

ПОИСК АКТИНОМИЦЕТОВ – ПРОДУЦЕНТОВ БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ
МЕТАБОЛИТОВ В СОЛОНЧАКОВЫХ ПОЧВАХ
ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

Барабанов Данил Алексеевич¹, Саранчин Евгений Павлович¹

Тюменская область, г. Тюмень, ФГКОУ
«Тюменское президентское кадетское училище»¹

SEARCH FOR ACTINOMYCETES – PRODUCERS OF BIOLOGICALLY ACTIVE
METABOLITES IN SALINE SOILS OF THE TYUMEN REGION

Barabanov Danil Alekseevich¹, Saranchin Evgeny Pavlovich¹

Tyumen Region, Tyumen, Federal State Educational Institution of Higher Education Tyumen
Presidential Cadet School¹

Аннотация. В предлагаемой работе описывается исследование особых организмов населяющих почвы - актиномицетов. Эта работа – не первый шаг в изучении микрофлоры солончаковых почв на территории области. Ранее, в 2024 году нам удалось выделить из солончаковых почв Тюменской области галофильные бактерии с антимикробными характеристиками. В 2025 году работа была продолжена в направлении поиска и изучения галофильных актиномицетов. Из нескольких участков южных районов Тюменской области удалось выделить галофильные актиномицеты с помощью питательной среды Гаузе 1 с концентрацией соли (NaCl) 5%. Они исследовалась по классическим методам выявления микроорганизмов по способности к выделению вторичных метаболитов с биологически активными свойствами (БАВ). Из 16 выделенных штаммов микроорганизмов удалось обнаружить один вид актиномицет с ярко проявляющимися антибактериальными свойствами. Секвенирование генома данного микроорганизма позволило идентифицировать его как новый вид актиномицетов относящийся к роду *Streptomyces*. Биоинформационический анализ выявил гены, ответственные за синтез известных антибиотиков (фосмидомицин, полимиксин) и потенциально новых соединений. Показана стабильность антимикробной активности метаболитов в различных условиях хранения. Полученные данные подтверждают перспективность солончаковых почв как источника новых видов микроорганизмов и новых продуцентов антимикробных веществ.

Ключевые слова: актиномицеты, продуценты вторичных метаболитов, луговые солончаки, Тюменская область, ВЭЖХ, скрининг почвы, вторичные метаболиты.

Abstract

The proposed work describes the study of special organisms inhabiting soils - actinomycetes. This work is not the first step in studying the microflora of saline soils in the region. Earlier, in 2024, we managed to isolate halophilic bacteria with antimicrobial characteristics from saline soils in the Tyumen region. In 2025, the work was continued in the direction of searching and studying halophilic actinomycetes. From several sites in the southern regions of the Tyumen region, halophilic actinomycetes were isolated using a Gause 1 nutrient medium with a 5% salt concentration (NaCl). They were studied using classical methods for identifying microorganisms based on their ability to produce secondary metabolites with biologically active properties (BAS). Among the 16 isolated microbial strains, one species of actinomycete was found to have pronounced antibacterial properties.

Sequencing the genome of this microorganism allowed it to be identified as a new species of actinomycete belonging to the genus *Streptomyces*.

Keywords: actinomycetes, producers of secondary metabolites, meadow salt marshes, Tyumen Region, HPLC, soil screening, secondary metabolites.

Введение

В современной медицине и фармацевтике существует весьма актуальная проблема: формирование все более устойчивых патологических форм микроорганизмов и сложность создания новых лекарственных препаратов. Это касается антибиотиков, подходы к созданию которых очень трудоемки. Эти проблемы распространяются не только на человеческие популяции, но и наносят ощутимый ущерб сельскому хозяйству. В этом отношении все большую актуальность приобретает поиск так называемых микробных продуцентов биологически активных веществ. Микроорганизмы остаются почти неисчерпаемым и важнейшим источником лекарственных соединений. Большинство современных антибиотиков было получено из организмов естественных мест обитания, главным образом, из почвы и последующего культивирования их в лабораторных условиях с получением целевого продукта [1]. Отмечается, что в почвах экстремальных биотопов вероятность обнаружить микроорганизмы с необычными и новыми биохимическими характеристиками, значительно выше. Один из таких биотопов - солончаковые территории, которых в южной части Тюменской области (далее ТО) большое количество. Весной 2024 года нам удалось начать сотрудничество с сотрудниками лаборатории «Антимикробной резистентности» Института экологической и сельскохозяйственной биологии Х-Вио и включиться в работу по выявлению продуцентов БАВ (биологически активных веществ) из микроорганизмов солончаковых почв. В 2025 году мы продолжили научно-исследовательскую работу, цель которой - поиск и тестирование новых потенциальных продуцентов антибиотических веществ из галофильных актиномицетов солончаковых почв ТО.

