

МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЗАСОЛЕННЫХ ПОЧВ АРИДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

MICROBIOLOGICAL COMPOSITION OF THE SATURATED SOILS OF ARID TERRITORIES

**L. Grigoryan
Yu. Bataeva
L. Yakovleva
V. Shlyakhov**

Summary. The paper compares quantitative and qualitative compositions of microorganism complexes in different soil biotopes of the Astrakhan region. To identify and quantify ecological-trophic groups of microorganisms by the method of limiting dilutions, the fourth dilution was sown on solid nutrient media. The data obtained, as well as the fairly extensive experimental material accumulated to date, allow us to conclude that the number of microorganisms in soils of various types is not the same. The proportions of individual groups of microorganisms are significantly different in them. Quantitative accounting showed an insufficiently high number of microorganisms of orders 10⁶–10⁷, and the results of determining the qualitative composition of microorganisms obtained during the microbiological analysis indicate a large variety of physiological groups in the studied soils.

Keywords: saline soil, microbiological analysis of soil, soil microorganisms, Streptomyces, Astrakhan region.

Григорян Лилит Норайровна

Аспирант, ФГБОУ ВО «Астраханский государственный университет»

lilyagrigoryan90@gmail.com

Батаева Юлия Викторовна

Доцент, ФГБОУ ВО «Астраханский государственный университет»

Яковлева Людмила Вячеславовна

Д.б.н., профессор, ФГБОУ ВО «Астраханский государственный университет»

Шляхов Виктор Александрович

К.с.-х.н., руководитель филиала ФГБУ «Россельхозцентр» по Астраханской области

Аннотация. В работе исследованы в сравнительном аспекте количественный и качественный составы комплексов микроорганизмов засоленных почв в различных почвенных биотопах Астраханского региона методом посева предельных разведений на плотные питательные среды. Количественный учет показал недостаточно высокую численность микроорганизмов порядков 10⁶–10⁷, а результаты определения качественного состава микроорганизмов, полученные в ходе microbiological анализа, свидетельствуют о большом разнообразии физиологических групп в исследуемых почвах, в частности, стрептомицетов. Установлено, что наибольшее многообразие и распространение почвенных комплексов Streptomyces встречается в образцах почв с повышенной степенью засоления.

Ключевые слова: засоленные почвы, microbiological анализ почвы, почвенные микроорганизмы, стрептомицеты, Астраханская область.

Введение

Астраханская область является районом пустынно-степного типа почвообразования, характеризующимся малым количеством атмосферных осадков, высоким испарением и низкой влажностью воздуха.

Характерной чертой почвенного покрова области является его комплексность, связанная с развитым микрорельефом, где незначительные различия в перераспределении осадков оказывают существенное влияние на растительный покров, солевой режим почв и процесс гумификации.

Почвы представлены в северных районах зональными светло-каштановыми, в более южных районах — бурными полупустынными, в Волго-Ахтубинской пойме, дельте и подстепных ильменях — пойменными. Интразональные солонцы и солончаки встречаются повсеместно среди всех типов почв [Залибеков и др., 2016]. Главным

критерием образования почв области является засушливый климат и разреженный характер растительности.

Важнейшим экологическим фактором в Астраханской области является засоление почв. В Астраханском регионе к засоленным относят почвы, содержащие в каком-либо горизонте более 0,25% водорастворимых солей от общего веса сухого остатка. При таком показателе в Волго-Ахтубинской пойме около 17% почв, в дельте — почти 50% [Яковлева и др., 2009].

В таких почвах, представляющих собой своеобразные природные экосистемы, в которых создаются экстремальные условия для существования живых организмов, формируются специфические микробные сообщества [Батаева и др., 2015; Звягинцев и др., 2012; Зенова и др., 2010; Зенова и др., 2012; Халилова и др., 2009; Douterelo, 2010; Kotova, 2013; Unger, 2009; Wang, 2014].

