

Антифунгальные свойства веществ биологического происхождения

УДК 632.4:632.937.15:579.64

doi: 10.15389/agrobiology.2014.3.100rus

**РОСТ И АНТИФУНГАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ СТРЕПТОМИЦЕТОВ
НА ФОНЕ ПОВЫШЕННОЙ КИСЛОТНОСТИ СРЕДЫ**

О.В. РЯБОВА, И.Г. ШИРОКИХ

Кислотность почвы — один из наиболее важных физико-химических факторов, оказывающих влияние на обитающие в ней организмы. Наряду с прямым угнетением роста растений, повышенная кислотность создает селективное преимущество для развития микроскопических грибов, более устойчивых к кислотности, чем большинство бактерий. В нашей работе изучено влияние кислотности питательной среды на рост и антифунгальную активность трех культур стрептомицетов (*Streptomyces hygroscopicus* A-4, *S. felleus* A-3 и *Streptomyces* sp. A-24), выделенных из ризосферы растений овса сорта Аргамак на кислой дерново-подзолистой почве. Установлено, что оптимум скорости роста штаммов *S. hygroscopicus* A-4 и *Streptomyces* sp. A-24 лежит в интервале pH 5,5-6,5, тогда как *S. felleus* A-3 наиболее активно развивается в области более высоких значений водородного показателя (pH \geq 7). Антифунгальная активность *S. hygroscopicus* A-4 проявляется в широком диапазоне pH — от 4,0 до 10,0 (с максимумом при pH 4,5), штаммы *Streptomyces* sp. A-24 и *S. felleus* A-3 подавляют рост грибов соответственно в интервалах pH 5,0-10,0 и 7,0-10,0. По признаку повышенной антифунгальной активности для производства средств защиты растений отобран штамм *S. hygroscopicus* A-4, биологическая эффективность которого в отношении фитопатогенных грибов исследована в отдельном эксперименте с растениями озимой ржи (*Secale cereale* L.) сорта Вятка 2 и клевера лугового (*Trifolium pratense* L.) сорта Трио. Штамм способен расти и подавлять рост грибов *Fusarium sporotrichiella*, *F. oxysporum*, *F. avenaceum*, *Bipolaris sorokiniana*, *Alternaria* sp. в условиях повышенной кислотности питательной среды и стерильной почвы (pH 4,0), а также в ризосфере и ризоплане растений, выращенных при повышенной почвенной кислотности (pH 4,5), снижая их заболеваемость и гибель от фитопатогенов. При этом доказано отсутствие токсического эффекта *S. hygroscopicus* A-4 на растения.

Ключевые слова: стрептомицеты, ризосфера, кислые почвы, антифунгальная активность, биоконтроль.

Представители рода *Streptomyces* составляют до 50 % от общей численности почвенных актиномицетов (1, 2) и продуцируют около 75 % известных в настоящее время физиологически активных веществ (3). Описана их способность подавлять рост фитопатогенных грибов (4-9). Показана возможность использования различных видов стрептомицетов или синтезированных ими метаболитов для контроля фузариозных заболеваний на многих хозяйственно важных растениях, включая банан, хлопчатник, гвоздику, спаржу, фасоль, томаты (6), хвойные и зерновые культуры (10). В связи с этим актуально дальнейшее изучение актиномицетов в качестве агентов биологической борьбы с возбудителями грибных заболеваний, выяснение факторов, регулирующих рост и антифунгальную активность стрептомицетов непосредственно в почве и прикорневой зоне растений.

Кислотность почвенного раствора — один из наиболее важных физико-химических факторов, оказывающих влияние на обитающие в почве организмы. В Российской Федерации до 35 % пахотных угодий, а в некоторых федеральных округах — до 70 % занимают кислые почвы (11). Наряду с прямым угнетением роста растений вследствие ионной токсикации, повышенная кислотность оказывает опосредованное негативное воздействие, создавая селективное преимущество для развития микроскопических грибов, более устойчивых к кислотности, чем большинство бактерий (12).