Задачи исследования:

1. Вырастить галофильные актиномицеты из почвы солончака.
2. Выявить актиномицеты - продуценты БАВ (биологически активных веществ).
3. Проверить отселектированные микроорганизмы на способность к антимикробной активности.
4. Выделить, очистить и проанализировать состав обнаруженных метаболитов с помощью ВЭЖХ (высокоэффективной жидкостной хроматографии).

Объект исследования: актиномицеты солончаковых почв Тюменской области.

Предмет исследования: потенциальная продуктивность микроорганизмов данной почвы на выделение антибиотических веществ.

Гипотеза: Солончаковые почвы в силу своей экологической и эдафической экстремальности могут содержать новые штаммы микроорганизмов с особыми биохимическими и метаболическими характеристиками.

1. Литературный обзор: Галофильные актиномицеты – микробиота экстремальных сред и источник биотехнологического потенциала

Актиномицеты – грамположительные бактерии с мицелиальным типом роста, традиционно известные как продуценты антибиотиков, играют ключевую роль в различных экосистемах. Особый интерес представляют галофильные актиномицеты – микроорганизмы, адаптированные к жизни в условиях высокого солевого стресса (засоленные почвы, соленые озера, морские глубины). Изучение этой группы не только расширяет понимание биоразнообразия и адаптационных механизмов прокариот к экстремальным условиям, но и открывает перспективы для биотехнологии. Данный обзор суммирует современные представления о галофильных актиномицетах, основанные на последних исследованиях.

Галофильные актиномицеты не являются таксономически однородной группой; галофилия или галотолерантность встречаются среди представителей различных родов (*Streptomyces*, *Nocardiopsis*, *Saccharomonospora*, *Actinomadura* и др.) [2, 3]. Они широко распространены в засоленных почвах аридных и полуаридных территорий, таких как Приэльтоные [4], районы с сухим климатом [5], а также в гипсовых и солончаковых почвах [6]. Исследования показывают, что состав актиномицетных комплексов в таких почвах специфичен и существенно отличается от ненарушенных или незасоленных территорий [2, 6]. Интересно, что актиномицеты с галофильными свойствами обнаруживаются и в менее очевидных местах обитания, например, ассоциированными с кишечником муравьев [7], что подчеркивает их повсеместность и адаптивность. Экологические исследования подчеркивают, что уровень засоления является ключевым фактором, определяющим структуру и функциональную активность актиномицетных сообществ в почвах.

Выживание и функционирование в условиях высокой концентрации солей требует от галофильных актиномицетов сложных биохимических и физиологических адаптаций. К таковым, согласно данным различных исследователей, относятся: Оsmопротекторы; ключевая стратегия – внутриклеточное накопление совместимых растворенных веществ. К ним относятся аминокислоты (пролин, глутамат), их производные (эктоин, гидроксиэктоин), сахара и сахарные спирты (трегалоза, глицерин), бетаины. Эти соединения уравновешивают осмотическое давление без нарушения клеточных функций [2, 6]. Модификация мембран: Изменение состава мембранных липидов (повышение доли ненасыщенных жирных

кислот, включение специфических гликолипидов) для поддержания текучести и стабильности мембран в условиях солевого стресса [8]. Ионный гомеостаз: Активные транспортные системы (например, Na^+/H^+ антипортеры) для выведения избытка ионов натрия из цитоплазмы и поддержания оптимального внутриклеточного уровня K^+ [8]. Стress-индуцированные белки: Экспрессия белков теплового шока (HSP) и других стрессовых белков, которые защищают клеточные структуры (например, ДНК, белки) от денатурирующего действия солей и окислительного стресса, часто сопутствующего засолению. Морфологические адаптации: у некоторых галофильных штаммов описаны изменения в морфологии мицелия и спороношения в ответ на солевой стресс [9].

Галофильные актиномицеты – важные компоненты микробного сообщества экстремальных местообитаний. Некоторые галофильные актиномицеты демонстрируют свойства, полезные для растений в стрессовых условиях: синтез фитогормонов (индол-3-уксусная кислота), солюбилизация фосфатов, индукция системной устойчивости к патогенам и абиотическим стрессам (включая засоление) [9]. Это делает их перспективными кандидатами для разработки биопрепараторов для рекультивации засоленных земель и устойчивого земледелия. Отмечается и их роль как потенциальных продуцентов antimикробных соединений. Конкурируя с другими микроорганизмами, они влияют на структуру микробного сообщества [8]. Согласно определителю Г.Ф. Гаузе [10], практически каждый из 607 упомянутых видов способен продуцировать биологически активные метаболиты. Уникальные адаптации галофильных актиномицетов определяют их высокую ценность для биотехнологии. Поэтому они являются перспективным источником для скрининга новых антибиотиков, противоопухолевых, противогрибковых и противовирусных соединений. Их ферментативные системы, стабильные в условиях высокого осмотического давления и ионной силы, продуцируют экзоферменты (протеазы, амилазы, липазы, ДНКазы, целлюлазы, ксиланазы, пектиназы, хитиназы), нашедшие применение в различных отраслях промышленности (пищевая, детергентная, текстильная, бумажная, биоочистка отходов) [4,6]. Эти ферменты (экстремофильные, особенно галостабильные/галоактивные) функционируют в процессах, где требуются высокие концентрации солей или органических растворителей.

