

СОВЕРШЕНСТВО БИОЛОГИЧЕСКОЙ ОРГАНИЗАЦИИ И МЕХАНИЗМЫ СТРЕССОУСТОЙЧИВОСТИ *RHODOCOCCLUS SENSU STRICTO* *

И.Б. Ившина, *Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН;*

Пермский государственный национальный исследовательский университет

М.С. Куюкина, *Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН;*

Пермский государственный национальный исследовательский университет

А.В. Криворучко, *Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН;*

Пермский государственный национальный исследовательский университет

Для цитирования:

Ившина И.Б., Куюкина М.С., Криворучко А.В. Совершенство биологической организации и механизмы стрессоустойчивости *Rhodococcus sensu stricto* // Вестник Пермского федерального исследовательского центра. – 2024. – № 3. – С. 15–31. <https://doi.org/10.7242/2658-705X/2024.3.2>

Бактерии разумны

Среди микроорганизмов загрязнённых сред, так называемых стресс-толерантов, особое место принадлежит бактериям рода *Rhodococcus* (класс *Actinomycetes*, порядок *Mycobacteriales*, семейство *Nocardiaceae*), способным эффективно противостоять широкому кругу стрессовых воздействий на фоне резкого снижения качества природной среды. Родококки, обладая комплексом стратегических приемов выживания, занимают доминирующее положение в биоценозах антропогенно нагруженных почвенных и водных экосистем. В работе рассматривается совокупность основных биологических свойств экстремотолерантных *Rhodococcus* spp. и исследуются ответные реакции родококков, запускаемые ими в ответ на присутствие экотоксикантов. Представлена информация, полученная в результате многолетних исследований биоразнообразия *Rhodococcus*-биодеструкторов сложных органических соединений, а также влияния родококков на процессы естественного восстановления нефтезагрязнённых экосистем. Особое внимание обращено на спектр относительно универсальных черт и особенностей *Rhodococcus* в условиях индукции ферментного оксигеназного комплекса, а также на новые факты о взаимодействии родококков с чужеродными соединениями и о многообразных взаимодополняющих механизмах защиты от экологических стрессов. Полученные сведения дают понимание роли *Rhodococcus* в функционировании биосферы, очищении или

* Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 124020500028-4 Биоразнообразие микроорганизмов антропогенно загрязнённых экосистем и функционально-генетические механизмы их адаптации к стрессовым условиям окружающей среды)

снижении токсичных компонентов в условиях экологической дестабилизации окружающей среды, создают предпосылки и дополнительные возможности для разработки и реализации более совершенных экобиотехнологий очистки окружающей среды, обезвреживания или эффективного использования отходов, возникающих в ходе промышленного производства. Наблюдая за умением этих умных бактерий переносить стрессовые ситуации, нельзя не восхищаться тем, как относительная простота устройства *Rhodococcus* гармонично сочетается с удивительным совершенством их биологической организации и способностью к формированию разнообразных оборонительных тактик и наступательных стратегий для сохранения экологического конкурентного преимущества.

Ключевые слова: микроорганизмы загрязнённых сред, *Rhodococcus*, биодegradация, экополлютанты, механизмы адаптации, стрессоустойчивость, экобиотехнологии.

Введение

Проблема загрязнения почвенных и водных экосистем нефтепродуктами, тяжёлыми металлами и другими вредными веществами становится всё более острой для большинства крупных ресурсодобывающих регионов РФ, в том числе Пермского края. Вошедшие в сегодняшнюю практику ксенобиотики в самых различных комбинациях друг с другом, а также с факторами окружающей среды, оказывают масштабное негативное воздействие на живые организмы и среду их обитания. Проблема улучшения качества и очистки окружающей природной среды от экополлютантов определяет необходимость интенсивного и глубокого исследования *микроорганизмов загрязнённых сред*, являющихся первичными ответчиками на негативное воздействие экотоксикантов, способными не только легко адаптироваться, но и противостоять искажённым условиям местообитания, «комфортно» существовать в техногенно загрязнённых биотопах и играть существенную роль в обезвреживании высокотоксичных веществ антропогенного происхождения.

Среди таких стресс-толерантов особое место занимают аборигенные актинобактерии рода *Rhodococcus* Zopf 1891 (домен 'Bacteria', субфилум *Terrabacteria*, филум *Actinomycetota*, класс *Actinomycetes*, порядок *Mycobacteriales*, семейство *Nocardiaceae*), характеризующиеся наи-

большим разнообразием деградируемых ксенобиотиков и способные с помощью кометаболизма (с использованием альтернативных источников углерода) полностью минерализовать химические загрязнители до простых веществ, часто с получением полезного продукта [1–8]. Еще до недавнего времени родококки вызывали умеренный интерес научного сообщества. Казалось бы, медленный рост, отсутствие выраженных патогенных свойств, сложная детективная таксономическая история, уникальное строение жесткой, не поддающейся разрушению клеточной стенки и др. не способствовали вовлечению их в круг фундаментальных объектов исследования. Однако по мере накопления данных становилось явным, что они обладают экстраординарным разнообразием ценных свойств и функций, круг которых пока очерчен только примерно.