В условиях эдафического стресса, обусловленного повышенной кислотностью почвы и токсичностью ионов алюминия, даже некоторые сапротрофные формы микромицетов становятся вредоносными для расте-

ний, снижая их урожайность. Вредоносность грибов в посевах, как правило, контролируется химическими препаратами, но чрезмерное использование последних ведет к загрязнению окружающей среды и небезопасно для человека (13). Кроме того, эффективность химических фунгицидов снижается из-за развития резистентности к ним у возбудителей (14). Использование антагонистически активных микроорганизмов, в частности стрептомицетов, в качестве альтернативного метода контроля имеет ряд преимуществ, важнейшие из которых — высокая избирательность действия в отношении фитопатогенов и сохранение благополучного состояния окружающей среды (9, 15).

Оптimum развития у подавляющего большинства стрептомицетов, как и у немикелиальных бактерий, приходится на нейтральные значения рН (1). Вместе с тем известно о существовании ацидофильных форм (16-18), которые способны продуцировать антифунгальные антибиотики (19) и кислотоустойчивые экзогидролазы (20).

Целью нашей работы было изучение влияния повышенной кислотности среды на скорость роста и антифунгальную активность у трех штаммов стрептомицетов, а также оценка возможности использования отобранных штаммов для контроля численности фитопатогенных грибов в почвах с повышенной кислотностью.

Методика. Объектами исследования служили штаммы *Streptomyces hygroscopicus* А-4, *S. felleus* А-3 и *Streptomyces* sp. А-24, выделенные из ризосферы овса (*Avena sativa* L., сорт Аргамак), который выращивали на кислой (рН_{KCl} 4,5) дерново-подзолистой почве.

Водорастворимые метаболиты стрептомицетов получали при выращивании культур в жидких средах с содержанием глюкозы — 2,0; сахарозы — 2,0; пептона — 1,0; дрожжевого экстракта — 1,0; K₂HPO₄ — 0,5; NaCl — 0,1; MgSO₄ — 0,2; (NH₄)₂SO₄ — 0,5; CaCl₂ — 0,02; FeCl₃ — 0,01 г/л. Значения рН были следующими: 4,0; 4,5; 5,0; 6,0; 7,0; 8,0; 9,0; 10,0. Культивирование проводили при 27 °С на качалке (180 об/мин).

При получении споровой суспензии *S. hygroscopicus* А-4 выращивали на плотной среде Гаузе 1 (21) при 27 °С в течение 7 сут, после чего споры смывали стерильной водой с добавлением Twin 80 в соотношении 10:1. Споровые суспензии *Alternaria* sp., *Fusarium avenaceum*, *F. oxysporum* и *Bipolaris sorokiniana* получали смывом с поверхности агаризованной среды Чапека-Докса (22) после культивирования грибов при 22 °С в течение 5 сут.

Для оценки влияния кислотности среды на кинетику роста актиномицетов измеряли радиальную скорость роста (Kr) колоний исследуемых штаммов на плотной среде Гаузе 1 с различными значениями рН (4,0; 4,5; 5,0; 6,0; 7,0; 8,0; 9,0; 10,0), которые устанавливали с помощью 0,01 н. растворов КОН и НСl. Актиномицеты выращивали при 27 °С в течение 10 сут. Скорость роста рассчитывали по формуле:

$$Kr = (D_2 - D_1)/(t_2 - t_1),$$

где Kr — скорость роста колоний актиномицетов, мкм/ч; D₁ и D₂ — диаметр колоний, мкм; t₁ и t₂ — время инкубации, ч.

Влияние кислотности среды на антифунгальную активность водорастворимых метаболитов изучали методом лунок на плотной среде Чапека-Докса. В качестве тест-культуры использовали фитопатогенный гриб *Fusarium avenaceum*. Об антифунгальной активности штамма судили по диаметру зон ингибирования роста гриба. Антифунгальное действие *S. hygroscopicus* А-4 в почве в зависимости от кислотности оценивали в чашках Петри, заполненных стерильной и увлажненной до 80 % от полной влагоемкости дерново-подзолистой почвой с рН_{KCl} 4,0 и 6,5. Эксперимент