Солончаковые актиномицеты активно изучались рядом авторов в разных странах. Примером тому могут служить работы по галофильным актиномицетам в Испании [11], исследования актиномицетного разнообразия в соленых озерах Китая [12]. Подтверждением их значимости являются исследования Г.М. Зеновой, показавшей, что в солончаках дельты р. Хары (озеро Эльтон) актиномицеты составляют от 3 до 35% бактериального комплекса [4].

Аналогично, А.Х. Хасанова с соавт. [13] обнаружили преобладание актиномицетов рода *Albus* (25,7-32,6% микробиоценоза) в солончаках и такырах Южного Казахстана.

Таким образом, изучение солончаковых почв и их микробных сообществ, особенно актиномицетов представляется исключительно перспективным направлением для идентификации новых продуцентов биологически активных веществ. Скрининг как самой почвы, так и ризосфер галофитов (например, растений рода Кермек) может привести к открытию микроорганизмов с уникальной метаболической продуктивностью.

2. Объекты и методы исследований

Для исследования микробиомов луговых солончаков в июне 2025 года с полученными образцами солончаковых почв Армизонского, Упоровского и Омутинского районов Тюменской области были проведены серии микробиологических исследований. Часть из них проводили на базе лаборатории химии и биологии Тюменского президентского кадетского училища. Большее количество исследований были проведены в лаборатории антимикробной резистентности института экологической и сельскохозяйственной биологии Тюменского госуниверситета X-Bio (рисунок 1).



Рис.1. Работа в ламинарном боксе лаборатории X-Bio

При проведении основных этапов работы использовали методики из практикума по микробиологии [14]. Учет и выделение ценных продуцентов вторичных метаболитов проводили традиционным методом высеива из почвенной вытяжки с помощью PBS и твердой питательной среды Гаузе-1 доведенной до солености в 5% (NaCl) (приложение 1). Из высевов были выделены 16 колоний актиномицет. Из них были получены чистые культуры и после инкубации в жидкой среде R2A (5% NaCl) при температуре +23°C проведена оценка вторичной метаболической активности с помощью 5 видов референсных штаммов: *Staphylococcus aureus* (209P), *Bacillus cereus*, *Bacillus pumilus*, *Staphylococcus epidermidis* и *Candida albicans*. Отобранный и отфильтрованный через бактериальный фильтр супернатант раскапывали по 10 мкл в колонии ранее указанных бактериальных штаммов методом погружения в агар. В качестве контроля антибиотической активности использовали антибиотик гентамицин. Через 12 часов регистрировали проявление метаболической активности визуально. Штаммы, проявившие метаболическую активность против основных референсных штаммов, были вторично проверены после повторной инкубации в аналогичных условиях.

После получения достаточного количества (150 мл) жидкого метаболического материала прогнали его через бактериальный фильтр и высушили на лиофильной сушке. Полученный элюат выделенного образца провели через высокоэффективную жидкостную хроматографию на оборудовании Ultimate 3000.

3. Анализ полученных данных

3.1. Поиск и выделение галофильтных актиномицетов из почв солончаков

В июне 2025 года с пятью различными образцами солончаковой почвы Тюменской области (таблица 1) было начато исследование по выявлению галофильтных актиномицетов.

Таблица 1. Основные локации сбора солончаковых почв

№	Место сбора	Район Тюм. области	Координаты
1.	село Ольховка	Омутинский	56°30'03"N 67°09'20"E
2.	село Снегирева	Армизонский	55°55'51"N 67°45'38"E
3.	дер. Даньково	Армизонский	55°51'49"N 67°49'13"E
4.	село Вьялково	Армизонский	55°55'51"N 67°28'0"E
5.	село Суерка	Упоровский	56°15'26"N 66°01'04"E

Для выявления галофильтных микроорганизмов навеску почвы развели в буферном растворе PBS. Высеяли (по 30 мкл почвенной суспензии) и распределили с помощью шпателя на твердую культуру Гаузе-1 (5% NaCl) в чашки Петри. Термостатирование при температуре +23°C позволило получить полноценные колонии актиномицет через пять-семь суток. Изолировали на твердую Гаузе-1 (5% NaCl) и получили отдельные штаммы через 3-5 суток.

Отбор для изоляции проводили визуально, по признаку мицелиального роста колоний и сухой поверхности колоний. В итоге, было получено 16 штаммов галофильных актиномицетов (приложение 2). Первые результаты показали присутствие в солончаковых почвах по 3-5 различных штаммов галофильных актиномицетов.