На протяжении последних нескольких лет родококки, благодаря реальной пользе от их применения, находятся в центре внимания исследователей [6, 9–13]. Сводная характеристика современного статуса *Rhodococcus*, различных аспектов биохимической и генетической индивидуальности родококков, представлена в книге «Biology of *Rhodococcus* (Microbiology Monographs)» (2019) [14], первом в своем роде международном научном издании, претерпевшем два выпуска и полностью посвященном монографи-

ческому описанию одной из наиболее сложных в систематическом отношении групп актинобактерий. Особенности биологии развития и дифференциации, строения и функций стресс-толерантных *Rhodococcus* spp. отражены в атласе «Углеводородокисляющие родококки: особенности биологической организации под воздействием экополлютантов» (2021) [15], в котором осуществлена первая попытка успешно систематизировать особенности морфологии этой довольно своеобразной в своей метаболической универсальности группы бактерий, специализированных в структурном и физиолого-биохимическом отношении для разложения углеводов и других липофильных органических соединений.

В настоящей работе выборочно представлены лишь некоторые факты, полученные в лаборатории алканотрофных микроорганизмов ИЭГМ УрО РАН в результате проведенных систематических многолетних комплексных регионально-ориентированных исследований биоразнообразия *Rhodococcus*-биодеструкторов сложных органических соединений, а также влияния родококков на процессы естественного восстановления нефтезагрязненных экосистем [16–22]. Особое внимание обращено на спектр универсальных черт и особенностей *Rhodococcus* в условиях индукции ферментного оксигеназного комплекса, а также на новые факты о взаимодействии родококков с чужеродными соединениями и на многообразные взаимодополняющие механизмы защиты от экологических стрессов. Приведённые сведения дают понимание роли *Rhodococcus* в функционировании биосферы, очищении токсичных компонентов в условиях экологической дестабилизации окружающей среды, создают предпосылки и дополнительные возможности для разработки и реализации более совершенных экобиотехнологий очистки окружающей среды, обезвреживания или эффективного использования отходов, возникающих в ходе промышленного производства.

**Экологическая география,
диапазон возможных мест обитания
и особенности биологии
Rhodococcus – компонентов
микробиоценозов природных
и антропогенно загрязнённых
экосистем**

Rhodococcus spp. известны в основном как типичные обитатели почвы, в том числе арктических и антарктических почв, загрязненных нефтью. Они населяют также поверхностные пресные, грунтовые, минеральные и пластовые воды. Обитают они и в донных осадках северных морей, загрязненных нефтепродуктами, а также в ассоциациях с растениями [23–25]. Ассоциируясь с растениями, родококки не только стимулируют их продуктивность [26, 27], но и могут вызывать патологию [28–30]. В настоящий момент достоверно документирована патогенная природа *Rhodococcus equi* для человека и животных [31–34].

Таким образом, *Rhodococcus* spp. занимают практически все ниши, пригодные для существования живых организмов и обнаруживаются на всех континентах. Однако знания о распространении и сезонной динамике пресноводных и морских популяций аборигенных родококков пока еще довольно скудны, мало данных, касающихся изучения их физиологической и экологической роли в пресноводных и морских сообществах бактериопланктона. Не решен вопрос о том, являются ли родококки постоянными их обитателями или занесены из почвы. Есть лишь предположение о том, что родококки в покоящейся кокковидной стадии переходят в пресные и морские среды [35].

Для *Rhodococcus* свойственны гетерогенность популяций и их циклический характер развития, динамическая изменчивость и наличие морфологических переходов. Родококки способны образовывать конкурентоспособные дифференцированные клеточные формы: (1) специализированные цистоподобные клетки («щисты покоя», «резервные» клетки, крайняя стадия изменчивости), приспособленные к

длительному существованию при воздействии факторов, неблагоприятных для роста, или (2) отличающиеся по размеру и конфигурации обособленные клеточные ассоциаты.

Временно покоящиеся формы образуются в жизненном цикле родококков в неоптимальных для роста условиях, например, азотной лимитации (рис. 1, а-г). В отличие от вегетативных клеток (рис. 1, а, б) они характеризуются наиболее экономичной укороченной коккоидной формой (рис. 1, г), уменьшением объёма клеток вследствие обезвоживания, отсутствием признаков деления (рис. 1, в, г) и колониобразующей активностью, сниженным уровнем метаболизма, повышенной устойчивостью к экстремальным факторам внешней среды (например, к действию высоких и низких температур, осмо-

тическому и рН стрессу, УФ-облучению и др.) и отличаются от активных (вегетативных) клеток особенностями ультраструктурной организации (наличие уплотнённой клеточной стенки и наружного капсульного слоя, повышенная плотность и фрагментация цитоплазмы, компактизация нуклеоида) [36].

Наибольшим изменениям подвергается клеточная стенка родококков: снижается текучесть внутрицитоплазматической мембраны, увеличивается степень гидрофобности и адгезивная активность клеток и, как следствие, снижается их чувствительность к действию аутолитических ферментов. При исчерпании источников органического углерода деятельность *Rhodococcus* в открытых экосистемах замирает, бактерии переходят в состояние покоя до нового притока питательных веществ и энергии.