включал следующие варианты: инокуляция почвы микромицетом *Alternaria* sp. ($1,1 \times 10^3$ спор/г почвы); совместная инокуляция почвы *Alternaria* sp. ($1,1 \times 10^3$ спор/г почвы) и *S. hygrosopicus* A-4 ($3,7 \times 10^6$ спор/г почвы). Чашки с почвой инкубировали в термостате при 27 °С в течение 60 сут. Для наблюдения за динамикой численности (КОЕ) у гриба и стрептомицета из чашек периодически отбирали по 1 г почвы и делали посев из разведений почвенных суспензий на питательные среды: Чапека со стрептомицином (100 мкг/мл) и Гаузе 1 с нистатином (50 мкг/мл). Одновременно с анализом общей численности грибных пропагул проводили учет длины грибного мицелия методом прямой люминесцентной микроскопии (Leica DM2500, «Leica Camera AG», Германия), просматривая в каждом варианте по три препарата (100 полей зрения на препарат). Препараты готовили по общепринятой методике (23). Для окраски использовали 0,01 % раствор калькофлуора белого.

В отдельном эксперименте с растениями озимой ржи (*Secale cereale* L., сорт Вятка 2) и клевера лугового (*Trifolium pratense* L., сорт Трио) изучали биологическую эффективность *S. hygrosopicus* A-4 в отношении фитопатогенных грибов *F. avenaceum*, *F. oxysporum* и *B. sorokiniana*. Пророщенные в стерильных условиях семена растений инокулировали суспензией спор *S. hygrosopicus* A-4 (10^6 - 10^7 /г семян), суспензии спор грибов вносили непосредственно в почву (10^2 - 10^4 /г почвы). Растения выращивали при 25/18 °С (день/ночь) и фотопериоде 16 ч в стеклянных пробирках, на треть заполненных кислой дерново-подзолистой почвой (рН_{KCl} 4,5). Схема опыта включала следующие варианты: 1-й — неинокулированные растения (контроль); 2-й — растения, обработанные стрептомицетом; 3-й — растения, обработанные стрептомицетом на инфекционном фоне; 4-й — необработанные растения на инфекционном фоне. По окончании опыта учитывали морфометрические показатели и показатели заболеваемости и гибели растений.

Статистическую обработку полученных результатов проводили стандартными методами с применением программ Microsoft Excel и Statgraphics Plus.

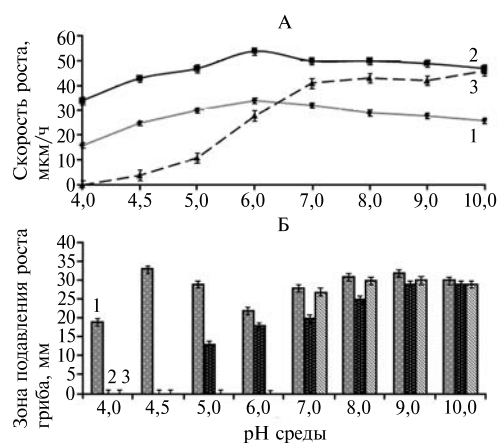


Рис. 1. Радиальная скорость роста (А) и антифунгальная активность (Б) у различных штаммов стрептомицетов в зависимости от рН питательной среды: 1 — *Streptomyces hygrosopicus* штамм А-4, 2 — *Streptomyces* sp. штамм А-24, 3 — *S. felleus* штамм А-3 (лабораторный опыт).

Результаты. Определение радиальной скорости роста стрептомицетов выявило толерантность изученных штаммов к кислотности среды в достаточно широком интервале значений рН (рис. 1, А). В соответствии с существующей системой экологической классификации спороактиномицетов (24), штаммы *Streptomyces* sp. А-24 и *S. hygrosopicus* А-4 следует отнести к нейтротолерантным ацидофильным культурам с оптимумом роста (соответственно Кг 54 и 34 мкм/ч) в интервале значений рН 5,5-6,5, тогда как изолят *S. felleus* А-3 с оптимумом роста (Кг = 46 мкм/ч) в области более высоких значений водородного показателя (рН ≥ 7,0) можно считать нейтротолерантным алкалофильным.