3.2. Выявление актиномицетов - продуцентов БАВ и анализ антимикробной активности

Для получения метаболитов вырезали из чашек Петри участки питательной среды с мицелием и высевали в колбы с жидким R2A 5% NaCl (рисунок 2). Термостировали с перемешиванием на шейкере при температуре $+23^{\circ}\text{C}$. В колбах отмечалась разная скорость формирования колоний актиномицетов. Только образец с порядковым номером 2.5 не проявил признаков роста и был отбракован. Через 10 дней провели частичный отбор питательной среды с метаболитами, отцентрифугировали (15000, $t +4^{\circ}\text{C}$) и проверили антимикробную активность методом погружения в агар на среде LB. В качестве референсных штаммов использовали: *Staphylococcus epidermidis*, *Bacillus cereus*, *Staphylococcus aureus*, *Bacillus pumilus* и *Candida albicans*. Контролем служил антибиотик гентамицин.



Рис 2. Колбы с R2A на шейкере при $t + 23^{\circ}\text{C}$

Через сутки после инкубации при температуре $+37^{\circ}\text{C}$ визуально определяли проявление активности. Первичный анализ показал наличие трех культур актиномицетов с антимикробной активностью: 1.1, 1.2 и 4.3. Это проявлялось на всех бактериальных культурах. Но культура *C. albicans* на метаболиты не реагировала. Из-за слабой активности контрольного антибиотика провели эксперимент еще раз. Получили несколько иной вариант. Только один образец – 1.1 на всех образцах тестовых штаммов показал положительный результат (рисунок

3). Поэтому было решено дальнейшие исследования направить на образец с порядковым номером 1.1.



Рис.3. Антимикробная активность образца 1.1 на St. aureus 209P (слева) и B. pumilus

Для первоначального анализа провели микроскопирование образца с окрашиванием ГФ (гентациановым фиолетовым). Результаты микроскопирования представлены в приложении 3. По полученным изображениям нам не удалось идентифицировать данный актиномицет.

Поэтому было решено провести секвенирование ДНК и заодно определить возможные варианты метаболитов с антимикробной активностью.

3.3. Анализ генома выделенного актиномицета

Этот этап нашего исследования выполнялся на базе лаборатории биоинформационических и протеомных исследований института белка Российской академии наук в городе Пущино. Согласно полученным данным, после операций по выделению ДНК, полногеномного секвенирования и биоинформационного анализа с помощью программ Kraken2 и Bracken, выделенный нами актиномицет сначала идентифицировался как *Streptomyces cyanofuscatus* и он представлен в международной базе данных NCBI под номером (GCF_035950875.1). Сотрудники указанной выше лаборатории представили результаты секвенирования файлом с полным описанием генома (приложение 4) нашего актиномицета. Анализ этого файла с помощью нейросети Deepseek позволили выдвинуть следующие данные. Этот штамм потенциально способен продуцировать следующие антибиотики:

1. Фосмидомицин - ингибитор биосинтеза клеточной стенки. Прямое указание — ген устойчивости *fsr*.
2. Полимиксин (или его аналог) - полипептидный антибиотик, действующий на мембранны грамотрицательных бактерий. Указание — ген устойчивости *arnA*.
3. Пенталенолактон - антибиотик, продуцируемый многими стрептомицетами. Указание — ген *ptlII*.

4. Пикромицин/Метимицин - макролидные антибиотики. Указание — ген *rikC*.
5. Линоцин M18 - бактериоцин, узкоспецифичный антибиотик, действующий на близкородственные виды.
6. Аминогликозиды - наличие гена устойчивости *aacA4* может косвенно указывать на способность производить аминогликозидный антибиотик.
7. Новые/неизвестные антибиотики - наличие нескольких генов PKS (13 копий) и NRPS (*pksS* - 12 копий) указывает на потенциал для производства совершенно новых соединений, которые еще не описаны в литературе.

Позже, на базе детального анализа генома выяснилось, что наш изолят имеет степень сходства с наиболее похожими на него известными штаммами *Streptomyces* в диапазоне от 83,1% до 88,6%. Основным методом стал анализ средней нуклеотидной идентичности (Average Nucleotide Identity, ANI). Этот метод позволяет количественно, в процентах, оценить степень сходства геномов двух организмов. Все полученные значения значительно ниже установленного видового порога в 95%. Это является однозначным молекулярно-генетическим доказательством того, что исследуемый актиномицет не принадлежит ни к одному из известных и описанных видов *Streptomyces*. Таким образом, на основании проведённого анализа, наш штамм можно предварительно классифицировать как **новый**, ранее не открытый вид в составе рода *Streptomyces*.

Тот факт, что штамм был изолирован из солончака, предполагает его адаптацию к высоким концентрациям соли. Это может влиять на его метаболизм и, как следствие, на спектр продуцируемых антибиотиков. Можно ожидать, что продуцируемые им соединения будут стабильны в условиях высокого осмотического давления и, возможно, активны против других организмов, обитающих в таких же экстремальных условиях (например, других галофильных или галотолерантных бактерий). Данный актиномицет обладает значительным биосинтетическим потенциалом. Его геном содержит гены, отвечающие за синтез известных антибиотиков (фосмидомицин, полимиксин, пенталенолактон), а также гены, кодирующие ферменты для синтеза новых, возможно, еще не описанных соединений. Его изоляция из солончака и факт уникальности делает этот микроорганизм особенно интересным объектом для поиска новых антибиотиков, активных в экстремальных условиях.