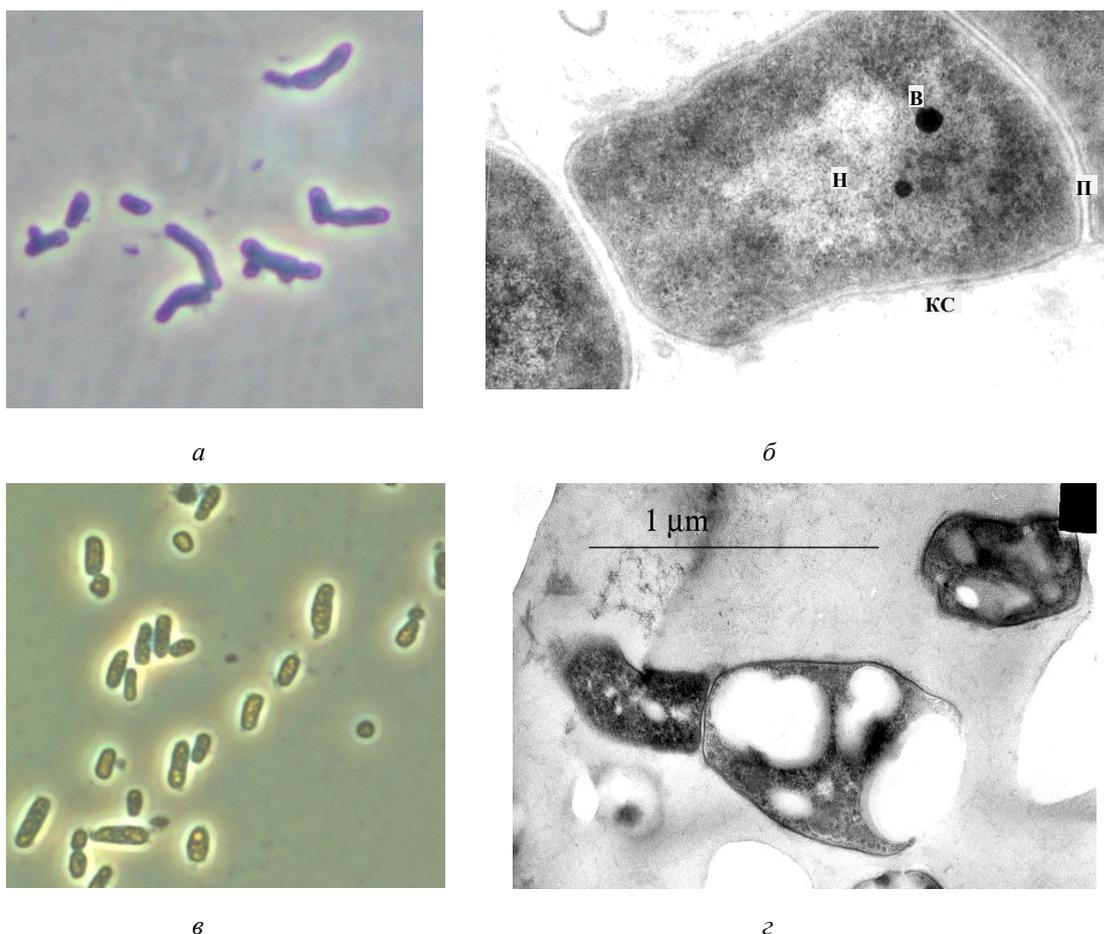


Рис. 1. Вегетативные (а, б) и цистоподобные покоящиеся (в, г) в условиях азотного лимита клетки в фазово-контрастном (а, в) и электронном (б, г) микроскопах [15, 36]:

Н – нуклеоид, КС – клеточная стенка, П – поперечная перегородка, В – волютин (гранулы полифосфатов), Ж – жировые включения

При этом большая часть клеток подвергается лизису, отдельная часть клеток приобретает неактивную переживающую форму (цисты). В виде цист клетки могут находиться длительное время.

Переход родококков в покоящееся состояние, по-видимому, можно рассматривать как крайнюю степень их изменчивости, как особую гибкую форму адаптации к внешним негативным воздействиям. При наступлении благоприятных условий в обогащённой внешней органикой среде родококки восстанавливают численность за счёт этих переживающих форм. Очевидно, такая форма имеет биологическую целесообразность, способствует выживанию и освоению бактериальной популяцией новых ниш при комплексном изменении окружающей среды и воздействию одновременно нескольких неблагоприятных абиотических факторов. При этом следует отметить, что на данный момент особенности персистирующих форм родококков пока ещё изучены недостаточно полно.

Родококки обладают жесткой гидрофобной сложной по структуре клеточной стенкой (IV хемотип), специфическим компонентом которой являются характерные миколовые кислоты – высокомолекулярные гидроксильированные длинноцепочечные (содержащие 28–54 атомов углерода) жирные кислоты с разветвленной цепью [37]. Благодаря наличию миколовых кислот и специфических окислительных мультиферментных систем с разнообразными каталитическими возможностями *Rhodococcus* spp. способны сравнительно легко поглощать и разлагать практически любые гидрофобные загрязнители, в том числе такие предельно восстановленные труднодоступные токсичные и устойчивые соединения, как углеводороды (алканы, циклоалканы, ароматические, полициклические ароматические, нитроароматические, а также широкий спектр предельных и непредельных алифатических хлорированных углеводородов) при раздельном и сочетанном их воздействии [5, 19, 38–41].

Родококки не обладают катаболической репрессией и способны к разложению, детоксикации и инактивированию высокотоксичных эмерджентных загрязнителей, которые аккумулируются и сохраняются в природных экосистемах из-за своей крайней устойчивости: пестициды, фунгициды, инсектициды, сурфактанты, растворители, металлы и металлоиды, лекарства [6, 8, 42–47]. Среди них растущую озабоченность во всем мире вызывают наиболее опасные активные фармацевтические контаминанты, представляющие собой в основном синтетические ароматические соединения, в последние несколько десятилетий повсеместно обнаруживающиеся в водной и наземной средах и относящиеся к группе потенциально опасных мутагенов [6, 48–50]. Вместе с тем родококки активно используются в биокатализе фармацевтических прекурсоров и при разработке новых лекарственных средств. Универсальные стабильные биокатализаторы *Rhodococcus* обеспечивают широкий спектр химико-ферментативных реакций и используются для получения каротиноидов, биофлокулянтов, биосурфактантов, акриламидов и др. [4, 51, 52].

