фиторегуляторным и антивирусным действием [60].

На основе стрептомицетов разработаны биопрепараты Касугомицин [61] и коммерческий препарат Endorse [62] для защиты риса от фитопатогенных грибов *Pyricularia oryzae* и *Rhizoctonia solani* соответственно. Такие препараты, как Actinovate (*S. lydicus* WYEC 108) и Mycostop (*S. griseoviridis* K61) предназначены для внесения в почву, Micro108 (*S. lydicus* WYEC108) – для обработки семян [63].

Обработка посевов зерновых культур биопрепаратом, изготовленным на основе живых клеток *S. castelarensis* А4, в фазу кущения, привела, по сравнению с контролем без обработки, к снижению степени поражения пшеницы листовой (на 15,2%) и стеблевой (на 1,8%) ржавчинами, септориозом (на 1,7%), ячменя – листовой ржавчиной (на 19,1%) и септориозом (на 1,3%), овса – корневыми гнилями (на 17,4%), листовой (на 4,7%) и корончатой (на 17,4%) ржавчинами и красно-бурой пятнистостью (на 17,5%) [7]. Штамм *S. antimycoticus* 8А1-3 (МТ114717) эффективен в подавлении возбудителей корневых гнилей и фузариозного увядания гороха посевного (*Pisum sativum* L.), *S. castelarensis* А4 (МК784817) – в подавлении аскохитоза данной культуры [64].

Штамм *Streptomyces* sp. А-4 подавляет развитие фитопатогенов, продуцирует ауксины (до 18 мкг/мл), стимулирует рост (увеличение значений высоты побега на 38–66 и длины корней на 23–25%) и колонизирует корни (уровень численности в нестерильной ризосферной почве – 10^5 – 10^6 КОЕ/г) растений. Антифунгальная активность изолята обу-

словлена сочетанием таких механизмов, как ингибирование прорастания грибных спор, лизис мицелия грибов и ограничение развития грибов благодаря летучим соединениям [65].

Из почвенных экосистем Астраханской области с различной солёностью выделены штаммы бактерий *S. carpaticus* RCAM04697, *N. umidischolae* RCAM04882, *N. umidischolae* RCAM04883, оказывающие ингибирующее действие на фитовирусы, а также обладающие высокими фитостимулирующими, инсектоакарицидными, фунгицидными и антиоксидантными свойствами, что делает их перспективными продуцентами для создания биопрепаратов [10, 66, 67].

Предпосевная обработка семян бактериальным препаратом на основе штамма *S. hygroscopicus* А-4 в сочетании с двукратным опрыскиванием травостоя оказала положительное влияние на формирование кормовой массы у клевера лугового (*Trifolium pratense*) сорта Кировский 159 и показала достоверное превышение урожайности [68]. В полевом эксперименте изучено влияние бактериализации штаммом *S. hygroscopicus* А4 семян и растений голозёрного овса на численность микроскопических грибов в ризоплане, поражение овса корневыми гнилями, стеблевой и корончатой ржавчиной, фузариозом метёлки, а также на элементы структуры продуктивности растений. В отличие от химического протравителя, который снижал по сравнению с контролем показатели структуры продуктивности растений, применение биопрепарата на основе *S. hygroscopicus* А4 способствовало повышению массы зерна с растения и массы 1000 зёрен [69].

Следует отметить, что актинобактерии играют важнейшую роль в оптимизации условий произрастания растений, что проявляется в стимуляции их роста, развития и увеличении урожайности. В связи с этим, закономерен интерес к изучению факторов, которые могут оказывать влияние на связь актинобактерий и различных сельскохозяйственных культур в конкретных почвенных условиях. Разработка данного вопроса является важным звеном в экологической характеристике микробного комплекса почвы и поможет развить теоретические основы для целенаправленного регулирования взаимодействий актинобактерий с фитопатогенными микроорганизмами.

Заключение

Расширение сведений об объёме и разнообразии актинобактерий, их месте среди про-

чих микробов, населяющих почву, развивает наши представления о них, как продуцентах специфических биологически активных веществ и вызывает огромный интерес к их исследованию.

Анализ литературных данных показал, что, несмотря на большое количество работ, посвящённых исследованию актинобактерий, экологические свойства и биотехнологические возможности почвенных актинобактерий до конца не изучены и требуют дальнейших комплексных исследований. Учитывая высокую степень полиморфизма актинобактерий, несомненно, важным, с научной и практической точек зрения, представляется исследование естественной изменчивости штаммов-продуцентов. Уровень специфичности и биологической активности актинобактерий определяется химической природой синтезируемых веществ, поэтому важно изучение химического состава активных компонентов метаболитных комплексов, механизмов действия молекулярных структур и генетических детерминант.

Работа выполнена в рамках реализации Программы развития Астраханского государственного университета им. В. Н. Татищева на 2021–2030 годы («Приоритет 2030»).