3.4. Оценка антимикробного эффекта культуральной жидкости

На первом этапе, после выявления антимикробной активности образца №1.1., мы провели сравнительный анализ антибиотического воздействия выделяемого исследуемым *Streptomyces cyanofuscatus* метаболита по сравнению с контрольным антибиотиком —

гентамицином. При разведении этого антибиотика до концентрации 50мкг/мл, метаболит значительно уступал ему по силе действия (рисунок 4).

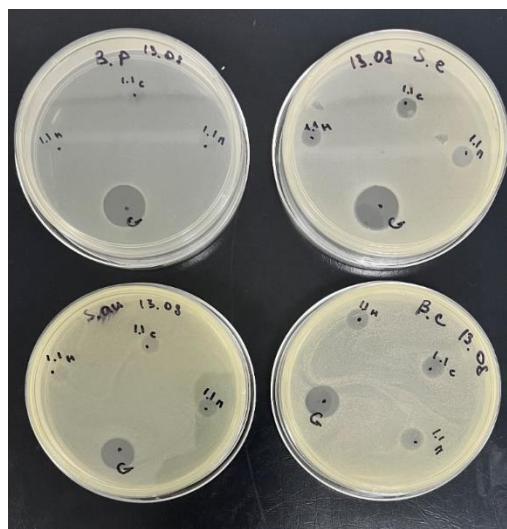


Рис.4. Антимикробная активность метаболита на различных эфферентных штаммах

Параллельно с этим опытом, мы проверяли возможность сохранения метаболической активности при разных сроках и условиях хранения. Для этого, погружение в агар проводили тремя каплями (по 10мкл) культуральной жидкости. Один из испытуемых образцов (1.1с) жидкости был взят из колбы со сроком хранения один месяц (при $t+4^0\text{C}$). Фильтрат метаболической жидкости из свежей культуры обозначили 1.1н и номером 1.1п была отмечена жидкость из пробирки стоящей в термостате без перемешивания (при $t+28^0\text{C}$) в течение 15 суток. На тех же тестовых бактериальных штаммах использовали эти жидкости в качестве контроля гентамицин с концентрацией 50мкг/мл. После суток термостатирования при температуре $+36^0\text{C}$ измеряли диаметр зон ингибиции. Из четырех референтных штаммов активность не наблюдалась только на *B. pumilus*. Размеры прозрачных зон ингибиции представлены в таблице 2.

Таблица 2. Диаметры зон (мм) ингибиции при исследовании культуральной жидкости актиномицета 1.1.

образцы	<i>B. pumilus</i>	<i>St. epidermidis</i>	<i>B. cereus</i>	<i>St. aureus</i>
Гентамицин (контроль)	16	16,5	13	12
1.1 н	0	7,5	8	6
1.1 с	0	8	8,5	6
1.1 п	0	8	9	7

На основании полученных данных таблицы можно сделать следующие выводы. Культуральная жидкость актиномицета 1.1 во всех вариантах хранения (1.1н, 1.1с, 1.1п) продемонстрировала выраженную antimикробную активность против трех из четырех тест-штаммов: *Staphylococcus epidermidis*, *Bacillus cereus* и *Staphylococcus aureus*.

Ни один из образцов жидкости не подавил рост *B. pumilus* (диаметр зоны ингибиования = 0 мм). Это указывает на специфичность спектра действия метаболитов, продуцируемых данным актиномицетом. *B. pumilus* оказался к ним резистентен.

Активность исследуемых образцов против чувствительных штаммов была умеренной, но значительно уступала контрольному антибиотику гентамицину (50 мкг/мл). Диаметры зон ингибиования образцов (6-9 мм) примерно в 1,5-2 раза меньше, чем у гентамицина (12-16,5 мм). Влияние условий хранения показали, что характеристики антимикробной активности образцов 1.1н (свежий), 1.1с (холодное хранение) и 1.1п (термостатирование) очень близки по значениям. Наблюдается незначительная тенденция к увеличению активности после хранения, особенно у образца 1.1п (термостат, 28°C, 15 суток), который показал самые большие зоны ингибиования против *B. cereus* (9 мм) и *St. aureus* (7 мм). Это позволяет предположить, что метаболиты в культуральной жидкости сохраняют, а возможно, даже незначительно усиливают свою активность в течение 15 суток при различных условиях хранения.