Экологически значимые виды *Rhodococcus* spp. являются типичными доминирующими представителями микробных сообществ нефтезагрязненных почв и отложений [5, 53, 54]. Родококки – признанные супердеструкторы углеводов разных классов и нефтепродуктов. Углеводороды окисляются ими внутриклеточно при поглощении из водной фазы и/или в результате прямого контакта с бактериальными клетками, обладающими липофильной поверхностью, и при сольубилизации поступающего нерастворимого в воде субстрата в клетку. Индивидуальные низкомолекулярные жидкие *n*-алканы от C₅ до C₁₁ и некоторые ароматические углеводороды могут незначительно растворяться в воде. Высокомолекулярные гомологи практически нерастворимы. Процесс окисления углеводородов начинается с пассивной диффузии углеводородов по всей поверхности клеточной стенки, здесь они аккумулируют-

ются в неизменённом виде и удерживаются без окисления в значительных количествах – до 50–80% поглощенного углеводородного субстрата. При этом клеткой вырабатываются специфические эндобиосурфактанты гликолипидной природы (трегалолипиды), проявляющие высокую межфазную, эмульгирующую и солюбилизующую активность [55–60]. Биосурфактанты солюбилизуют в своих мицеллах углеводороды, тем самым повышая их биодоступность, и способствуют молекулярно-диффузионному передвижению сквозь клеточную стенку посредством эмульгирования углеводородов до цитоплазматической мембраны – места локализации адаптивных окислительных ферментов (оксигеназ), участвующих в первичной атаке углеводородного субстрата [60, 61]. В процессе оксигенации и последующей минерализации углеводородов в цитоплазме формируются резервные запасы углерода (остаточные углеводороды, высокомолекулярные полифосфаты, специализированные липиды, в том числе фосфолипиды, гликолипиды, полигидроксиалканоаты, триацилглицерина и эфиры воска), что может служить для регуляции текучести клеточной мембраны и её проницаемости для разных молекул и в целом способствовать выживанию родококков, особенно при дисбалансе между углеродом и азотом, лимитировании источников питания, голодании и других экстремальных условиях на протяжении длительного времени [62–65].

Родококки устойчивы к высоким концентрациям органических растворителей, активны в широком диапазоне экстремальных температур, значений pH, способны расти при высоких концентрациях соли [66, 67]. С исторической точки зрения наиболее полно охарактеризован метаболический потенциал почвенных актинобактерий *R. erythropolis* и *R. opacus*, в меньшей степени *R. jostii*, которые находят широкое применение в экологически безопасных технологиях нефтяной биоремедиации, производства биотоплива и биоконверсии отходов в ценные соединения [5, 68–71].

Rhodococcus spp. имеют геномы крупных и особо крупных (до 12,7 Mb) размеров необычной топологии и архитектуры, что объясняется тандемной дупликацией и латеральным переносом блоков генов. Они содержат легко переносимые линейные и/или кольцевые мегаплазмиды (>8,5 Mb). Особенности строения генома родококков – его задублированность и высокая пластичность – определяют особенности функционирования генома, что обеспечивает относительно легкую акклиматизацию родококков к различным средам обитания в широком диапазоне температур и значений pH и их катаболическую «безотказность», особенно в отношении гидрофобных «непокорных» ксенобиотиков [3, 10, 72–75].

Таким образом, *Rhodococcus* – перспективная в своей возможности применения в области защиты окружающей среды и биокатализа, своеобразная в своей метаболической универсальности группа актинобактерий, специализированных в структурном и физиолого-биохимическом отношении для разложения углеводородов и других липофильных органических соединений. Перечисленные выше свойства обуславливают приуроченность экологически значимых видов родококков к экстремальным специфическим (необычным) экосистемам, жесткие условия в которых отнюдь не способствуют активной жизнедеятельности многих микроорганизмов. *Rhodococcus* spp. занимают одно из доминирующих положений в антропогенно нарушенных биотопах и таким образом связаны с деятельностью человека и участвуют в восстановлении затронутых этой деятельностью экосистем. Относительно малые размеры *Rhodococcus* spp. (клетки в молодой (9–15 ч) культуре палочковидные, шириной 0,6–0,9 мкм и длиной от 2–5 до 7–12, иногда 15–18 мкм), уникальные свойства и структура их клеточной стенки обеспечивают защиту от поедания протистами. На настоящий момент накоплен значительный материал по биодеградации приори-

тетных поллютантов родококками с пониманием избыточных и универсальных путей их метаболизма, запущены проекты по геномным исследованиям родококков [4, 39]. Всё более документированной становится связь способностей родококков к разложению устойчивых труднодоступных ксенобиотиков, стрессовой выносливости к их воздействию и стратегий выживания *Rhodococcus* в естественных условиях комбинированного действия экотоксикантов и других экзогенных вредных факторов [23, 52, 67, 76–80].

Изучение этой фундаментальной взаимосвязи, раскрытие сложных механизмов защиты родококков от экологических стрессов в условиях усиливающегося антропогенного прессинга на природные экосистемы, более детальная расшифровка результатов различных стрессовых реакций, обеспечивающих перекрёстную устойчивость *Rhodococcus* ко многим химическим соединениям, могут открыть новые перспективы и привести к еще большему разнообразию промышленных и экологических приложений родококков в следующий период времени [8, 16, 20, 81, 82].