В микробном пейзаже почвы Астраханской области одними из наиболее неприхотливых и распространен-

ных почвенных микроорганизмов являются актиномицеты, в особенности, стрептомицеты [Григорян и др., 2014; Зенова и др., 2011; Зенова и др., 2012; Лубсанова и др., 2014; Kurarova, 2012]. Они считаются одной из широко распространенных в почве групп микроорганизмов, играющих большую роль в круговороте органических веществ [Ford, 2013].

Целью настоящей работы явилось исследование микробиологического состава засоленных почв в различных почвенных биотопах Астраханского региона.

Объекты и методы исследования

Объектами исследования служили 23 почвенных образца из различных биотопов Астраханского региона (табл. 1). Отбор почвенных образцов для химического и микробиологического анализа и определения степени засоления почв проводили согласно общепринятым методикам [Халилова и др., 2017; Яковлева и др., 2009]. Пробы почв отбирали на участках с характерной для засоленных почв солевой коркой на поверхности и в слое 10 см.

Для выявления и количественного учета эколого-трофических групп микроорганизмов методом предельных разведений проводился посев четвертого разведения на плотные питательные среды: ГРМ-агар (сапротрофы), среда Эшби (азотфиксирующая микрофлора), голодный агар (аборигенная олиготрофная микрофлора), среда Чапека (сахаролитическая микрофлора), а также на среды для выявления актиномицетов: среда Гаузе № 2, крахмально-казеиновая среда, агар крахмально-аммиачный, агар глицерин-аргининовый, агар глицерин-нитратный.

Фитотоксичность культуральной жидкости штаммов стрептомицетов проверяли в лабораторных опытах на семенах томатов сорта Новичок розовый (ГОСТ Р 52171–2003).

Экспозиция замачивания семян в культуральной жидкости составляла 1 час. Обработанные семена помещали по 20 штук и проращивали на увлажненных ватных дисках (по 20 мл стерильной воды) в чашках Петри. В опыте использовали 2 контрольных варианта: 1 — замачивание семян в водопроводной воде, 2 — замачивание семян в стерильной крахмально-казеиновой среде. Повторность опыта 3-кратная. Учет всхожести проводили на 7-е и 14-е сутки.

Родовую принадлежность стрептомицетов устанавливали на основании культуральных и морфологических признаков, используя определитель Гаузе [Гаузе, 1983].

Результаты и их обсуждение

Высокая степень засоления является одной из главных причин низкого естественного плодородия изучаемых почв. Для данных типов почв в условиях засушливого климата характерно то, что залегающие на глубине соли постепенно передвигаются к поверхности по капиллярным токам воды, в результате чего происходит их засоление.

В результате анализа установлено, что исследуемые почвы характеризуются различной степенью засоления (табл. 1). Среднее содержание плотного (сухого) остатка в исследуемых почвах колебалось от 0,3% до 3,5%.

Максимальная степень засоления определена в почвенном образце № 6 (Икрянинский р-н, пос. Красные Баррикады на берегу реки Бертюль), где величина сухого остатка составила 2,8%. Самые низкие показатели степени засоления обнаружены в образцах почв № 2, № 10, № 12, № 14, величина сухого остатка в них не превышала 0,2%. Среднее содержание плотного (сухого) остатка в исследуемых почвах колебалось от 0,3 до 3,5%.

Изучение качественного состава микроорганизмов в почвах показало большое его разнообразие. Из физиологических групп были обнаружены гетеротрофы, включающие микроорганизмы, способные усваивать высокие (сапротрофы) и низкие (олиготрофы) концентрации органических веществ. Среди них выделены микроскопические грибы, бактерии, в том числе, актиномицеты (табл. 2).