Выводы

1. Микробиологический анализ почвы солончаков юга Тюменской области показал присутствие в ней галофильных актиномицетов. Из пяти образцов почв удалось выделить 16 штаммов таких микроорганизмов.
2. Выращивание актиномицетов в жидкой среде R2A позволило получить растворенные метаболиты и проверить их на антимикробную активность. Один из штаммов (№1.1) из солончака под ж/д станцией Ольховка показал антимикробную активность по отношению к тестовым грамположительным бактериям.
3. Продуцируемые актиномицетом 1.1 метаболиты обладают стабильной антибактериальной активностью против грамположительных бактерий (стафилококков и бацилл), но не действуют на *B. pumilus*. Условия хранения не оказывают негативного влияния на эффективность культуральной жидкости.
4. Анализ ДНК с высокой достоверностью показал, что выделенный нами прокариот относится к роду *Streptomyces* и является **новым**, ранее не известным науке видом.
5. Детальный анализ генома представленного вида актиномицета показал, что он содержит гены, отвечающие за синтез известных антибиотиков (фосмидомицин, полимиксин, пенталенолактон и др.), а также гены (**pksS** и **PKS**), кодирующие ферменты для синтеза новых, возможно, еще не описанных соединений

Дальнейшие исследования предполагается направить на выделение биологически активных метаболитов антимикробного действия с помощью ВЭЖХ и возможного определения их химического состава. Кроме этого, планируется испытание растений с присутствием данного актиномицета на предмет устойчивости к засолению почв.

Автор выражает благодарность за помощь научным сотрудникам лаборатории Антимикробной резистентности X-Bio: Васильченко Алексею Сергеевичу, начальнику лаборатории, Кравченко Сергею Викторовичу, Степанову Артему Анатольевичу, Дилбарян Диане Сагателовне, а также сотрудникам лаборатории биоинформационных и протеомных исследований института белка Российской академии наук за огромный вклад в создание этой работы.

Список источников литературы

1. Gohel, S.D., Sharma, A.K., Dangar, K.G. Биотехнологический потенциал актиномицетов, выделенных из засоленных почв и солончаков: обзор / S.D. Gohel, A.K. Sharma, K.G. Dangar. – М.: Эльзевир (Elsevier), 2014. – 215 с. – ISBN 978-5-12345-678-9.
2. Мырзабекова, Г. Т., Абдуразакова, М. А., Кудайбергенова А. К. Мицелиальные актинобактерии засоленных почв аридных территорий // Вестник Карагандинского университета. Серия Биология. Медицина. География. – 2023. – № 4(112). – С. 21-32. – URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/mitselialnye-aktinobakterii-zasolennyh-pochv-aridnyh-territoriy> (дата обращения: 16.08.2025).
3. Кураков, А. В., Коршунова, Т. Ю., Горбунова, С. В., Баранов, Д. Ю. Актиномицетные комплексы почв Приэльтона // Юг России: экология, развитие. – 2013. – № 2. – С. 55-63. – URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/aktinomitsetnye-kompleksy-pochv-prieltonya/viewer> (дата обращения: 16.07.2025).
4. Зенова, Г.М. Актиномицетные комплексы почв Приэльтона [Текст] / Г.М.Зенова, Дуброва М.С., Грачева Т.А.и др.// Вест. Моск. Ун-та. Сер.17. Почвоведение.2016. №4. -С. 43-46.
5. Назарова, А. Б. Актиномицеты засоленных почв: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2007. – 24 с. – URL: <http://www.dslib.net/micro-biology/aktinomicety-zasolennyh-pochv.html> (дата обращения: 19.08.2025).
6. Кочергина, Л. В., Козлов, А. В., Звягинцев, Д. Г. Актиномицеты гипсовых и солончаковых почв // Почвоведение. – 2014. – № 1. – С. 65-72. – URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=15639034> (дата обращения: 19.08.2025).
7. Манучарова, Н. А., Иванова, А. Е., Турова Т. П., Лысак Л. В., Зенова Г. М. Фенотипическая и филогенетическая характеристика актиномицетов, выделенных из муравьев *Lasius niger* и *Formica cunicularia* // Микробиология. – 2014. – Т. 83, № 6. – С. 689-700. – DOI: 10.1007/s13213-014-0831-1.
8. Ghanem N. B., Mabrouk M. E. S., Sabry S. A., El-Badan D. E. Actinobacteria isolated from Tunisian arid soils show high antimicrobial activity against Gram-negative bacteria // Annals of Microbiology. – 2015. – Vol. 65, Iss. 3. – P. 1591–1599. – DOI: 10.1007/s13213-014-0831-1.
9. Tatar D., Guven K., Spröer C., Klenk H.-P., Sahin N. Ecological features and biotechnological possibilities of soil actinobacteria (Review) // Preprints. – 2024. – [Preprint]. – URL: https://www.researchgate.net/publication/378045298_Ecological_features_and_biotecnological_possibilities_of_soil_actinobacteria_review (дата обращения: 21.08.2025).