Перспективность использования родококков в природоподобных технологиях экологического восстановления загрязненных территорий на фоне описания в последнее десятилетие большого числа новых видов *Rhodococcus* spp. ставит также неотложную задачу определения степени потенциальной опасности при работе с ними с целью выяснения уровня риска при интродукции их в открытые природные экосистемы. Поскольку очевидно, что по мере дальнейшего ухудшения экологической обстановки в целом и патогенизации свободноживущих бактерий родококки с их универсальными механизмами адаптации к любой среде обитания могут проявлять факторы патогенности и со временем пополнить список потенциально патогенных агентов, из которых в техногенных очагах в почве и воде будут формироваться высоковирулентные (эпидемические) формы [17, 75].

Родококки – универсальные пластичные биодеструкторы газообразных (C₂–C₄) и жидких углеводородов

Характерная биологическая особенность актинобактерий рода *Rhodococcus* – способность избирательно осуществлять фиксацию и последующее полное окисление газообразных (этана, пропана, *n*-бутана, но не метана) и жидких углеводородов. Способность к окислительной деструкции углеводородов позволяет *Rhodococcus* успешно конкурировать за источники питания в естественных местах обитания и метаболизировать в условиях экологической дестабилизации природной среды. Вовлекая углеводороды в биотический круговорот, родококки играют важную роль в цикле углерода биосферы [5, 73, 83].

Особый интерес с экологической точки зрения представляет довольно редкое среди других микроорганизмов свойство отдельных видов *Rhodococcus* синтезировать все компоненты клеток не только за счет жидких углеводородов, но и высших газообразных гомологов метана (C₂–C₄). Изучение закономерности распространения пропан- и бутанокисляющих бактерий в грунтовых водах и почвах нефтеносных и ненефтеносных районов выявило приуроченность этих специфических устойчивых видовых популяций родококков относительно высокой плотности к контуру нефтеносных структур и установлена возможность использования их в качестве биопоказателей углеводородных залежей [84, 85]. В зоне нефтяных и газовых месторождений индикаторные бактерии образуют мощный биологический окислительный фильтр, оказывающий существенное влияние на диффундирующие от залежи к земной поверхности газообразные углеводороды. Обычно бактериальный фильтр развивается до такой степени, что полностью перехватывает поток газов из генерирующих слоев. Ранее было показано, что численность газоокисляющих родококков не подвержена резким сезонным колебаниям, а основным фактором, регулирующим объем их популяции в эко-

логических нишах, является интенсивность постоянного потока углеводородных газов [86]. Систематическое обнаружение газоокисляющих родококков в разные сезоны года свидетельствует о непрерывности процесса бактериальной ассимиляции газообразных углеводородов, мигрирующих из глубины к земной поверхности. Так, на площадях в пределах контура нефтяных месторождений в пробах снега выявлено относительно высокое содержание тяжелых углеводородных газов и бактерий, окисляющих их. Обнаружение газоокисляющих родококков в зимние периоды, очевидно, объясняется возможностью механического перемещения бактерий в зимние месяцы из нижних горизонтов почвы в верхние под воздействием восходящего газового потока во время замерзания почвы. Снежный покров – хороший сорбционный субстрат для аккумуляции и концентрации бактерий и газообразных углеводородов.

Как правило, родококки определенных видов (*R. rhodochrous*, *R. ruber*) достаточно быстро развиваются над месторождениями нефти и газа, а также в местах утечек горючих газов из подземных резервуаров-хранилищ, в породах и водах, расположенных на загазованных территориях [84–86]. Для выявления специфических мест обитания этих организмов нами в течение многих лет исследовались различные природные субстраты (подпочвенные отложения и подземные воды нефтеносных и ненефтеносных районов, придонные осадки и пресные водоемы, керны структурных скважин, снежный покров и приземный воздух и др.) сопредельных и контрастных эколого-географически удаленных регионов. Полученные изоляты представляли довольно гомогенную группу организмов и отличались однотипностью фенотипических свойств, включая морфологию колоний и микробных клеток [84, 85]. Пропан- и бутанокисляющие родококки не были обнаружены в субстратах, где наличие газообразных углеводородов обусловлено разложением органического вещества, а именно в образцах

ила, торфа, огородной, лесной и садовой почв. Основными экологическими факторами, лимитирующими их активную жизнедеятельность в составе микробиоценоза, являются наличие молекулярного кислорода и динамика среды. По нашим данным, наиболее благоприятными для жизнедеятельности этой группы организмов являются подпочвенные аэрируемые горизонты до уровня грунтовых вод, а также зоны неотектонической трещиноватости.

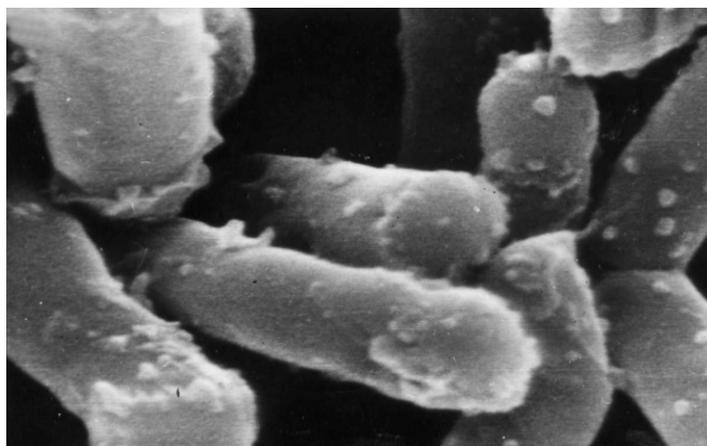
Отличительная черта родококков, характеризующихся способностью ассимилировать тяжелые газообразные *n*-алканы, – специфические придаточные структуры – шишковидные выросты диаметром 40–150 нм, своим основанием прикрепленные к клеточной оболочке, имеющие округлую или продолговатую форму и расположенные нерегулярно на наружной поверхности клетки (рис. 2, *a*). Назначение подобных множественных поверхностных органелл и механизмы межклеточных взаимодействий пока неясны. Можно лишь предположить, что они служат для увеличения относительной площади клеточной поверхности с целью обеспечения лучшего контакта клеток с газообразным ростовым субстратом, имеют высокий уровень вовлеченности в биологические процессы, полифункциональны и обеспечивают, скорее всего, контактное взаимодействие между клетками, удерживание их в микроколониях, биопленках и прикрепление к (а)биотическим субстратам, возможно, защите от хищников (фаготрофных протистов), а также передачу информации («эффекты кворума»). Шишковидные выросты, по-видимому, обладают не только адгезионными свойствами и выполняют агрегатные функции (играть роль в формировании многоклеточных и многослойных агрегатов), но могут быть связаны и с транспортом молекул ДНК при латеральном переносе генетических компонентов между клетками. Очевидно, образование морфофункциональных межклеточных контактов в колониях, способствующих возникновению коммуникаций между контактирующими клетками и эффектив-