В зависимости от кислотности среды изменялась и антагонистиче-

ская активность исследуемых штаммов по отношению к фитопатогенному грибу *F. avenacium* (см. рис. 1, Б). Наиболее активно антифунгальные метаболиты во всем интервале заданных значений рН продуцировал штамм *S. hygrosopicus* А-4, но максимум его метаболической активности (диаметр зоны ингибирования $33,0 \pm 1,2$ мм) отмечали в кислой среде (рН 4,5). Антифунгальная активность штамма *Streptomyces* sp. А-24 постепенно возрастала (от 13 до 29 мм) в интервале рН от 5,0 до 9,0, а у штамма *S. felleus* А-3 она проявилась только в области нейтральных и повышенных значений рН (≥ 7) и оставалась практически неизменной (27-30 мм).

Несмотря на то, что изучаемые штаммы были выделены из ризосферы одного сорта овса, выращенного на дерново-подзолистой почве с низким значением рН, их приспособленность к кислотности среды существенно различалась. Это вполне объяснимо, если рассматривать почву как гетерогенную среду, состоящую из микрозон с различными физико-химическими условиями (14). Кроме того, в ризосфере в ответ на кислотный стресс под влиянием корневых выделений может происходить локальное подщелачивание (15, 16), благодаря чему создаются условия для развития нейтрофильных форм микроорганизмов и, как следствие, возрастает вероятность их выделения из соответствующего микролокуса. Об изоляции нейтрофильных и нейротолерантных форм актиномицетов из ризосферы растений, произрастающих на кислых почвах Китая и Таиланда, сообщали и другие авторы (17, 25).

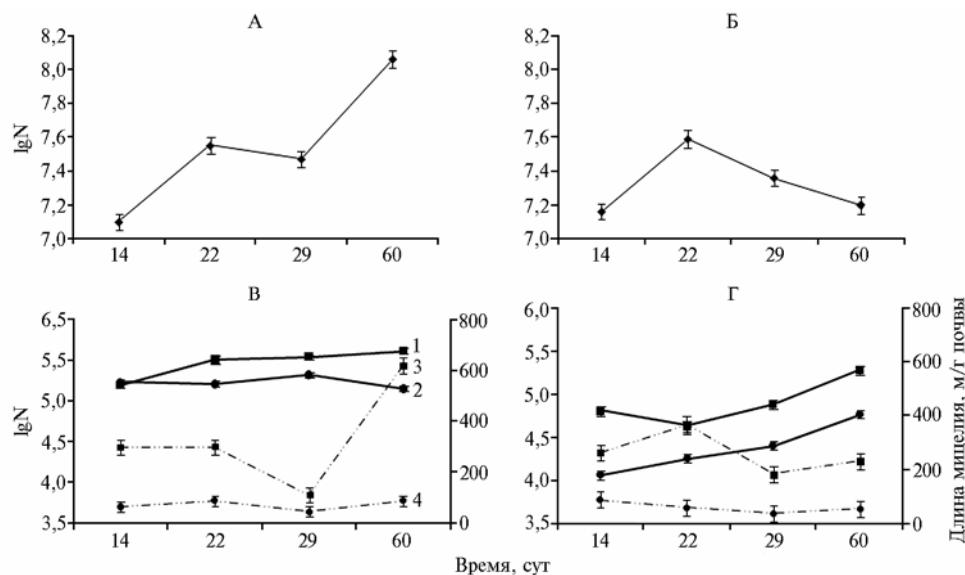


Рис. 2. Динамика популяций стрептомицета *Streptomyces hygrosopicus* А-4 (А, Б) и фитопатогенного гриба *Alternaria* sp. (В, Г) в дерново-подзолистых почвах на кислом (А, В) и нейтральном (Б, Г) фоне: 1 и 2 — изменение числа пропагул (N, КОЕ/г почвы), 3 и 4 — длина мицелия; 1 и 3 — варианты без внесения в почву стрептомицета, 2 и 4 — варианты с внесением стрептомицета (лабораторный опыт).