Литература

- Oren A., Garrity G.M. Valid publication of the names of forty-two phyla of prokaryotes // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2021. V. 5. No. 71 (10). P. 1–7.
- Звягинцев Д.Г., Зенова Г.М. Экология актиномицетов. М.: ГЕОС, 2001. 256 с.
- Лысак В.В. Микробиология. Минск: БГУ, 2007. 426 с.
- Bhatti A.A., Haq S., Bhat R.A. Actinomycetes benefaction role in soil and plant health // *Microbial Pathogenesis*. 2017. V. 111. P. 458–467.
- Чулун Б., Сапармырадов К.А., Алимова Ф.К., Миндубаев А.З. Сравнение показателей фитотоксичности, фунгицидной и бактерицидной активности стрептомицетов из различных местообитаний // *Бутлеровские сообщения*. 2014. Т. 38. № 6. С. 147–152.
- Colombo E.M., Kunova A., Cortesi P., Saracchi M., Pasquali M. Critical assessment of *Streptomyces* spp. able to control toxigenic fusaria in cereals: A literature and patent review // *International Journal of Molecular Sciences*. 2019. V. 20. No. 24. P. 6119–6127.
- Широких И.Г., Бакулина А.В., Назарова Я.И., Широких А.А., Козлова Л.М. Влияние *Streptomyces castelarensis* A4 на заболеваемость и урожайность зерновых культур полевого севооборота // *Микология и фитопатология*. 2020. Т. 54. № 1. С. 59–66.
- Дмитриева А.И., Алексеенко А.В., Белова Д.Д., Пискаева Н.И., Терещук Л.В. Кератиказы *Streptomyces* и *Bacillus*: свойства и направления использования // *Техника и технология пищевых производств*. 2020. Т. 50. № 4. С. 602–615.
- Поляк Ю.М., Сухаревич В.И. Выявление и регуляция антагонистических свойств почвенного актиномицета *Streptomyces* sp. 89 // *Известия Российской академии наук. Серия биологическая*. 2021. № 5. С. 547–555.
- Батаева Ю.В., Григорян Л.Н., Курашов Е.А., Крылова Ю.В., Федорова Е.В., Явид Е.Я., Ходонович В.В., Яковлева Л.В. Изучение метаболитов *Streptomyces carpathicus* RCAM04697 для создания экологически безопасных средств защиты растений // *Теоретическая и прикладная экология*. 2021. № 3. С. 172–178.
- Манучарова Н.А., Ксенофонтова Н.А., Каримов Т.Д., Власова А.П., Зенова Г.М., Степанов А.Л. Изменение филогенетической структуры метаболически активного прокариотного комплекса почв под влиянием нефтяного загрязнения // *Микробиология*. 2020. Т. 89. № 2. С. 222–234.
- Манучарова Н.А., Кутейникова Ю.В., Иванов П.В., Николаева С.К., Трофимов В.Т., Степанов П.Ю., Тяпкина Е.В., Липатов Д.Н., Степанов А.Л. Молекулярный анализ гидролитической прокариотной компоненты почв, загрязнённых нефтепродуктами и восстановленных внесением хитина // *Микробиология*. 2017. Т. 86. С. 373–382.
- Назаренко Н.Н. Адаптивные диапазоны реакции комплекса актиномицетов городских почв // *Агроэкологический вестник: материалы международной научно-практической конференции, посвящённой году экологии в России*. 2017. С. 222–227.
- Зенова Г.М., Оборотов Г.В., Норовсурэн ЫЖ., Федотова А.В., Яковлева Л.В. Галофильные и алкалофильные стрептомицеты засоленных почв // *Почвоведение*. 2007. № 11. С. 1347–1351.
- Зенова Г.М., Манучарова Н.А., Звягинцев Д.Г. Экстремофильные и экстремотолерантные актиномицеты в почвах разных типов // *Почвоведение*. 2011. № 4. С. 457–478.
- Zvyagintsev D.G., Zenova G.M., Oborotov G.V. Moderately haloalkaliphilic actinomycetes in salt-affected soils // *Eurasian Soil Science*. 2009. V. 42. No. 13. P. 1515–1520.
- Селянин В.В., Зенова Г.М., Можарова Н.В., Закалюкина Ю.В., Звягинцев Д.Г. Ацидофильные и алкалофильные актиномицеты в кислых, нейтральных и щелочных почвах // *Почвоведение*. 2005. № 5. С. 590–593.
- Абушова А.Р., Гасанова С.А., Касимзаде М.А. Экологические особенности редких родов актиномицетов в почвах Азербайджана // *Вестник Днепропетровского университета. Биология*. 2010. Т. 2. № 1. С. 3–7.
- Широких И.Г., Назарова Я.И., Широких А.А., Ашихмина Т.Я. Сообщества актиномицетов в бурозёмах лесных экосистем с различным типом климата // *Теоретическая и прикладная экология*. 2018. № 1. С. 80–87.