ной генерации ответа своеобразной «кооперативной клеточной системы» на возможные экологические ситуации, – характерный приспособительный признак родококков, обеспечивающий их селективное преимущество и сохранение в природных средах.

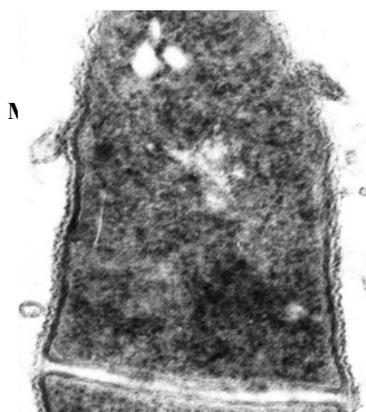
В присутствии газообразных углеводов в популяции родококков одновременно содержатся клетки, имеющие поверхностные структуры в результате выпячивания цитоплазматической мембраны в межклеточное пространство в виде круглых микровезикулоподобных образований (рис. 2, б). Образование их носит адаптивный характер. Пока не ясен механизм, запускающий процесс формирова-

ния таких пространственных структур. Очевидно, секретируемые клетками поверхностно-ассоциированные образования создают микроокружение, способствующее адгезии, пролиферации, многослойной агрегации клеток, стойкой колонизации субстрата и формированию биоплёнки. Кроме адгезивной, они могут выполнять, по-видимому, функцию защиты клеток от токсических эффектов углеводов и других неблагоприятных воздействий извне, а также участвовать в межклеточном сигналинге и транзите генетического материала [87–89].

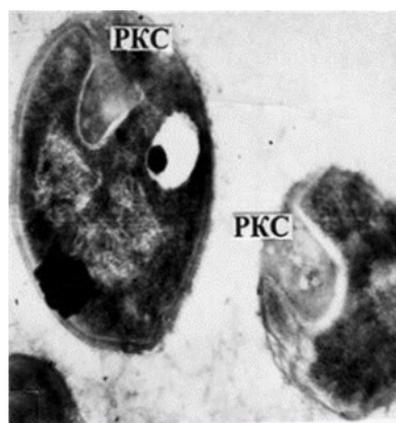
Особый интерес вызывает лабильность клеточной стенки у родококков, культивируемых в присутствии *n*-бутана (рис. 2, в).



а



б



в

Рис. 2. Сканирующая электронная микроскопия (а) и ультратонкие срезы (б, в) клеток *R. ruber* ИЭГМ 333 (а, б) и ИЭГМ 342 (в), выращенных на минеральной среде в атмосфере пропана (а, б) и *n*-бутана (в) [15, 17].

а – х 44 000, стрелкой показаны шишковидные выросты; б – х 50 000; в – х 45 000. МВ – микровезикулы, ЭПВ – электронно-плотные включения, ПКС – разрастание клеточной стенки

В таких клетках наблюдается активный синтез новых участков клеточной стенки. Разрастание клеточной стенки в глубь цитоплазмы, отделённое от протопласта цитоплазматической мембраной, начинается с нарушения целостности клеточной стенки. В ней появляются небольшие ячеистые утолщения, которые постепенно увеличиваются до крупных размеров (рис. 2, в). Эти разрастания часто имеют округлую форму и располагаются одиночно или группами. Около разрастаний клеточной стенки нередко появляются электронно-плотные включения (оксисомы), соответствующие местам локализации окислительных ферментов, участвующих в разложении углеводов (рис. 2, в). Поскольку клеточная стенка и её поверхность являются основным местом накопления углеводов, можно предположить, что избыточный рост клеточной стенки, увеличивающий её поверхность, связан с созданием динамического депо для полного насыщения клетки углеводородом, что обеспечивает фиксацию поступающего газообразного ростового субстрата и последующее его окисление.

Представленные результаты свидетельствуют о функциональной приспособленности родококков к использованию индивидуальных углеводов в качестве субстрата. Инкубация родококков в присутствии газообразных углеводов вызывает характерные изменения в ультраструктуре строения клеток. Данные ультраструктурные модификации носили обратимый характер – по мере проведения многократных последовательных пассажей культуры и инкубации клеток на стандартных органических питательных средах, наблюдаемые изменения клеточной ультраструктуры нивелировались. Выявленные клеточные адаптации родококков к утилизации углеводородного субстрата отражают метаболическую перестройку, сопряжённую с потреблением газообразных алканов, и могут рассматриваться в качестве одного из проявлений исключительной метаболической пластичности данной группы прокариотов, обеспечи-

вающей их выживание в экстремальных условиях естественных местообитаний. Установленные факты демонстрируют высокую адаптивную способность родококков к использованию газообразных углеводородов в качестве источника питания, что является важным фактором, определяющим их экологическую «успешность» в сложных природных нишах.