На следующем этапе работы мы изучали длительность выживания и сохранения численности *S. hygrosopicus* А-4, а также его метаболическую активность при внесении в почву с рН 4,0 и 6,5. Плотность интродуцированной популяции *S. hygrosopicus* А-4 на протяжении 2 мес была примерно одинаковой (10^7 КОЕ/г) в обоих вариантах опыта, а в конце наблюдения (60-е сут) в почве с рН 4,0 она увеличилась на порядок (10^8 КОЕ/г) (рис. 2, А, Б). Было установлено, что штамм А-4 способен не только приживаться в почве в условиях кислотного стресса, но и подав-

лять развитие фитопатогенного гриба *Alternaria* sp. — возбудителя альтернариоза картофеля и томатов. В присутствии стрептомицета как в нейтральной, так и в кислой почве наблюдалось снижение численности фитопатогена (см. рис. 2 В, Г). Число спор гриба в 1 г почвы с повышенной кислотностью составило $(1,4-2,1) \times 10^5$ и превышало таковое в нейтральной почве — $(1,2-6,0) \times 10^4$. В обоих случаях в результате интродукции стрептомицета количество КОЕ патогена снизилось в 1,6-5,4 раза.

Актиномицет не только снижал число спор *Alternaria* sp. в почвах с разной кислотностью, но и угнетал рост мицелия гриба. Под воздействием *S. hygroscopicus* А-4 длина мицелия снизилась в 2,4-6,9 раз. В конце периода наблюдений угнетение роста грибного мицелия в почве с низким значением рН было более значительным (см. рис. 2, В), чем в нейтральной почве (см. рис. 2, Г).

Антифунгальная активность *S. hygroscopicus* А-4 проявлялась и в стерильной почве, и в прикорневой зоне растений, выращенных в почве с рН_{KCl} 4,5. Наблюдение за динамикой численности трех фитопатогенных грибов *F. avenaceum*, *F. oxysporum* и *B. sorokiniana* в ризосфере растений озимой ржи показало, что в вариантах с инокуляцией семян *S. hygroscopicus* А-4 численность грибных спор была на 1-2 порядка ниже, чем в прикорневой зоне растений, выращенных из семян, не обработанных спорами стрептомицета (рис. 3). При этом в варианте с обработкой численность популяции *S. hygroscopicus* А-4 в прикорневой зоне достигала 10^7 КОЕ/г.

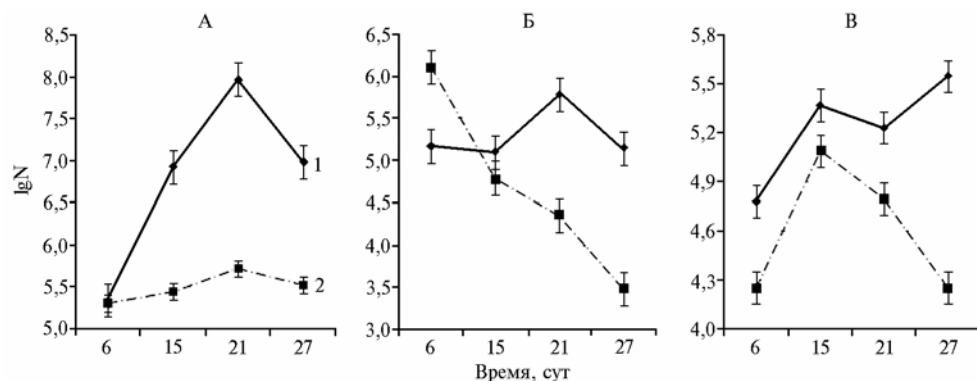


Рис. 3. Динамика численности (N, КОЕ/г почвы) фитопатогенных грибов *Fusarium avenaceum* (А), *F. oxysporum* (Б) и *Bipolaris sorokiniana* (В) в ризосфере растений озимой ржи (*Secale cereale* L.) сорта Вятка 2, выращенных *in vitro* на кислой дерново-подзолистой почве: 1 — контроль, 2 — обработка семян *Streptomyces hygroscopicus* А-4.