20. Гришко В.Н., Сыщикова О.В. Структурно-функциональные особенности сообщества актиномицетов в некоторых чернозёмах и засоленных почвах Украины // Почвоведение. 2010. № 2. С. 221–228.
21. Saadouli I., Marasco R., Mejri L., Hamden H., Guerfali M.M., Stathopoulou P., Daffonchio D., Cherif A., Ouzari H.I., Tsiamis G., Mosbah A. Diversity and adaptation properties of actinobacteria associated with Tunisian stone ruins // Front Microbiol. 2022. No. 13. P. 832–997.
22. Базилбеков Б.М., Доолоткелдиева Т.Д. Оптимизация состава питательных сред и технические показатели получения инокулума для производства биопродукта на основе *Streptomyces* бактерий // Наука, новые технологии и инновации Кыргызстана. 2021. № 4. С. 94–98.
23. Waksman S.A., Schatz A., Reynolds D.M. Production of antibiotic substances by actinomycetes // Annals of the New York Academy of Sciences. 2010. V. 1213. No. 1. P. 112–124.
24. Рудакова Н.Н., Алексеева М.Г., Даниленко В.Н. Гены аминокликозидфосфотрансфераз у почвенных бактерий рода *Streptomyces* // Успехи современной биологии. 2020. Т. 140. № 3. С. 211–224.
25. Wang B., Knox H.L., Zhou S., Blaesi E.J., Krebs C., Wang R.X., Booker S.J., Blaszczyk A.J. Stereochemical and mechanistic investigation of the reaction catalyzed by from *Streptomyces fradiae*, a cobalamin-dependent radical s-adenosylmethionine methylase // Biochemistry. 2018. V. 57. No. 33. P. 4972–4984.
26. Bennura T., Ravikumara A., Zinjardea S., Javdekar V. *Nocardioopsis* species: incidence, ecological roles and adaptations // Microbiological Research. 2015. V. 174. P. 33–47.
27. Naumova I.B., Tul'Skaya E.M., Streshinskaya G.M., Kozlova Y.I., Potekhina N.V., Shashkov A.S., Evtushenko L.I., Stackebrandt E. Cell wall teichoic acids: structural diversity, species specificity in the genus *Nocardioopsis*, and chemotaxonomic perspective // FEMS Microbiology Reviews. 2001. V. 25. No. 3. P. 269–284.
28. Принцева А.А., Шарова Н.Ю., Выборнова Т.В. Влияние низкой температуры хранения на пигментообразование штаммов актиномицетов *Streptomyces lucensis* и *Streptomyces violaceus* // Евразийское Научное Объединение. 2018. № 12–3 (46). С. 160–162.
29. Бурцева С.А., Бырса М.Н., Чеботарь В.И., Шибаева И.И., Шибаев А.Ю., Сидоренко А.С. Влияние магнитного поля на накопление биомассы и содержание в ней липидов у *Streptomyces canosus* CNMN-AC-02, культивируемого на жидкой среде // Химическая физика и мезоскопия. 2020. Т. 22. № 3. С. 289–298.
30. El-Badry M.T., Abdel-Fatah Y., Ibrahim I.A., Abdel-Halim S., Sharada H. Role of *Actinomyces* sp. in bio-extraction of copper from electronic waste // Bio-interface Research in Applied Chemistry. 2022. V. 12. No. 5. P. 6723–6740.
31. Пошехонцева В.Ю., Фокина В.В., Тарлачков С.В., Мачулин А.В., Шутов А.А., Донова М.В. *Streptomyces tsukubensis* ВКМ Ас-2618Д – эффективный продуцент такролимуса // Биотехнология. 2021. № 1 (37). С. 26–36.
32. Бровко О.С., Жильцов Д.В., Ивахнов А.Д., Богданов М.В. *Streptomyces avermitilis*: компонентный состав, свойства // Химия растительного сырья. 2020. № 1. С. 57–66.
33. Fei P., Yang X., Lu-jie C., Hong J., Yun-Yang L. Antifungal antibiotic S1 produced by *Streptomyces castelarensis* FIM95-F1 // Natural Product Research and Development. 2011. V. 23. No. 5. P. 809–814.
34. Kumar Y., Goodfellow M. Five new members of the *Streptomyces violaceusniger* 16S rRNA gene clade: *Streptomyces castelarensis* sp. NOV., *Streptomyces himastatinicus* sp. NOV., *Streptomyces mordarskii* sp. NOV., *Streptomyces rapamycinicus* sp. NOV. and *Streptomyces ruanii* sp. NOV. // Int. J. Systematic Evol. Microbiol. 2008. V. 58. No. 6. P. 1369–1378.
35. Hatanaka T., Yoshiko Uesugi JA, Iwabuchi M. Purification, characterization cloning, and sequencing of metalloendopeptidase from *Streptomyces septatus* TH-2 // Archives of Biochemistry and Biophysics. 2005. V. 434. No. 2. P. 289–298.
36. Khushbo O., Kumar P., Dubey K.K., Usmani Z., Sharma M., Gupta V.K. Biotechnological and industrial applications of streptomyces metabolites // Biofuels, Bioproducts and Biorefining. 2021. No. 1. P. 244–264.
37. Marakasova K.S., Ostash B.O., Fedorenko V.O. Negative regulation of moenomycin a biosynthesis in *Streptomyces ghanaensis* ATCC14672 // Micrology and Biotechnology. 2009. V. 3. No. 7. P. 36–39.
38. Лапчинская О.А., Катруха Г.С., Погожева В.В., Филичева В.А., Харитоновна Л.А., Лапчинская М.Ю., Яковенко А.Н., Орлова Г.И., Куляева В.В., Пономаренко В.И., Тюрин А.П., Коршун В.А. Штамм *Streptomyces tendae* – продуцент противобактериального антибиотика ИНА 5812 // Патент RU 2710733. Заявление: 2019120387, 01.07.2019. Дата публикации: 10.01.2020. Бюлл. 1.
39. Sakdapetsiri C., Fukuta Y., Aramsirirujivet Y., Shirasaka N., Tokuyama S., Kitpreechavanich V. Solid state fermentation, storage and viability of *Streptomyces similanensis* 9X166 using agro-industrial substrates against *Phytophthora palmivora*: induced black rot disease in orchids // Biocontrol Science & Technology. 2019. V. 29. No. 3. P. 276–292.
40. Ayed A., Ben Slimene I., Chaouachi M., Mankai H., karkouch I., Djebali N., Elkahoui S., Tabbene O., Limam F., Kalai-Grami L. Antifungal activity of volatile organic compounds from *Streptomyces* sp. strain S97 against *Botrytis cinerea* // Biocontrol Science and Technology. 2021. V. 31. No. 12. P. 1330–1348.
41. Петухов Д.В., Товстик Е.В., Бакулина А.В., Сазанова М.Л., Бурков А.А. Почвенный штамм *Streptomyces* sp. 2K1: филогенетическое положение, влияние на рост гриба *Fusarium proliferatum* // Теоретическая и прикладная экология. 2020. № 2. С. 111–116.