Сравнительная характеристика количественного состава микроорганизмов (см. табл. 2), полученная в результате высева почвенных разведений на твердые питательные среды, свидетельствует о том, что максимальная численность микроорганизмов наблюдалась на крахмально-казеиновой среде ($0,2 \cdot 10^7 - 2,2 \cdot 10^7$ КОЕ/г почвы), которая на порядок превышала численность микроорганизмов, выделенных на других питательных средах. Необходимо отметить, что максимальное и минимальное количество микроорганизмов на данной среде обнаружено в образцах бурой полупустынной почвы. Установлено, что число микроорганизмов, выделенных на других питательных средах (ГРМ-агар, среда Эшби, «Голодный» агар, среда Чапека, среда Гаузе № 2, агар крахмально-аммиачный, агар глицерин-аргининовый, агар глицерин-нитратный) было в пределах одного порядка и варьировало от $0,3 \cdot 10^6$ до $9,9 \cdot 10^6$ КОЕ/г почвы.

Установлено, что число микроорганизмов, выделенных на других питательных средах (ГРМ-агар, среда Эшби, «Голодный» агар, среда Чапека, среда Гаузе № 2, агар крахмально-аммиачный, агар глицерин-аргинино-

Таблица 1. Характеристика исследуемых почвенных образцов по степени засоления

Тип почвы	№ почвенного образца	Место отбора	Засоленность почвы	
			Величина сухого остатка водной вытяжки, %	Степень засоления
1	2	3	4	5
Аллювиальная луговая	1	Ленинский р-н, г. Астрахань, пос. Свободный (на 2-й линии от берега реки Прямая Болда)	1,3	сильнозасоленная
	3	Харабалинский р-н, с. Тамбовка (116 км от Астрахани)	1,4	сильнозасоленная
	20	Камызякский р-н, п. Хмелевка (30 км от Астрахани) на левом берегу р. Старая Волга	1,1	сильнозасоленная
	18	Лиманский р-н (60 км от Астрахани), на границе Икрянинского и Лиманского р-на, 2 км от федеральной трассы	1,4	сильнозасоленная
Бурая полупустынная	2	Приволжский р-н, пос. Новоначаловский, (в 250 метрах от трассы Началовское шоссе)	0,2	незасоленные
	4	г. Астрахань, Трусовский р-н, ул. Коломенская. (на берегу протоки Серебряная Воложка)	0,4	слабозасоленная
	7	Приволжский р-н, с. Яксатово (3 км от Астрахани)	1,6	сильнозасоленная
	8	Приволжский р-н, Ч/с 1, Кулаковский промузел, 2й проезд Рождественского (в районе ОАО «Стальмонтаж»)	2,3	очень сильно засоленная
	9	г. Астрахань, Советский р-н, Аэропортовский проезд (в садоводческом товариществе «Зодчий» на первой линии относительно Аэропортовского проезда, в непосредственной близости от аэропорта Астрахань)	2,6	очень сильно засоленная
	12	г. Астрахань, Ленинский р-он, пос. Мошаик (садоводческое товарищество «Заря»)	0,2	незасоленная
	14	Енотавский р-н, с. Пришиб (200 км от Астрахани)	0,2	незасоленная
	17	Приволжский р-н, с. Началово, Коттеджный поселок, р-он ул. Прибрежная. В 500х метрах от береговой линии реки Кривая Болда	2,0	сильнозасоленная
19	Приволжский р-н, Ч/с 2, с. Яксатово, на 2-й береговой линии реки Кизань, вблизи трассы Астрахань — Камызяк	0,3	слабозасоленная	
22	Кировский р-н, Началовское шоссе, р-н «Кардиоцентр» (в 100 метрах от Началовского шоссе)	1,2	сильнозасоленная	