По нашим данным, наряду со способностью метаболизировать высшие газообразные гомологи метана (C_2-C_4), *R. ruber* окисляют жидкие *n*-алканы (C_5-C_{24}). Наиболее доступными и легко усвояемыми ростовыми субстратами являются углеводороды с длиной цепи от C_{11} до C_{16} . При росте на C_2-C_{16} родококки накапливают биомассу от 2,15 до 5,67 г/л АСВ [61]. В отношении потребления *n*-алканов C_5-C_{10} в большей степени проявляются индивидуальные особенности отдельных штаммов. Например, пропанокисляющий штамм *R. ruber* ИЭГМ 231, выделенный из родниковой воды на территории нефтедобывающего предприятия (<http://www.iegmc01.ru/strains/>), довольно интенсивно растёт на *n*-пентане, но обладает повышенной чувствительностью к токсическому воздействию *n*-гексана (C_6) и *n*-октана (C_8). При использовании *n*-гептана (C_7), *n*-нонана (C_9) или *n*-декана (C_{10}) рост весьма незначителен и сопровождается относительно невысоким (от 0,34 до 1,24 г/л) выходом сухой биомассы (Philp et al., 2002). Твёрдые индивидуальные парафины от C_{19} до C_{24} используют лишь единичные штаммы. Пропанметаболизирующие *R. ruber* способны окислять короткоцепочечные алкены до соответствующих 1,2-эпоксидов. С наиболее высокой скоростью окисляется пропилен. Как показывает практика, среди микроорганизмов, выделенных на богатых питательных средах или средах с жидкими углеводородами, как правило, не удается выявить штаммы, использующие высшие газообразные гомологи метана. Последние, по-видимому, являются селективным фактором, обуславливающим выделение пропан- и бутанокисляющих микроорганизмов.

Для противостояния воздействию высокотоксичных, например, ароматических углеводов родококки способны к формированию обособленных сложных многоклеточных агрегатов. Подобные объединения клеток имеют стратегическое значение и позволяют популяции адаптироваться и расти в условиях, при которых одиночные клетки не способны к размножению и биодеструкции экотоксиканта. В связи с этим очевиден тезис о том, что выживает устойчивое микробное сообщество, формирующееся как защитная система, как защитный механизм (иммунитет), а не множество независимых единичных нередко конкурирующих индивидуумов [90]. Это так же очевидно, как «*один в поле не воин*».

Изолированные из природных образцов штаммы *Rhodococcus* spp. поддерживаются в Региональной профилированной коллекции алканотрофных микроорганизмов (акроним коллекции ИЭГМ, УНУ/ЦКП 73559/480868, номер 285 во Всемирной федерации коллекций культур, <http://www.iegmc.ru>) уже в течение более сорока лет не только на углеводородсодержащих средах, но и обычных питательных средах с помощью различных методов хра-

нения (субкультивирование, на «голодном» агаре, в дистиллированной воде и 0,5%-ном р-ре хлорида натрия, бумажных фильтрах, лиофилизация, низкотемпературное и сверхнизкое замораживание) [20]. Способность к утилизации газообразных и жидких алканов в процессе многолетнего культивирования в лабораторных условиях на средах с углеводами не утрачивается.

Заключение

Таким образом, относительная простота устройства по принципу «ничего лишнего и бесполезного» (лат. «*ne quid nimis*») и практическое совершенство биологической организации *Rhodococcus* spp. сочетаются с их способностью к формированию особых защитных механизмов к воздействию неблагоприятных внешних факторов. Это дает возможность рассматривать актинобактерии рода *Rhodococcus* в качестве одних из наиболее активно приспособленных природных агентов, которые прочно закреплены в своей экологической нише. Вся природа и биологические особенности их направлены на то, чтобы использовать углеводороды как углеродные ресурсы, несмотря на стрессовые условия.

Библиографический список

1. Arahal D.R., Bull C.T., Christensen H., Chuvochina M., Dunlap C., del Carmen Montero-Calasanz M., Parker C.T., Vandamme P., Ventosa A., Ventura S., Young P., Göker M. Judicial Opinion 13 // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. – 2024. – Vol. 74. – Article 006414. DOI: 10/1099/ijsem.0.006414.
2. Goodfellow M., Oren A., Sangal V., Sutcliffe I.C. Is the bacterial genus name *Rhodococcus* Zopf 1891 illegitimate? Request for an Opinion // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. – 2024. – Vol. 74. – Article 006251. DOI: 10/1099/ijsem.0.006251.
3. Larkin M.J., Kulakov L.A., Allen C.C.R. Biodegradation and *Rhodococcus* – masters of catabolic versatility // Current Opinion Biotechnology. – 2005. – Vol. 16. – № 3. – P. 282–290. DOI:10.1016/j.copbio.2005.04.007.
4. Busch H., Hagedoorn P.-L., Hanefeld U. *Rhodococcus* as a versatile biocatalyst in organic synthesis // International Journal of Molecular Sciences. – 2019. – Vol. 20. – Article 4787. DOI:10.3390/ijms20194787.
5. Ivshina I.B., Kuyukina M.S., Krivoruchko A.V. Hydrocarbon-oxidizing bacteria and their potential in eco-biotechnology and bioremediation // In Microbial Resources: From Functional Existence in Nature to Industrial Applications, Ed. I. Kurtböke, Elsevier, New York, 2017. – P. 121–148. – 332 pp. DOI:10.1016/B978-0-12-804765-1.00006-0.
6. Ivshina I., Bazhutina G., Tyumina E. *Rhodococcus* strains as a good biotool for neutralizing pharmaceutical pollutants and obtaining therapeutically valuable products: Through the past into the future // Frontiers in Microbiology. – 2022. – Vol. 13. – Article 967127. DOI:10.3389/fmicb.2022.967127.
7. Krivoruchko A.V., Kuyukina M.S., Ivshina I.B. Advanced *Rhodococcus* biocatalysts for environmental biotechnologies // Catalysts. – 2019. – Vol. 9. – № 3. – Article 236. DOI: 1.3390/catal9030236.
8. Nazari M.T., Simon V., Machado B.S., Crestani L., Marchezi G., Concolato G., Ferrari V., Colla L.M., Piccin J.S. *Rhodococcus*: A promising genus of actinomycetes for the bioremediation of organic and