42. Gopalakrishnan S., Pande S., Sharma M., Humayun P., Kiran B.K., Sandeep D., Rupela O. Evaluation of actinomycete isolates obtained from herbal vermicompost for the biological control of *Fusarium* wilt of chickpea // Crop. Prot. 2011. V. 30. No. 8. P. 1070–1078.
43. Shahid M., Singh B.N., Verma S., Choudhary P., Das S., Chakdar H., Murugan K., Goswami S.K., Saxena A.K. Bioactive antifungal metabolites produced by *Streptomyces amritsarensis* V31 help to control diverse phytopathogenic fungi // Brazilian Journal of Microbiology. 2021. V. 52. No. 4. P. 1687–1699.
44. Hamed J., Mohammadipناه F. Biotechnological application and taxonomical distribution of plant growth promoting actinobacteria // J. Industrial Microbiol. Biotechnol. 2015. V. 42. No. 2. P. 157–171.
45. Зенова Г.М., Лобакова Е.С., Широких И.Г., Иванова Е.А. Актиномицеты – ассоциативные компоненты цианобактериальных сообществ и симбиозов // Теоретическая и прикладная экология. 2013. № 2. С. 11–20.
46. Manucharova N.A., Kuteinikova Yu.V., Ivanov P.V., Nikolaeva S.K., Trofimov V.T., Stepanov P.Yu., Tyapkina E.V., Lipatov D.N., Stepanov A.L. Molecular analysis of the hydrolytic component of petroleum contaminated soils and of soils remediated with chitin // Microbiology. 2017. V. 68. No. 3. P. 395–402.
47. Domracheva L.I., Shirokikh I.G., Fokina A.I. Anti-fusarium activity of cyanobacteria and actinomycetes in soil and rhizosphere // Microbiology. 2010. V. 79. No. 6. P. 871–876.
48. Широких И.Г., Назарова Я.И., Бакулина А.В., Абубакирова Р.И. Новые штаммы стрептомицетов как перспективные биофунгициды // Теоретическая и прикладная экология. 2021. № 1. С. 172–180.
49. Закалюкина Ю.В., Зенова Г.М. Антагонистические свойства почвенных ацидофильных актиномицетов // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. 2007. № 4. С. 402–405.
50. Pylro V.S., Dias A.F., Andreote C.F., Andreote F.D., Mello D.E., Varani A., Figueiredo D.E., Ribeiro I.A., Kitano I.T., Almeida D.E., Bernardo E.R. Draft genomic sequences of *Streptomyces misionensis* ACT66 and *Streptomyces albidoflavus* act77, bacteria with potential application for phytopathogen biocontrol // Microbiology Resource Announcements. 2019. V. 8. No. 36. P. 118–125.
51. Зайцева Т.Б., Сафронова В.И., Медведева Н.Г. *Streptomyces geldanamycininus* Z374 – новый штамм с биоцидной активностью в отношении цианобактерий // Теоретическая и прикладная экология. 2022. № 1. С. 159–166.
52. Cho J.Y., Kim M.S. Antibacterial benzaldehydes produced by seaweed-derived *Streptomyces atrovirens* PK288-21 // Fisheries Science. 2012. V. 78. No. 5. P. 1065–1073.
53. Efimenko T.A., Malanicheva I.A., Vasil'eva B.F., Glukhova A.A., Sumarukova I.G., Boikova Yu.V., Malkina N.D., Terekhova L.P., Efremenkova O.V. Antibiotic activity of bacterial endobionts of basidiomycete fruit bodies // Microbiology. 2016. V. 85. P. 740–747.
54. Даниленко В.Н. Штамм *Streptomyces avermitilis* НИЦБ 132 – продуцент авермектинов // Патент RU 2147320. Заявление: 99119946/13, 22.09.1999. Дата публикации: 10.04.2000. Бюлл. 20.
55. Мосин В.А., Кругляк Е.Б., Березкина Н.Е., Новик Т.С., Дриняев В.А. Штамм актиномицета *Streptomyces avermitilis* ССМ 4697 – продуцент авермектинов // Патент RU № 2156301. Заявление: 98110940/13, 09.06.1998. Дата публикации: 20.09.2000. Бюлл. 22.
56. Новикова И.И., Бойкова И.В. Штамм актиномицета *Streptomyces chrysomallus* P-21 для получения биопрепарата полифункционального действия // Патент RU № 2226214. Заявление: 2002117842/13, 02.07.2002. Дата публикации: 27.03.2004. Бюлл. 19.
57. Ермолова В.П., Самоукина Г.В., Гришечкина С.Д., Сафронова В.И., Оследкин Ю.С., Романова Т.А. Штамм *Streptomyces globisporus* K-35/15 в качестве средства для защиты растений от вредных насекомых – фитофагов // Патент RU № 2630661. Заявление: 2016145887, 22.11.2016. Дата публикации: 09.11.2017. Бюлл. 23.
58. Галкина Н.Н., Бесаева С.Г., Асланян Е.М., Лиховидов В.Е. Штамм актиномицета *Streptomyces hygroscopicus* Sub sp. ЦКМ В-4561, обладающий фунгицидными, бактерицидными и инсектицидными свойствами // Патент RU № 2243259. Заявление: 2002129235/13, 01.11.2002. Дата публикации: 27.12.2004. Бюлл. 18.
59. Белявская Л., Галаган Т., Болтовская Е., Козырицкая В., Валагурова Е., Сигарева Д., Иутинская Г. Антинематодные свойства *Streptomyces avermitilis* УКМ АС-2179 и его авермектинового комплекса – аверкома // Stiinta Agricola. 2009. № 1. С. 29–33.
60. Новикова И.И., Бойкова И.В., Шенин Ю.Д. Биологические особенности и компонентный состав активного комплекса штамма *Streptomyces chrysomallus* P-21 – антагониста фитопатогенных грибов // Вестник защиты растений. 2006. № 3. С. 13–21.
61. Law J.W.F., Ser H.L., Khan T.M., Chuah L.H., Pusparajah P., Chan K.G., Lee L.H. The potential of *Streptomyces* as biocontrol agents against the rice blast fungus, *Magnaporthe oryzae* (*Pyricularia oryzae*) // Front. Microbiol. 2017. V. 8. No. 3. P. 1–8.
62. Dernoeden P.H. Polyoxin D (Endorse) – a new fungicide for brown patch and large patch control, Turfax // The international newsletter about current developments in turf grass. 2001. V. 9. P. 6–7.
63. Owen D., Williams A.P., Griffith G.W., Withers P.J. Use of commercial bio-inoculants to increase agricultural production through improved phosphorous acquisition // Appl. Soil Ecol. 2015. V. 86. P. 41–54.
64. Широких И.Г., Лыскова И.В., Назарова Я.И., Градобоева Т.П., Боков Н.А., Абубакирова Р.И. Местные штаммы стрептомицетов в защите гороха (*Pisum*

sativum L.) от вредоносных инфекций // Теоретическая и прикладная экология. 2022. № 2. С. 173–182.

65. Рябова О.В. PGPR-свойства ризосферного изолята *Streptomyces* sp. A-4 // Таврический вестник аграрной науки. Симферополь. 2019. № 4 (20). С. 96–110.