Продолжение таблицы 1

Тип почвы	№ почвенного образца	Место отбора	Засоленность почвы	
			Величина сухого остатка водной вытяжки, %	Степень засоления
1	2	3	4	5
Аллювиальная дерновая	5	Красноярский р-н, с. Сеитовка (50 км от Астрахани)	0,3	слабозасоленная
	6	Икрянинский р-н, пос. Красные Баррикады на берегу реки Бертюль	2,8	очень сильно засоленная
	11	Наримановский р-н, ул. Магистральная/Строительная, на 2-й линии ул. Магистральная	2,4	очень сильно засоленная
	13	Красный Яр, с. Забузан (27 км от Астрахани)	2,9	очень сильно засоленная
	15	г. Астрахань, Кировский р-н, пер. Театральный	0,4	слабозасоленная
	16	Володарский р-н, с. Диановка (60 км от Астрахани)	0,2	незасоленная
	21	Володарский р-н, с. Крутое (65 км от Астрахани)	1,4	сильнозасоленная
Светло-каштановая	10	Черноярский р-н (260 км от Астрахани), 2 км от села Зубовка, в займище	0,2	незасоленная
	23	Ахтубинский р-н, г. Ахтубинск (289 км от Астрахани)	1,1	сильнозасоленная

вый, агар глицерин-нитратный) имело существенные отличия и варьировало от $0,3 \cdot 10^6$ до $1,0 \cdot 10^7$ КОЕ/г почвы.

В исследуемых почвенных образцах были обнаружены сапротрофные микроорганизмы ($2,2 \cdot 10^6$ КОЕ/г — $4,8 \cdot 10^6$ КОЕ/г почвы), участвующие в деструкции органических веществ в почве и олиготрофные микроорганизмы ($1,1 \cdot 10^6$ КОЕ/г — $4,5 \cdot 10^6$ КОЕ/г почвы).

Несмотря на то, что образцы почв № 18 (аллювиальная луговая), № 22 (бурая полупустынная), № 23 (светло-каштановая) являются сильнозасоленными, численность азотфиксирующей и сахаролитической микрофлоры в них оказалась самой высокой. Количество аборигенной олиготрофной микрофлоры было наибольшим в 18 образце $4,5 \cdot 10^6$ КОЕ/г почвы.

Анализ общей численности физиологических групп показывает, что в образцах почв № 5, № 6, № 9, № 10, № 11, № 15, № 18, № 22, № 23 преобладают актиномицеты ($0,2 \cdot 10^7$ КОЕ/г — $2,2 \cdot 10^7$ КОЕ/г). Высокий титр актиномицетов, возможно, связан с доминированием спор, а не мицелия.

Микроскопическое исследование полученных колоний показало присутствие различных морфотипов клеток: палочки, кокки, а также склонные к полиморфизму клетки. На ГРМ-агаре доминируют грамположительные спорообразующие и грамотрицательные палочки. Олигонитрофильная микрофлора на среде Эшби характеризовалась грамотрицательными и грамположительными палочками и полиморфными клетками. На голодном агаре обнаружены грамположительные мелкие полиморфные формы. На среде Чапека выявлены микромицеты родов *Alternaria*, *Aspergillus* и *Fusarium*. Выявлено, что относительное число грибов в почве уменьшалось при одновременном увеличении их видового состава. Амилитические микроорганизмы представлены грамположительными актиномицетоподобными формами, часть из которых принадлежала к стрептомицетам [Гаузе, 1983].

В результате выделены в изоляты 21 штамм стрептомицетов. Следует отметить, что результатами проведенных анализов подтверждается, что типичные формы стрептомицетов, относящиеся к аэробам и образующие мицелий, подобно бациллам, широко распространены