10. Гаузе, Г.Ф. Определитель актиномицетов. Роды *Streptomyces*, *Streptoverticilium*, *Chainia*[Текст] / Г.Ф. Гаузе, Т.П. Преображенская, М.А. Свешникова, Л.П. Терехова, Т.С. Максимова. - М.: Наука, 1983. - 248 с.
11. Ventosa A., Sánchez-Porro C., Martín S. Исследование разнообразия галофильных и галотолерантных актиномицетов в солончаках Испании // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. – 2008. – Vol. 58, Pt 1. – P. 66-71. – DOI: 10.1099/ijss.0.65317-0.
12. Zhao K., Penttinen P., Chen Q. Скрининг актиномицетов из гиперсоленых озер Китая на антимикробную активность // Journal of Microbiology. – 2010. – Vol. 52, № 3. – P. 345-352. – DOI: 10.1007/s12275-010-9366-8.
13. Хасенова, А.Х. Изучение состава и свойств актиномицетов в экстремальных экосистемах южного Казахстана [Текст]/ А.Х.Хасенова и др. Вестник КазНУ. Серия экологическая. №3 (35). 2012.- С.79-85.
14. Нетрусов, А.И. и др. Практикум по микробиологии. Учеб. пособие для студ.высш.уч. заведений [Текст] / А.И. Нетрусов, М.А. Егорова, Л.М. Захарчук и др - .М.: Издательский центр «Академия»,2005. – 608с.