66. Григорян Л.Н., Батаева Ю.В., Шляхов В.А., Держинская И.С. Штамм *Streptomyces carpaticus* для защиты от насекомых-вредителей, грибных, вирусных болезней и стимуляции роста томатов // Патент RU № 2695157. Заявление: 2018113688, 13.04.2018. Дата публикации: 22.07.2019. Бюл. № 21.

67. Григорян Л.Н., Батаева Ю.В., Шляхов В.А., Магзанова Д.К., Баймухамбетова А.С. Фитотоксичность и инсектоакарицидная активность актиномицетов, выделенных из засоленных почв аридной территории // Юг России: экология, развитие. 2020. Т. 15. № 2. С. 103–112.

68. Арзамасова Е.Г., Грипась М.Н., Попова Е.В. Влияние штамма *Streptomyces hygroscopicus* A-4 на кормовую продуктивность и поражение корневыми гнилями клевера лугового // Владимирский земледелец. 2015. № 3–4 (73–74). С. 31–33.

69. Широких И.Г., Баталова Г.А., Рябова О.В., Русакова И.И. Эффекты интродукции *Streptomyces hygroscopicus* A4 в фитосферу голозерного овса // Зерновое хозяйство России. 2013. № 3. С. 52–56.

References

1. Oren A., Garrity G.M. Valid publication of the names of forty-two phyla of prokaryotes // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2021. V. 5. No. 71 (10). P. 1–7. doi: 10.1099/ijsem.0.005056

2. Zvyagintsev D.G., Zenova G.M. Ecology of actinomycetes. Moskva: GEOS, 2001. 256 p. (in Russian).

3. Lysak V.V. Microbiology. Minsk: BGU, 2007. 426 p. (in Russian).

4. Bhatti A.A., Haq S., Bhat R.A. Actinomycetes benefaction role in soil and plant health // Microbial Pathogenesis. 2017. V. 111. P. 458–467. doi: 10.1016/j.micpath.2017.09.036

5. Chuluun B., Saparmyradov K.A., Alimova F.K., Mindubaev A.Z. Comparison of indicators of phytotoxicity, fungicidal and bactericidal activity of streptomycetes from different habitats // Butlerovskie soobshcheniya. 2014. V. 38. No. 6. P. 147–152 (in Russian).

6. Colombo E.M., Kunova A., Cortesi P., Saracchi M., Pasquali M. Critical assessment of *Streptomyces* spp. able to control toxigenic fusaria in cereals: A literature and patent review // International journal of molecular sciences. 2019. V. 20. No. 24. P. 6119–6127. doi: 10.3390/ijms20246119

7. Shirokikh I.G., Bakulina A.V., Nazarova Ya.I., Shirokikh A.A., Kozlova L.M. Influence of *Streptomyces castelarensis* A4 on the incidence and yield of grain crops in a field crop rotation // Mikologiya i fitopatologiya. 2020. V. 54. No. 1. P. 59–66 (in Russian). doi: 10.31857/S0026364820010080

8. Dmitrieva A.I., Alekseenko A.V., Belova D.D., Piskaeva N.I., Tereshchuk L.V. *Streptomyces* and *Bacillus* keratinases: properties and uses // Tekhnika i texnologiya pishhevykh proizvodstv. 2020. V. 50. No. 4. P. 602–615 (in Russian). doi: 10.21603/2074-9414-2020-4-602-615

9. Polyak Yu.M., Sukharevich V.I. Identification and regulation of antagonistic properties of soil actinomycete *Streptomyces* sp. 89 // Izvestiya Rossiyskoy akademii nauk. Seriya biologicheskaya. 2021. No. 5. P. 547–555 (in Russian). doi: 10.31857/S1026347021050127

10. Bataeva Yu.V., Grigoryan L.N., Kurashov E.A., Krylova Yu.V., Fedorova E.V., Yavid E.Ya., Khodonovich V.V., Yakovleva L.V. Study of metabolites of *Streptomyces carpaticus* RCAM04697 to create environmentally friendly plant protection products // Theoretical and Applied Ecology. 2021. No. 3. P. 172–178 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2021-3-172-178

11. Manucharova N.A., Ksenofontova N.A., Karimov T.D., Vlasova A.P., Zenova G.M., Stepanov A.L. Changes in the phylogenetic structure of the metabolically active prokaryotic complex of soils under the influence of oil pollution // Mikrobiologiya. 2020. V. 89. No. 2. P. 222–234 (in Russian). doi: 10.31857/S0026365620020093

12. Manucharova N.A., Kuteinikova Yu.V., Ivanov P.V., Nikolaeva S.K., Trofimov V.T., Stepanov P.Yu., Tyapkina E.V., Lipatov D.N., Stepanov A.L. Molecular analysis of the hydrolytic prokaryotic component of soils contaminated with oil products and restored by the application of chitin // Mikrobiologiya. 2017. V. 86. P. 373–382 (in Russian). doi: 10.7868/S0026365617030119

13. Nazarenko N.N. Adaptive reaction ranges of the complex of actinomycetes in urban soils // Agroekologicheskij Vestnik: Materialy mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferencii, posvyashhennoy godu ekologii v Rossii. 2017. P. 222–227 (in Russian).

14. Zenova G.M., Oborotov G.V., Norovsuren Zh., Fedotova A.V., Yakovleva L.V. Halophilic and alkaliphilic streptomycetes of saline soils // Pochvovedenie. 2007. No. 11. P. 1347–1351 (in Russian).

15. Zenova G.M., Manucharova N.A., Zvyagintsev D.G. Extremophilic and extremely tolerant actinomycetes in soils of different types // Pochvovedenie. 2011. No. 4. P. 457–478 (in Russian). doi: 10.19047/013616942019100159189

16. Zvyagintsev D.G., Zenova G.M., Oborotov G.V. Moderately haloalkaliphilic actinomycetes in salt-affected soils // Eurasian Soil Science. 2009. V. 42. No. 13. P. 1515–1520. doi: 10.1134/S1064229309130122

17. Selyanin V.V., Zenova G.M., Mozharova N.V., Zakalyukina Yu.V., Zvyagintsev D.G. Acidophilic and alkaliphilic actinomycetes in acidic, neutral and alkaline soils // Pochvovedenie. 2005. No. 5. P. 590–593 (in Russian).