Таблица 2. Количественный учет микроорганизмов в исследуемых почвах

Тип почвы	№ поч-венного образца	Количество микроорганизмов, выделенных на питательных средах, КОЕ/г почвы								
		ГРМ-агар (10 ⁶)	Среда Эшби (10 ⁶)	Агар голодный (10 ⁶)	Среда Чапека (10 ⁶)	Среда Гаузе № 2 (10 ⁶)	Среда крах-маль-но-казе-иновая (10 ⁷)	Агар крахма-льно-аммиач-ный (10 ⁶)	Агар гли-церин-ар-гини-новый (10 ⁶)	Агар глице-рин-нитрат-ный (10 ⁶)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Алювиальная луговая	1	3,8	1,9	2,5	0,6	4,2	0,4	6,8	5,6	7,2
	3	2,2	2,5	2,6	0,4	3,2	0,3	5,9	4,9	6,6
	20	3,7	3,1	1,1	2,2	3,9	1,0	5,3	5,4	8,6
	18	3,2	6,1	4,5	4,5	3,4	0,4	7,5	9,4	8,6
Бурая полупустын-ная	2	3,0	2,1	1,3	0,4	2,5	0,2	4,1	5,0	5,9
	4	2,7	1,5	1,5	0,3	3,5	0,3	6,2	6,0	3,9
	7	2,9	2,2	2,6	0,4	2,5	0,3	5,5	5,7	4,6
	8	2,8	2,7	2,3	0,4	3,5	0,3	5,7	6,2	5,7
	9	3,5	4,9	1,5	3,8	5,0	0,8	9,5	9,3	9,5
	12	2,8	1,2	1,5	4,2	2,5	2,2	3,2	6,2	7,3
	14	3,2	3,6	2,2	5,2	3,0	0,4	3,5	4,8	4,9
	17	2,5	3,2	1,7	1,9	2,9	0,9	6,5	7,5	5,9
	19	3,5	2,5	2,3	4,2	4,1	0,3	4,9	5,0	5,5
	22	4,5	6,5	1,5	4,6	3,5	1,0	8,6	9,3	8,9
Алювиальная дерновая	5	3,2	3,5	2,7	0,7	4,2	0,7	9,4	9,0	8,2
	6	3,1	4,1	3,0	0,5	4,1	0,7	8,5	8,8	8,4
	11	3,3	3,2	2,5	3,5	4,5	1,0	8,4	8,7	9,5
	13	3,0	2,4	1,6	6,2	3,5	0,7	4,1	4,4	7,2
	15	3,3	5,7	3,1	2,8	2,8	0,9	9,5	8,6	9,6
	16	2,9	2,0	2,0	2,6	4,3	0,4	4,7	5,2	6,9
	21	3,2	3,4	2,2	2,5	2,2	0,4	2,1	5,7	7,2
Светло-каштановая	10	3,8	5,3	2,3	2,8	4,8	0,9	9,9	9,6	8,7
	23	4,8	7,0	1,7	5,2	2,5	0,9	9,4	8,4	9,0

Таблица 3. Идентификация отобранных штаммов стрептомицетов (по Гаузе, 1983 г.)

№	№ отобранного штамма	Секция	Серия
1	2	Cinereus	Achromogenes
2	3	Albus	Albocoloratus
3	10	Albus	Albocoloratus
4	11	Cinereus	Violaceus
5	18	Roseus	Roseoviolaceus