1. Поражение растений озимой ржи (*Secale cereale* L.) сорта Вятка 2 и клевера лугового (*Trifolium pratense* L.) сорта Трио, выращенных *in vitro*, фитопатогенными грибами при обработке семян штаммом *Streptomyces hygroscopicus* А-4

Культура	Вариант	Распространенность болезни, %	Гибель растений, %
Озимая рожь	Контроль	<i>Fusarium avenaceum</i>	100
		Опыт	36
	Контроль	<i>F. oxysporum</i>	58
		Опыт	50
	Контроль	<i>Bipolaris sorokiniana</i>	79
		Опыт	20
Клевер луговой	Контроль	100	
	Опыт	38	

Примечание. Описание вариантов опыта см. в разделе «Методика».

Присутствие *S. hygrosopicus* А-4 в прикорневой зоне благоприятно отразилось на фитосанитарном состоянии растений. Так, в зависимости от вида гриба и растения-хозяина распространенность болезни снижалась на 8-64 %, а гибель растений — на 9-79 % (табл. 1). Угнетения роста растений в результате инокуляции *S. hygrosopicus* А-4 не выявили. Напротив, в условиях повышенной почвенной кислотности наблюдалось увеличение длины корней на 22-60 % по сравнению с контролем (табл. 2).

2. Морфометрические показатели растений у озимой ржи (*Secale cereale* L.) сорта Вятка 2, выращенных *in vitro*, при обработке семян штаммом *Streptomyces hygrosopicus* А-4 и поражении различными фитопатогенными грибами

Вариант	Масса, мг		Высота надземной части, мм	Длина корней, мм
	надземная часть	корни		
<i>Fusarium avenaceum</i>				
1-й (контроль)	21,9±1,6	7,3±0,6	276,8±13,2	53,5±8,2
2-й	18,7±1,6	7,8±0,9	250,4±16,9	74,3±10,5
3-й	12,1±3,9	6,6±1,2	225,7±27,1	114,1±17,8
4-й	—	—	—	—
<i>F. oxysporum</i>				
1-й (контроль)	18,3±2,0	6,0±1,2	280,7±26,4	123,7±23,5
2-й	21,1±2,2	5,9±1,3	309,0±30,1	197,5±25,6
3-й	14,7±3,7	2,3±2,2	204,5±47,7	103,8±42,4
4-й	12,1±1,0	3,3±1,8	239,2±38,9	99,2±34,7
<i>Bipolaris sorokiniana</i>				
1-й (контроль)	18,0±1,6	11,1±1,6	280,7±19,7	116,1±19,4
2-й	17,2±1,6	11,8±1,5	280,6±19,1	141,4±18,6
3-й	17,3±1,9	9,0±2,0	286,3±23,3	131,8±22,9
4-й	13,1±1,8	8,1±1,7	219,1±21,3	83,3±20,9

Примечание. Прочерк означает, что все растения погибли. Описание вариантов опыта см. в разделе «Методика».

Таким образом, в популяциях ризосферных актиномицетов, выделенных из дерново-подзолистых почв, встречаются виды, способные расти и подавлять развитие фитопатогенных грибов в условиях низких значений рН. В частности, штамм *Streptomyces hygrosopicus* А-4 обладает высоким потенциалом антифунгального действия при кислой реакции среды. Об этом свидетельствует его высокая популяционная численность (10^7 КОЕ/г), длительно (на протяжении 60 сут) сохраняющаяся в почве и в ризосфере подвергнутых кислотному стрессу растений; высокая антифунгальная активность его водорастворимых метаболитов в широком диапазоне значений рН с оптимумом в зоне низких значений (рН 4,5); способность в почвах с высокой кислотностью снижать плотность популяций и длину мицелия таких фитопатогенных грибов, как *Alternaria* sp., *Fusarium avenaceum*, *F. oxysporum* и *Bipolaris sorokiniana*. При этом доказано отсутствие токсического эффекта *S. hygrosopicus* А-4 на растения. На основании полученных данных штамм *Streptomyces hygrosopicus* А-4 можно рассматривать как перспективный для использования в биологической защите растений, особенно в почвах с повышенной кислотностью.