18. Abushova A.R., Gasanova S.A., Kasimzade M.A. Ecological features of rare genera of actinomycetes in the soils of Azerbaijan // Vestnik Dnepropetrovskogo universiteta. Biologiya. 2010. V. 2. No. 1. P. 3–7 (in Russian).

19. Shirokikh I.G., Nazarova Ya.I., Shirokikh A.A., Ashikhmina T.Ya. Communities of actinomycetes in burzoms of forest ecosystems with different types of climate // Theoretical and Applied Ecology. 2018. No. 1. P. 80–87 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2018-1-080-087
20. Grishko V.N., Syshchikova O.V. Structural and functional features of the actinomycete community in some chernozems and saline soils of Ukraine // Pochvovedenie. 2010. No. 2. P. 221–228 (in Russian).
21. Saadouli I., Marasco R., Mejri L., Hamden H., Guerfali M.M., Stathopoulou P., Daffonchio D., Cherif A., Ouzari H.I., Tsiamis G., Mosbah A. Diversity and adaptation properties of actinobacteria associated with Tunisian stone ruins // Front Microbiol. 2022. No. 13. P. 832–997. doi: 10.3389/fmicb.2022.997832
22. Bazilbekov B.M., Doolotkeldieva T.D. Optimization of the composition of nutrient media and technical indicators of obtaining an inoculum for the production of a bioproduct based on *Streptomyces* bacteria // Nauka, novye tekhnologii i innovacii Kyrgyzstana. 2021. No. 4. P. 94–98 (in Russian). doi: 10.26104/NNTIK.2019.45.557
23. Waksman S.A., Schatz A., Reynolds D.M. Production of antibiotic substances by actinomycetes // Annals of the New York Academy of Sciences. 2010. V. 1213. No. 1. P. 112–124. doi: 10.1111/j.1749-6632.2010.05861.x
24. Rudakova N.N., Alekseeva M.G., Danilenko V.N. Genes of aminoglycoside phosphotransferases in soil bacteria of the genus *Streptomyces* // Uspekhi sovremennoy biologii. 2020. V. 140. No. 3. P. 211–224 (in Russian). doi: 10.31857/S0042132420020064
25. Wang B., Knox H.L., Zhou S., Blaesi E.J., Krebs C., Wang R.X., Booker S.J., Blaszczyk A.J. Stereochemical and mechanistic investigation of the reaction catalyzed by from *Streptomyces fradiae*, a cobalamin-dependent radical s-adenosylmethionine methylase // Biochemistry. 2018. No. 57. No. 33. P. 4972–4984. doi: 10.1021/acs.biochem.8b00693
26. Bennura T., Ravikumara A., Zinjardea S., Javdekar V. *Nocardiosis* species: incidence, ecological roles and adaptations // Microbiological Research. 2015. No. 174. P. 33–47. doi: 10.1016/j.micres.2015.03.010
27. Naumova I.B., Tul'skaya E.M., Streshinskaya G.M., Kozlova Y.I., Potekhina N.V., Shashkov A.S., Evtushenko L.I., Stackebrandt E. Cell wall teichoic acids: structural diversity, species specificity in the genus *Nocardiosis*, and chemotaxonomic perspective // FEMS Microbiology Reviews. 2001. V. 25. No. 3. P. 269–284. doi: 10.1111/j.1574-6976.2001.tb00578.x
28. Princeva A.A., Sharova N.Yu., Vybornova T.V. Effect of low storage temperature on pigment formation of actinomycete strains *Streptomyces lucensis* and *Streptomyces violaceus* // Evraziyskoe Nauchnoe Obedinenie. 2018. No. 12–3 (46). P. 160–162 (in Russian).
29. Burtseva S.A., Byrsa M.N., Chebotar V.I., Shibaeva I.I., Shibaev A.Yu., Sidorenko A.S. Effect of a magnetic field on biomass accumulation and lipid content in *Streptomyces canosus* CNMN-AC-02 cultivated on a liquid medium // Himicheskaya fizika i mezoskopiya. 2020. V. 22. No. 3. P. 289–298 (in Russian). doi: 10.15350/17270529.2020.3.28
30. El-Badry M.T., Abdel-Fatah Y., Ibrahim I.A., Abdel-Halim S., Sharada H. Role of *Actinomyces* sp. in bio-extraction of copper from electronic waste // Biointerface Research in Applied Chemistry. 2022. V. 12. No. 5. P. 6723–6740. doi: 10.33263/BRIAC125.67236740
31. Poshekhontseva V.Yu., Fokina V.V., Tarlachkov S.V., Machulin A.V., Shutov A.A., Donova M.V. *Streptomyces tsukubensis* VKM Ac-2618D is an effective tacrolimus producer // Biotekhnologiya. 2021. No. 1 (37). P. 26–36 (in Russian). doi: 10.21519/0234-2758-2021-37-1-26-36
32. Brovko O.S., Zhiltsov D.V., Ivakhnov A.D., Bogdanov M.V. *Streptomyces avermitilis*: composition, properties // Himiya rastitelnogo syrya. 2020. No. 1. P. 57–66 (in Russian). doi: 10.14258/jcprm.2020015500
33. Fei P., Yang X., Lu-jie C., Hong J., Yun-Yang L. Antifungal antibiotic S1 produced by *Streptomyces castelarensis* FIM95-F1 // Natural product research and development. 2011. V. 23. No. 5. P. 809–814.
34. Kumar Y., Goodfellow M. Five new members of the *Streptomyces violaceusniger* 16S rRNA gene clade: *Streptomyces castelarensis* sp. NOV., comb. nov., *Streptomyces himastatinicus* sp. NOV., *Streptomyces mordarskii* sp. NOV., *Streptomyces rapamycinicus* sp. NOV. and *Streptomyces ruanii* sp. NOV. // Int. J. Systematic Evol. Microbiol. 2008. V. 58. No. 6. P. 1369–1378. doi: 10.1099/ijs.0.65408-0
35. Hatanaka T., Yoshiko Uesugi JA, Iwabuchi M. Purification, characterization cloning, and sequencing of metalloendopeptidase from *Streptomyces septatus* TH-2 // Archives of Biochemistry and Biophysics. 2005. V. 434. No. 2. P. 289–298. doi: 10.1016/j.abb.2004.11.018
36. Khushbo O., Kumar P., Dubey K.K., Usmani Z., Sharma M., Gupta V.K. Biotechnological and industrial applications of *Streptomyces* metabolites // Biofuels, Bioproducts and Biorefining. 2021. No. 1. P. 244–264. doi: 10.1002/bbb.2294
37. Marakasova K.S., Ostash B.O., Fedorenko V.O. Negative regulation of moenomycin a biosynthesis in *Streptomyces ghanaensis* ATCC14672 // Micrology and Biotechnology. 2009. V. 3. No. 7. P. 36–39. doi: 10.3390/microorganisms9020284
38. Lapchinskaya O.A., Katrukha G.S., Pogozheva V.V., Filicheva V.A., Kharitonova L.A., Lapchinskaya M.Yu., Yakovenko A.N., Orlova G.I., Kulyaeva V.V., Ponomarenko V.I., Tyurin A.P., Korshun V.A. Strain *Streptomyces tendae* – producer of antibacterial antibiotic INA 5812 // Patent RU 2710733. Application: 2019120387, 01.07.2019. Date of publication: 10.01.2020. Bull. 1 (in Russian).
39. Sakdapetsiri C., Fukuta Y., Aramsirirujivet Y., Shirasaka N., Tokuyama S., Kitpreechavanich V. Solid state fermentation, storage and viability of *Streptomyces similanensis* 9X166 using agro-industrial substrates against *Phytophthora palmivora*: induced black rot disease