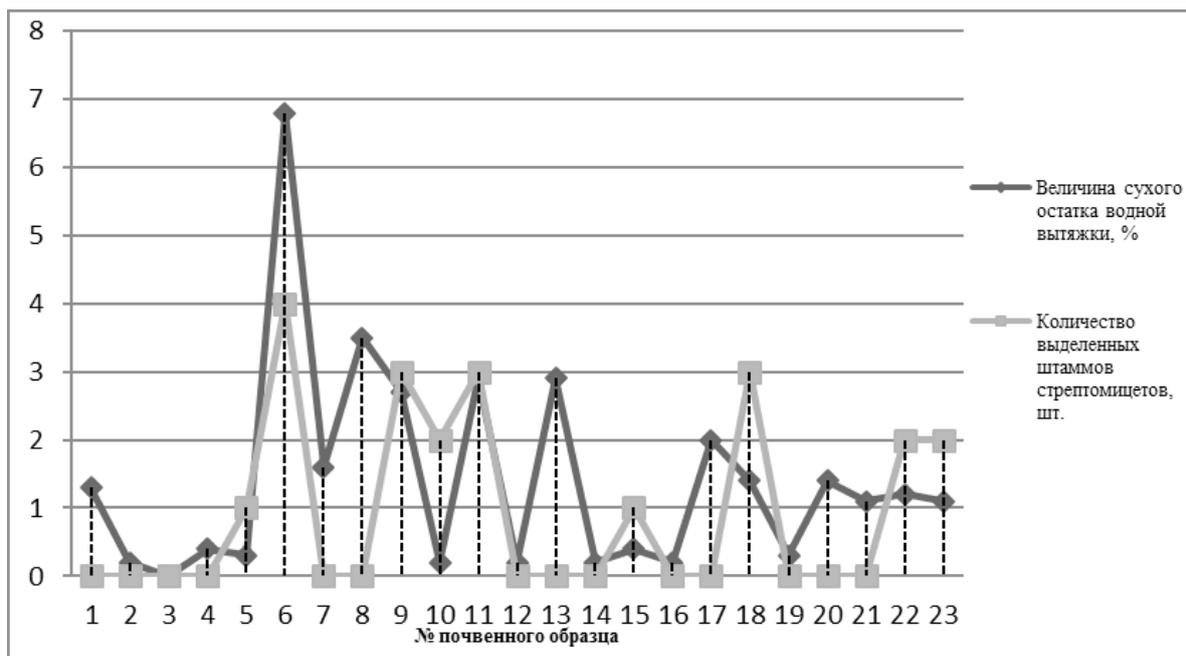


Рис. 1. Зависимость числа выделенных штаммов стрептомицетов от степени засоленности почвы

в почвах Астраханской области. Разобщенные данные о видовом составе стрептомицетов разных почв можно найти в работах Г.М. Зеновой (2007), Д.Г. Звягинцева (2012) и других ученых [Azua-Bustos, 2012; Chelsea, 2006; Fierer, 2003; Lester, 2007, Maksimova, 2015; Unger, 2009].

Установлено, что наибольшее многообразие и распространение почвенных комплексов *Streptomyces* встречается в образцах почв с повышенной степенью засоления (№ 6, № 9, № 11, № 18, № 22, № 23). В образце № 6 с наибольшей величиной сухого остатка выявлено максимальное количество стрептомицетов. В результате проведения корреляционно-регрессионного анализа была установлена взаимосвязь (коэффициент корреляции $r=0,5379$) между числом выделенных штаммов стрептомицетов и степенью засоленности почвы (рис. 1).

В связи с тем, что в процессе жизнедеятельности стрептомицетов продуцируется комплекс вторичных

продуктов обмена (метаболитный комплекс), возникла необходимость оценить его возможное фитотоксическое действие в опыте на растениях томатах с целью изучения потенциальных биотехнологических свойств.

Наличие ростстимулирующего, ингибирующего или нейтрального эффекта определяли, сравнивая всхожесть семян в контрольном и опытных вариантах.

На 4-е сутки культивирования обнаружено прорастание семян томатов. На 7-е сутки наибольшее прорастание обнаружено при обработке штаммами № 3 (50,0%), 2(48,3%), 10 (45,0%), 11 (40,0%), 18 (38,3%) (рис. 2). Обработка штаммами № 9, 12, 14, 20 не дала результатов.

На 14 сутки инкубирования наибольшая всхожесть наблюдалась при обработке семян культуральными жидкостями тех же штаммов стрептомицетов № 2 (76,7%), № 3 (68,3%), № 10 (70,0%), № 11 (71,7%), № 18 (75,0%). Показатели всхожести семян, обработанных данными

штаммами стрептомицетов, были выше контрольных вариантов на 3,3–18,4, в сравнении с контролем.

Анализ полученных данных показал, что фитотоксическое действие на томаты сорта Новичок наблюдалось в вариантах опыта с культуральной жидкостью десяти штаммов № 8, № 9, № 12, № 13, № 14, № 15, № 17, № 19, № 20, № 21.