ГНУ Зональный НИИ сельского хозяйства
Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого РАСХН,
610007 Россия, г. Киров, ул. Ленина, 166а,
e-mail: olga06.03@mail.ru, irgenal@mail.ru

Поступила в редакцию
11 декабря 2012 года

Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology], 2014, № 3, pp. 100-107

**GROWTH AND ANTIFUNGAL ACTIVITY OF STREPTOMYCETES
INFLUENCED BY ACIDIC CONDITIONS**

O.V. Ryabova, I.G. Shirokikh

N.V. Rudnitskii Zonal North-Eastern Research Institute of Agriculture, Russian Academy of Agricultural Sciences, 166a,

Abstract

The acidity, as an edaphic factor, affects considerably the soil inhabitants. Because of an increase in soil acidity, the direct depression of plant growth occurs, and the microscopic fungi can dominate in microbiocoenosis due to higher acidic resistance if compared to that of most bacteria. The laboratory experiments were carried out to estimate growth and antifungal activity, influenced by acidic pH, in three strains, *Streptomyces hygroscopicus* A-4, *S. felleus* A-3 и *Streptomyces* sp. A-24, isolated from rhizosphere of oat (*Avena sativa*) variety Argamak plants grown on sod-podzol acidic soil. For *S. hygroscopicus* A-4 and *Streptomyces* sp. A-24 growth the value of pH 5.5-6.5 was detected as optimum, whereas the highest growth rate of *S. felleus* A-3 was observed at pH ≥ 7 , i.e. under less acidic conditions. A wide pH range (pH from 4.0 to 10.0 with maximum at pH 4.5) was indicated for antifungal activity of *S. hygroscopicus* A-4. *Streptomyces* sp. A-24 and *S. felleus* A-3 strains depressed fungi at pH 5.0-10.0 and 7.0-10.0, respectively. Due to higher activity, the strain *S. hygroscopicus* A-4 was selected as a potential producer of antifungal substances for plant bioprotection. We evaluated the biological activity of this strain in phytotron using winter rye (*Secale cereale* L.) variety Byatka 2 and clover (*Trifolium pratense* L.) variety Trio seeds inoculated with *S. hygroscopicus* A-4 spore suspension. The strain can grow and depress *Fusarium sporotrichiella*, *F. oxysporum*, *F. avenaceum*, *Bipolaris sorokiniana*, *Alternaria* sp. in sterile soil under increased acidity (pH 4.0) and also in rhizosphere and rhizoplana of the plants grown at pH 4.5, resulting in their lower death because of the phytopathogen infection. At that there was no toxic effect of *S. hygroscopicus* A-4 to the plants.

Keywords: streptomycetes, rhizosphera, acidic soils, antifungal activity, biocontrol.

REFERENCES

1. Zvyagintsev D.G., Zenova G.M. *Ekologiya aktinomitsetov* [Ecology of actinomycetes]. Moscow, 2001.
2. KHu L.H., Li Q.R., Jiang C.L. Diversity of soil actinomycetes in Yunnan, China. *Appl. Environ. Microbiol.*, 1996, 62: 244-248.
3. Demain A.L. Small bugs, big business: the economic power of the microbe. *Biotechnol. Adv.*, 2000, 18: 499-514.
4. Pedziwilk Z. The numbers and the fungistatic activity actinomycetes in different soils supplemented with pesticides and organic substances. *Pol. J. Soil Sci.*, 1995, 28: 45-52.
5. El-Tarabily K.A., Soliman M.H., Nassar A.H., Al-Hassani H.A., Sivathamparam K., McKenna F., Hardy G.E. Biological control of *Sclerotinia minor* using a chitinolytic bacterium and actinomycetes. *Plant Pathol.*, 2000, 49: 573-583.
6. Getha K., Vikineswary S. Antagonistic effects of *Streptomyces violaceusniger* strain G10 on *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* race 4: Indirect evidence for the role of anti-biosis in the antagonistic process. *J. Ind. Microbiol. Biotechnol.*, 2002, 28(6): 303-310.
7. Joo G.-J. Production of an antifungal substance for biological control of *Phytophthora capsici* causing phytophthora blight in red-peppers by *Streptomyces halstedii*. *Biotechnol. Lett.*, 2005, 27: 201-205.
8. Chung W.C., Huang J.W., Huang H.C. Formulation of a soil biofungicide for control of damping-off of Chinese cabbage (*Brassica chinensis*) caused by *Rhizoctonia solani*. *Biol. Contr.*, 2005, 32: 287-294.
9. Prabavathy V.R., Mathivanan N., Murugesan K. Control of blast and sheath blight diseases of rice using antifungal metabolites produced by *Streptomyces* sp. PM5. *Biol. Contr.*, 2006, 39: 313-319.
10. Gaidasheva I.I. *Kul'tivirovanie shtamma Streptomyces lateritius 19/97M: perspektivy sozdaniya biopreparata dlya stimulyatsii rosta i zashchity rastenii ot boleznei. Avtoreferat kandidatskoi dissertatsii* [Cultivation of *Streptomyces lateritius* strain 19/97M: the perspectives of development of a biological product for growth stimulation and plant protection from diseases. PhD Thesis]. Moscow, 2011.
11. Shil'nikov I.A., Akanova N.I., Zelenov N.A. *XXI vek: itogi proshlogo i problemy nastoyashchego*, 2011, 1: 15-21.
12. Shirokikh I.G., Shirokikh A.A. *Mikrobnnye soobshchestva kistykh pochv Kirovskoi oblasti* [Microbial communities of the acidic soils in Kirovskaya Province]. Kirov, 2004.
13. Barlett D.W., Clough J.M., Godwin J.R., Hall A.A., Hamer M., Parr-Dobrzanski B. The strobilurin fungicides. *Pest. Manag. Sci.*, 2002, 58: 649-662.
14. Rosenberger D.A., Meyer F.W. Post-harvest fungicides for apples: development of resistance to benomyl vinclozolin and iprodione. *Plant Dis.*, 1981, 65: 1010-1013.