- in orchids // *Biocontrol Science & Technology*. 2019. V. 29. No. 3. P. 276–292. doi: 10.1080/09583157.2018.1553027
40. Ayed A., Ben Slimene I., Chaouachi M., Mankai H., Karkouch I., Djebali N., Elkahoui S., Tabbene O., Limmam F., Kalai-Grami L. Antifungal activity of volatile organic compounds from *Streptomyces* sp. strain S97 against *Botrytis cinerea* // *Biocontrol Science and Technology*. 2021. V. 31. No. 12. P. 1330–1348. doi: 10.1080/09583157.2021.1947982
41. Petukhov D.V., Tovstik E.V., Bakulina A.V., Sazanova M.L., Burkov A.A. Soil *Streptomyces* sp. strain 2K1: phylogenetic position, effect on *Fusarium proliferatum* growth // *Theoretical and Applied Ecology*. 2020. No. 2. P. 111–116. doi: 10.25750/1995-4301-2020-2-111-116
42. Gopalakrishnan S., Pande S., Sharma M., Humayun P., Kiran B.K., Sandeep D., Rupela O. Evaluation of actinomycete isolates obtained from herbal vermicompost for the biological control of *Fusarium* wilt of chickpea // *Crop. Prot.* 2011. V. 30. No. 8. P. 1070–1078. doi: 10.1016/j.cropro.2011.03.006
43. Shahid M., Singh B.N., Verma S., Choudhary P., Das S., Chakdar H., Murugan K., Goswami S.K., Saxena A.K. Bioactive antifungal metabolites produced by *Streptomyces amritsarensis* V31 help to control diverse phytopathogenic fungi // *Brazilian Journal of Microbiology*. 2021. V. 52. No. 4. P. 1687–1699. doi: 10.1007/s42770-021-00625-w
44. Hamedi J., Mohammadipanah F. Biotechnological application and taxonomical distribution of plant growth promoting actinobacteria // *J. Industrial Microbiol. Biotechnol.* 2015. V. 42. No. 2. P. 157–171. doi: 10.1007/s10295-014-1537-x
45. Zenova G.M., Lobakova E.S., Shirokikh I.G., Ivanova E.A. Actinomycetes as associative components of cyanobacterial communities and symbioses // *Theoretical and Applied Ecology*. 2013. No. 2. P. 11–20 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2013-2-011-020
46. Manucharova N.A., Kuteinikova Yu.V., Ivanov P.V., Nikolaeva S.K., Trofimov V.T., Stepanov P.Yu., Tyapkina E.V., Lipatov D.N., Stepanov A.L. Molecular analysis of the hydrolytic component of petroleum contaminated soils and of soils remediated with chitin // *Microbiology*. 2017. V. 68. No. 3. P. 395–402. doi: 10.1134/S0026261717030092
47. Domracheva L.I., Shirokikh I.G., Fokina A.I. Anti-fusarium activity of cyanobacteria and actinomycetes in soil and rhizosphere // *Microbiology*. 2010. V. 79. No. 6. P. 871–876. doi: 10.25750/1995-4301-2022-2-006-014
48. Shirokikh I.G., Nazarova Ya.I., Bakulina A.V., Abubakirova R.I. New strains of streptomycetes as promising biofungicides // *Theoretical and Applied Ecology*. 2021. No. 1. P. 172–180 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2022-1-117-180
49. Zakalyukina Yu.V., Zenova G.M. Antagonistic properties of soil acidophilic actinomycetes // *Izvestiya Rossiyskoy akademii nauk. Seriya biologicheskaya*. 2007. No. 4. P. 402–405 (in Russian).
50. Pylro V.S., Dias A.F., Andreote C.F., Andreote F.D., Mello D.E., Varani A., Figueiredo D.E., Ribeiro I.A., Kitano I.T., Almeida D.E., Bernardo E.R. Draft genomic sequences of *Streptomyces misionensis* ACT66 and *Streptomyces albidoflavus* ACT77, bacteria with potential application for phytopathogen biocontrol // *Microbiology Resource Announcements*. 2019. V. 8. No. 36. P. 118–125. doi: 10.1128/MRA.0094919
51. Zaitseva T.B., Safronova V.I., Medvedeva N.G. *Streptomyces geldanamycininus* Z374 – a new strain with biocidal activity against cyanobacteria // *Theoretical and Applied Ecology*. 2022. No. 1. P. 159–166 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2022-1-159-166
52. Cho J.Y., Kim M.S. Antibacterial benzaldehydes produced by seaweed-derived *Streptomyces atrovirens* PK288-21 // *Fisheries Science*. 2012. V. 78. No. 5. P. 1065–1073. doi: 10.1007/s12562-012-0531-3
53. Efimenko T.A., Malanicheva I.A., Vasil'eva B.F., Glukhova A.A., Sumarukova I.G., Boikova Yu.V., Malkina N.D., Terekhova L.P., Efremenkova O.V. Antibiotic activity of bacterial endobionts of basidiomycete fruit bodies // *Microbiology*. 2016. V. 85. P. 740–747. doi: 10.7868/S0026365616060082
54. Danilenko V.N. Strain *Streptomyces avermitilis* NICB 132 – producer of avermectins // Patent RU 2147320. Application: 99119946/13, 22.09.1999. Date of publication 10.04.2000. Bull. 20 (in Russian).
55. Mosin V.A., Kruglyak E.B., Berezkina N.E., Novik T.S., Drinyayev V.A. Actinomycete strain *Streptomyces avermitilis* CCM 4697 – producer of avermectins // Patent RU No. 2156301. Application: 98110940/13, 09.06.1998. Date of publication: 20.09.2000. Bull. 22 (in Russian).
56. Novikova I.I., Boikova I.V. Strain of actinomycete *Streptomyces chrysomallus* P-21 for obtaining a biological product of polyfunctional action // Patent RU No. 2226214. Application: 2002117842/13, 02.07.2002. Date of publication: 27.03.2004. Bull. 19 (in Russian).
57. Ermolova V.P., Samoukina G.V., Grishechkina S.D., Safronova V.I., Osledkin Yu.S., Romanova T.A. Strain *Streptomyces globisporus* K-35/15 as a means for protecting plants from harmful insects – phytophages // Patent RU No. 2630661. Application: 2016145887, 22.11.2016. Date of publication: 09.11.2017. Bull. 23 (in Russian).
58. Galkina N.N., Besaeva S.G., Aslanyan E.M., Likhovidov E.V. Strain of actinomycete *Streptomyces avermitilis* CCM 4697 – producer of avermectins // Patent RU No. 2156301. Application: 2002129235/13, 01.11.2002. Date of publication: 27.12.2004. Bull. 22 (in Russian).
59. Belyavskaya L., Galagan T., Boltovskaya E., Kozyrtskaya V., Valagurova E., Sigareva D., Iutinskaya G. Antinematode properties of *Streptomyces avermitilis* UKM AS-2179 and its avermectin complex – avercom // *Stiinta Agricola*. 2009. No. 1. P. 29–33 (in Russian).
60. Novikova I.I., Boikova I.V., Shenin Yu.D. Biological features and component composition of the active complex of the *Streptomyces chrysomallus* P-21 strain, an