В ходе работы был проведен анализ принадлежности 5 штаммов стрептомицетов к Секции и Серии по Гаузе (1983), характеризующихся отсутствием фитотоксичности [2]. Исследуемые штаммы высевались на следующие питательные среды: глицерин-нитратный агар, крахмало-казеиновая среда, овсяный агар, Гаузе 1, Гаузе 2. Сравнительное изучение диагностических признаков при росте штаммов стрептомицетов на данных средах проводили на 7, 14 и 21 сутки (табл. 3).

Принадлежность изолятов к роду *Streptomyces* предварительно определяли по наличию вегетативных гиф и наличию цепочек из нескольких неподвижных спор на воздушном мицелии.

Заключение

Полученные данные, а также накопленный к настоящему времени экспериментальный материал [1, 15, 17,

22] позволяют сделать заключение, что численность микроорганизмов в почвах различных типов Астраханской области находится в пределах порядков 10⁶–10⁷, а результаты определения качественного состава микроорганизмов, полученные в ходе микробиологического анализа, свидетельствуют о наличии сапротрофов, олиготрофов, олигонитрофилов, сахаролитиков, амилолитиков в исследуемых почвах.

Установлено, что в почвах Астраханской области, которая характеризуется высокими концентрациями солей и недостатком влаги, одними из наиболее распространенных почвенных микроорганизмов являются актиномицеты, в том числе стрептомицеты. Наибольшее многообразие и распространение почвенных комплексов *Streptomyces* встречается в образцах почв с повышенной степенью засоления, что, на наш взгляд, связано с доминированием спорных форм.

Данные по влиянию штаммов стрептомицетов на всхожесть семян томата сорта Новичок розовый свидетельствуют о том, что наиболее высокие значения обнаружены при обработке семян культуральной жидкостью следующих штаммов: № 2, № 3, № 10, № 11, № 18. Таким образом, 5 штаммов стрептомицетов, характеризующихся отсутствием фитотоксичности, могут иметь потенциальное значение в биотехнологии.

ЛИТЕРАТУРА

1. Батаева Ю. В., Яковлева Л. В., Григорян Л. Н. 2015. Комплекс микроорганизмов в почвах сельскохозяйственных угодий Дельты Волги. В кн.: Роль почв в биосфере и жизни человека, М.: 154–155.
2. Гаузе Г. Ф., Преображенская Т. П., Свешникова М. А. 1983. Определитель актиномицетов. В кн.: Роды *Streptomyces*, *Streptomycetaceae*, *Chainia*. М., Наука, 248.
3. Григорян Л. Н., Батаева Ю. В. 2014. Исследование стрептомицетов в почвенных экосистемах аридной зоны. В кн.: Современные проблемы физиологии, экологии и биотехнологии микроорганизмов, М., МАКС Пресс: 67–68.
4. Залибеков З. Г., Новикова Н. М. 2016. Природные и антропогенные изменения аридных экосистем и борьба с опустыниванием. В кн.: «Аридные экосистемы» и современное состояние аридных земель мира, 3 (67): 5–14.
5. Звягинцев Д. Г., Зенова Г. М., Судницын И. И. 2012. Развитие актиномицетов в условиях почвенной засухи. В кн.: Материалы докладов VI Съезда Общества почвоведов имени В. В. Докучаева. Т. 2. Карельский научный центр РАН. Петрозаводск: 345–346.
6. Зенова Г. М., Оборотов Г. В., Норовсурэн Ж., Федотова А. В., Яковлева Л. В. 2007. Галофильные и алкалофильные стрептомицеты засоленных почв. Почвоведение, 11: 1347–1353.
7. Зенова Г. М., Дуброва М. А., Звягинцев Д. Г. 2010. Структурно-функциональные особенности комплексов почвенных психротолерантных актиномицетов. Почвоведение, 4: 482–487.
8. Зенова Г. М., Манучарова Н. А., Звягинцев Д. Г. 2011. Экстремофильные и экстремотолерантные актиномицеты в почвах разных типов. Почвоведение, 4: 457–478.
9. Зенова Г. М., Грачева Т. А. 2012. Температура как фактор формирования комплексов почвенных термотолерантных и психротолерантных мицелиальных актинобактерий. В кн.: Материалы докладов VI Съезда общества почвоведов им. В. В. Докучаева, Петрозаводск-М., Т. 2: 347–348.
10. Лубсанова, Д. А., Зенова Г. М., Кожевин П. А., Манучарова Н. А., Шваров А. П. 2014. Мицелиальные актинобактерии засоленных почв аридных территорий. Вестник Московского университета. Серия 17. Почвоведение, 2: 44–48.
11. Халилова Э. А., Котенко С. Ц., Исламмагомедова Э. А., Гасанов Р. З., Абакарова А. А., Аливердиева Д. А. 2017. Экстремофильные микробные сообщества засоленных почв и их разнообразие в регионе Прикаспийской низменности. Аридные экосистемы, Т. 23. (71): 52–56.
12. Яковлева Л. В., Федотова А. В. 2009. Практикум по химическому анализу почв. В кн.: Рабочая тетрадь по почвоведению, Астрахань, Издательский дом «Астраханский университет»: 37.