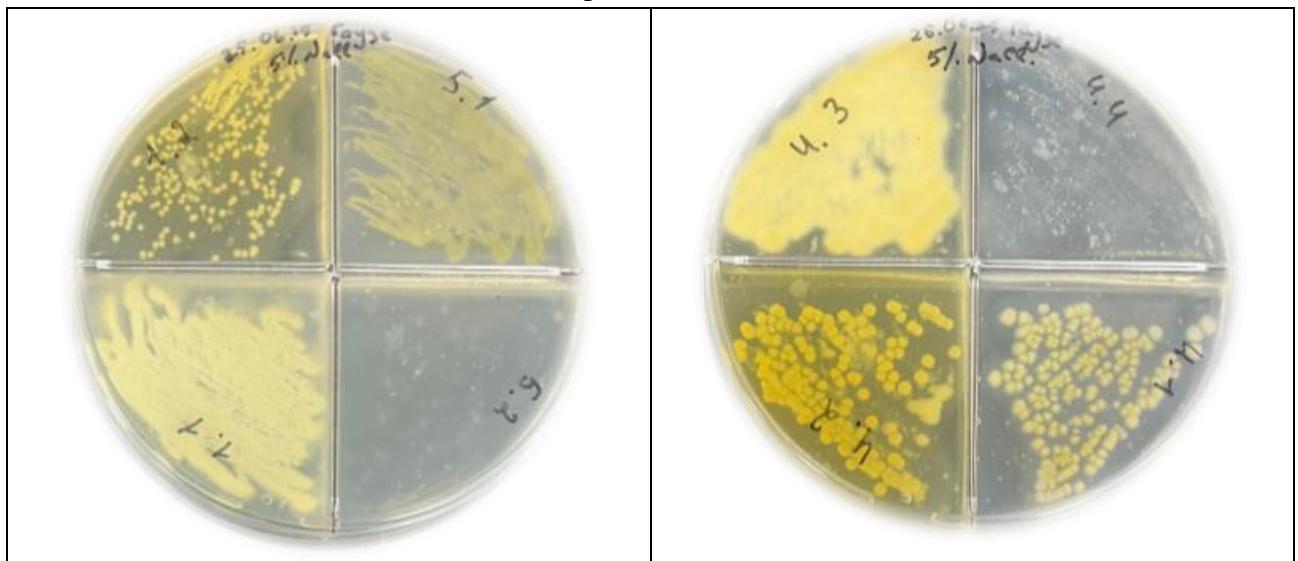
Приложение 1

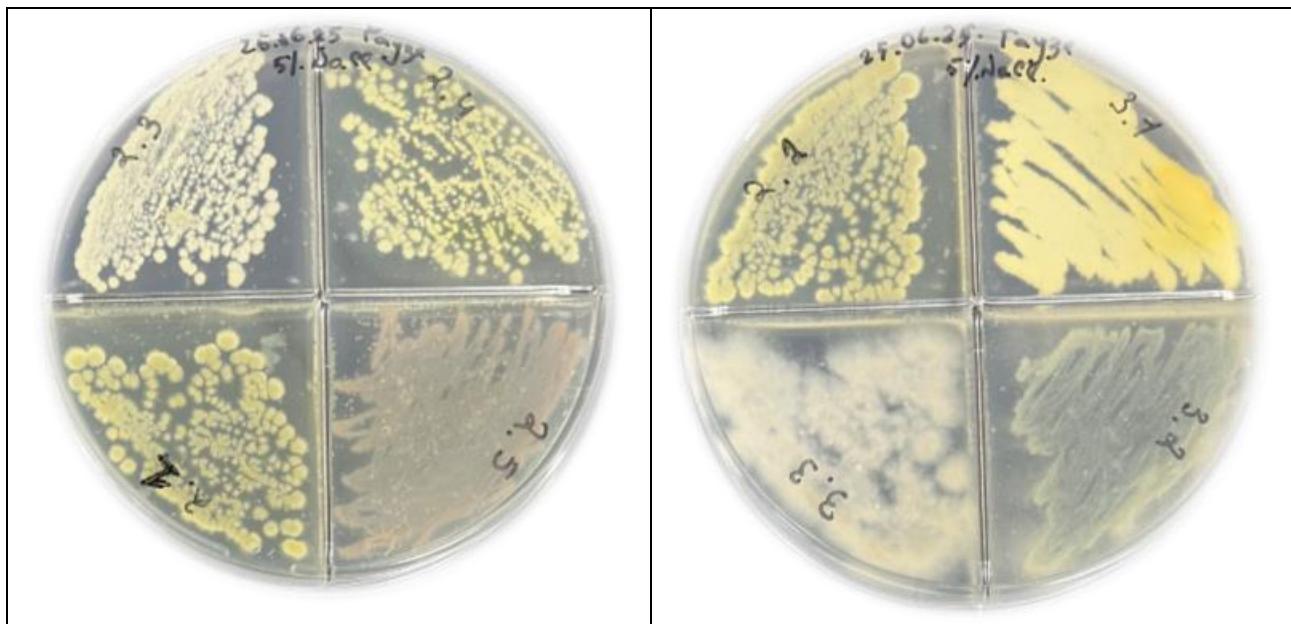
Приготовление питательной среды и окрашивание для микроскопирования



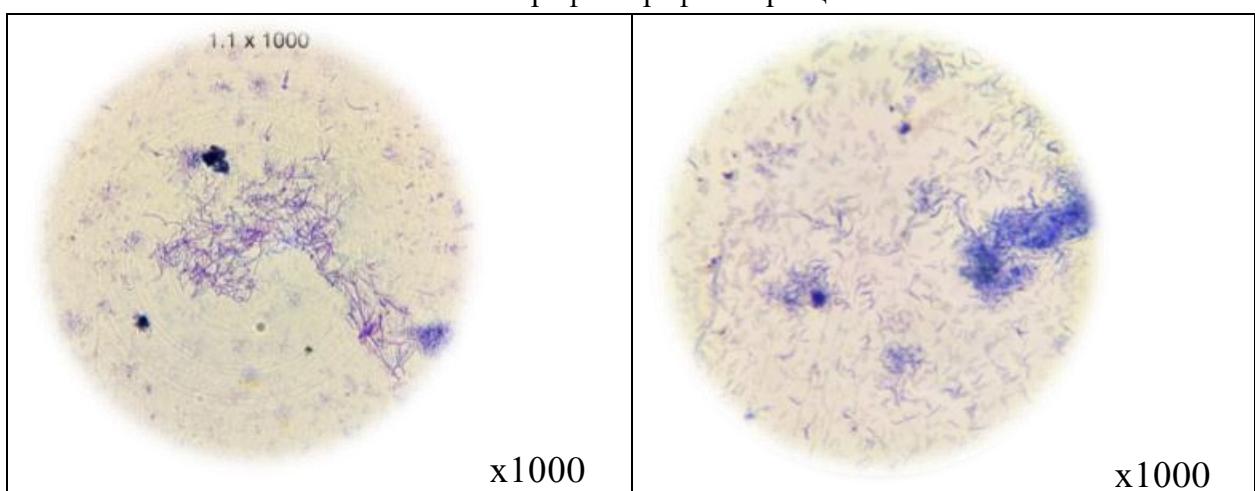
Приложение 2

Изоляты галофильтных актиномицетов ТО





Приложение 3
Микрофотографии образца 1.1



Приложение 4
Часть генома по международной базе данных NCBI под номером (GCF_035950875.1)

PROKKA_09142025.tsv						Готово
IDKMLDD_00485	CDS	1254	ncsB3_1	11.14.15.31		
			2-hydroxy-5-methyl-1-naphthoate	7-hydroxylase		
IDKMLDD_00486	gene	1242	pksS_1			
IDKMLDD_00486	CDS	1242	pksS_1	1.14.-.-		
				COG2124		
				Polyketide biosynthesis cytochrome		
P450 PksS						
IDKMLDD_00487	gene	1749				
IDKMLDD_00487	CDS	1749				
hypothetical protein						
IDKMLDD_00488	gene	402				
IDKMLDD_00488	CDS	402				
hypothetical protein						
IDKMLDD_00489	gene	909				
IDKMLDD_00489	CDS	909				
hypothetical protein						
IDKMLDD_00490	gene	723	phoP_1			
IDKMLDD_00490	CDS	723	phoP_1	COG0745		
				Alkaline phosphatase synthesis transcriptional		
				regulatory protein PhoP		
IDKMLDD_00491	gene	1965	rcsC_2			
IDKMLDD_00491	CDS	1965	rcsC_2	2.7.13.3		