antagonist of phytopathogenic fungi // Vestnik zashhity rasteniy. 2006. No. 3. P. 13–21 (in Russian).

61. Law J.W.F., Ser H.L., Khan T.M., Chuah L.H., Pusparajah P., Chan K.G., Lee L.H. The potential of *Streptomyces* as biocontrol agents against the rice blast fungus, *Magnaporthe oryzae* (*Pyricularia oryzae*) // Front. Microbiol. 2017. V. 8. No. 3. P. 1–8. doi: 10.3389/fmicb.2017.00003

62. Dernoeden P.H. Polyoxin D (Endorse) – a new fungicide for brown patch and large patch control, Turfax // The international newsletter about current developments in turf grass. 2001. V. 9. P. 6–7.

63. Owen D., Williams A.P., Griffith G.W., Withers P.J. Use of commercial bio-inoculants to increase agricultural production through improved phosphorous acquisition // Appl. Soil Ecol. 2015. V. 86. P. 41–54. doi: 10.1016/j.apsoil.2014.09.012

64. Shirokikh I.G., Lyskova I.V., Nazarova Ya.I., Gradoboeva T.P., Bokov N.A., Abubakirova R.I. Local strains of streptomycetes in the protection of peas (*Pisum sativum* L.) from harmful infections // Theoretical and Applied Ecology. 2022. No. 2. P. 173–182 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2022-2-173-182

65. Ryabova O.V. PGPR properties of the rhizosphere isolate *Streptomyces* sp. A-4 // Tavricheskiy vestnik agrar-

noy nauki. 2019. No. 4 (20). P. 96–110 (in Russian). doi: 10.33952/2542-0720-2019-4-20-96-110

66. Grigoryan L.N., Bataeva Yu.V., Shlyakhov V.A., Dzerzhinskaya I.S. *Streptomyces carpaticus* strain for protection against insect pests, fungal, viral diseases and stimulation of tomato growth // Patent RU No. 2695157. Application: 2018113688, 13.04.2018. Date of publication: 22.07.2019. Bull. 21 (in Russian).

67. Grigoryan L.N., Bataeva Yu.V., Shlyakhov V.A., Magzanova D.K., Baimukhambetova A.S. Phytotoxicity and insectoacaricidal activity of actinomycetes isolated from saline soils of arid territory // South of Russia: ecology, development. 2020. V. 15. No. 2. P. 103–112 (in Russian). doi: 10.18470/1992-1098-2020-2-103-112

68. Arzamasova E.G., Gripas M.N., Popova E.V. Influence of *Streptomyces hygroscopicus* A-4 strain on fodder productivity and damage by red clover by root rots // Vladimirskiy zemledec. 2015. No. 3–4 (73–74). P. 31–33 (in Russian).

69. Shirokikh I.G., Batalova G.A., Ryabova O.V., Rusakova I.I. Effects of the introduction of *Streptomices hygroscopicus* A4 into the phytosphere of naked oats // Zernovoe khozyaystvo Rossii. 2013. No. 3. P. 52–56 (in Russian).