13. Яковлева Л.В., Перевалов С.Н., Подковырова А.С. 2009. Структура и морфологические особенности антропогенно-измененных почвенно-растительных комплексов дельты Волги. Вестник Оренбургского государственного университета. Спецвыпуск, Ч. II: 307–309.
14. Azua-Bustos A., Urrejola C. 2012. Vicuna Life at the dry edge: microorganisms of the Atacama. Desert. FEBS Lett, 586: 2939–2945.
15. Chelsea L., Crenshaw, Robert L., 2006. Sinsabaugh Microbial Responses to Long-Term N Deposition in a Semiarid Grassland Martina. Microbial Ecology, 51(1): 90–98.
16. Douterelo I., Goulder R., Lillie M. 2010. Soil microbial community response to land-management and depth, related to the degradation of organic matter in English wetlands: implications for the in situ preservation of archaeological remains. Applied Soil Ecology, 44: 219–227.
17. Fierer N., Schimel J. P., Holden P. A. 2003. Variations in microbial community composition through two soil depth profiles. Soil Biol Biochem, 35: 167–76.
18. Ford H., Rousk J., Garbutt A., Jones L., Jones D. L. 2013. Grazing effects on microbial community composition, growth and nutrient cycling in salt marsh and sand dune grasslands. Biology and Fertility of Soils, 49 (1): 89–98.
19. Kotova A., Golichenkov M., Umarov M. 2013. Microbiological activity in the anthills of fallow lands (Ryazan region). Вестник Московского университета. Серия 17. Почвоведение, 68 (2): 78–81.
20. Kurapova A., Zenova G., Sudnitsyn I. 2012. Thermotolerant and thermophilic actinomycetes from soils of Mongolia desert steppe zone. Microbiology, 81(1): 98–108.
21. Lester E., Satomi M., Ponce A. 2007. Microflora of extreme arid Atacama Desert Soils. Soil Biol Biochem, 39: 704–708.
22. Maksimova E., Abakumov E. 2015. Wildfire effects on ash composition and biological properties of soils in forest–steppe ecosystems of Russia. Environmental Earth Sciences, 74 (1): 4395–4405.
23. Unger I. M., Kennedy A. C., Muzika R. M. 2009. Flooding effects on soil microbial communities. Applied Soil Ecology, 42 (1): 1–8.
24. Wang L., Liu H., Liu Y., Li J., Shao H., Wang W., Liang C. 2014. Soil Characteristic Comparison of Fenced and Grazed Riparian Floodplain Wetlands in the Typical Steppe Region of the Inner Mongolian Plateau. The Scientific World Journal: 10–12.

© Григорян Лилит Норайровна (lilyagrigoryan90@gmail.com), Батаева Юлия Викторовна,
Яковлева Людмила Вячеславовна, Шляхов Виктор Александрович.
Журнал «Современная наука: актуальные проблемы теории и практики»