15. Yamaguchi I. Pesticides of microbial origin and applications of molecular biology. In: *Crop protection agents from nature: natural products and analogues* /L.G. Copping (ed.). Cambridge, UK, 1996: 27-49.
16. Williams S.T., Davies F.L., Mayfield C.I., Khan M.R. Studies on the ecology of actinomycetes in soil II. The pH requirements of streptomycetes from two acid soils. *Soil. Biol. Biochem.*, 1971, 3(3): 187-192.
17. Xu S., Wang L., Cui Q., Huang Y., Liu Z., Zheng G., Goodfellow M. Neutrotolerant acidophilic *Streptomyces* species isolated from acidic soils in China: *Streptomyces guanduensis* sp. nov., *Streptomyces paucisporeus* sp. nov., *Streptomyces rubidus* sp. nov. and *Streptomyces yanglinensis* sp. nov. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 2006, 56: 1109-1115.
18. Wang L., Huang Y., Liu Z., Goodfellow M., Rodriguez C. *Streptacidiphilus oryzae* sp. nov., an actinomycete isolated from rice-field soil in Thailand. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 2006, 56: 1257-1261.
19. Williams S.T., Khan M.R. Antibiotics — a soil microbiologist's viewpoint. *Postery Hig Med. Dosw.*, 1974, 28: 395-408.
20. Williams S.T., Robinson C.S. The role of streptomycetes in decomposition of chitin in acidic soils. *J. Gen. Microbiol.*, 1981, 127: 55-63.
21. Gauze G.F., Preobrazhenskaya T.P., Sveshnikova M.A., Terekhova L.P., Maksimova T.S. *Opredelitel' aktinomitsetov* [Actinomycetes: the taxonomic keys]. Moscow, 1983.
22. *Praktikum po mikrobiologii* /Pod redaktsiei A.I. Netrusova [Practical works on microbiology. A.I. Netrusov (ed.)]. Moscow, 2005.
23. *Metody pochvennoi mikrobiologii i biokhimii* /Pod redaktsiei D.G. Zvyagintseva [Methods of soil microbiology and biochemistry. D.G. Zvyagintsev (ed.)]. Moscow, 1991.
24. Lonsdale J.T. *Aspects of the biology of acidophilic actinomycetes*. PhD thesis. Newcastle upon Tyne, 1985.
25. Khamna S., Yokota A., Peberdy J.F., Lumyong S. Antifungal activity of *Streptomyces* spp. isolated from rhizosphere of Thai medicinal plants. *Int. J. Integr. Biol.*, 2009, 6(3): 143-147.