- inorganic contaminants // Journal of Environmental Management. – 2022. – Vol. 323. – Article 116220. DOI: 10.1016/j.jenvman.2022.116220.
9. De Carvalho C.C.C.R., da Fonseca M.M.R. The remarkable *Rhodococcus erythropolis* // Applied Microbiology and Biotechnology. – 2005. – Vol. 67. – № 6. – P. 715–726. DOI: 10.1007/s00253-005-1932-3.
 10. Larkin M.J., Kulakov L.A., Allen C.C.R. Genomes and plasmids in *Rhodococcus* // In Biology of *Rhodococcus*. Ed. H.M. Alvarez Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 2010. – Vol. 16. – P. 73–90. – 365 pp. DOI: 10.1007/978-3-642-12937-7_3.
 11. Larkin M.J., Kulakov L.A., Allen C.R. Biodegradation by members of the genus *Rhodococcus*: biochemistry, physiology, and genetic adaptation // Advances in Applied Microbiology. – 2006. – Vol. 59. – P. 1–29. DOI: 10.1016/S0065-2164(06)59001-X.
 12. Martínková L., Uhnáková B., Pátek M., Nešvera J., Křen V. Biodegradation potential of the genus *Rhodococcus* // Environment International. – 2009. – Vol. 35. – № 1. – P. 162–177. DOI: 10.1016/j.envint.2008.07.018.
 13. Kim D., Choi K.Y., Yoo M., Zylstra G.J., Kim E.J. Biotechnological potential of *Rhodococcus* biodegradative pathways // Journal of Microbiology and Biotechnology. – 2018. – Vol. 28. – № 7. – P. 1037–1051. DOI: 10.4014/jmb.1712.12017.
 14. Biology of *Rhodococcus*. Microbiology Monographs. Ed. H.M. Alvarez. Springer Nature. Switzerland AG, 2019. – Vol. 16. – 386 pp. DOI: 10.1007/978-3-030-11461-9_6.
 15. Углеводородоокисляющие родококки: особенности биологической организации под воздействием экополлютантов. Атлас-монография // Ившина И.Б., Куюкина М.С., Каменских Т.Н., Криворучко А.В., Тюмина Е.А., Елькин А.А. / Под ред. И.Б. Ившиной. – УРО РАН, 2021. – 140 с. ISBN 978-5-7691-2546-1. <https://elibrary.ru/item.asp?id=46512049>.
 16. Kuyukina M.S., Ivshina I.B. Bioremediation of contaminated environments using *Rhodococcus* // In Biology of *Rhodococcus*. Microbiology Monographs. Ed. A. Steinbüchel. Springer Nature, 2019. – Vol. 16. – P. 231–270. DOI: 10.1007/978-3-030-11461-9_9.
 17. Ivshina I.B., Kuyukina M.S., Krivoruchko A.V., Tyumina E.A. Responses to ecopollutants and pathogenization risks of saprotrophic *Rhodococcus* species // Pathogens. – 2021. – Vol. 10. – № 8. – Article 974. DOI: 10.3390/pathogens10080974.
 18. Ivshina I.B., Luchnikova N.A., Maltseva P.Yu., Ilyina I.V., Volcho K.P., Gatilov Yu.V., Korchagina D.V., Kostrikina N.A., Sorokin V.V., Mulyukin A.L., Salakhutdinov N.F. Biotransformation of (–)-isopulegol by *Rhodococcus rhodochrous* // Pharmaceuticals. – 2022. – Vol. 15. – № 8. – Article 964. DOI: 10.3390/ph15080964.
 19. Krivoruchko A.V., Kuyukina M.S., Peshkur T.A., Cunningham C.J., Ivshina I.B. *Rhodococcus* strains from the Specialized Collection of Alkanotrophs for biodegradation of aromatic compounds // Molecules. – 2023. – Vol. 28. – № 5. – Article 2393. DOI: 10.3390/molecules28052393.
 20. Ivshina I.B., Kuyukina M.S., Krivoruchko A.V. Extremotolerant *Rhodococcus* as an important resource for environmental biotechnology // In Actinomycetes in extreme and marine environments: An unexhausted source for microbial biotechnology. Ed. by I. Kurtböke. Science Publishers, CRC Press: Boca Raton, 2024. – P. 209–246. – 332 pp. ISBN 978-0-367-25280-9 DOI: 10.1201/9780429293948.
 21. Kuyukina M.S., Ivshina I.B., Krivoruchko A.V., Peshkur T.A., Cunningham C.J. Treatment of jet fuel contaminated water in a fluidized-bed bioreactor amended with cryogel-immobilized *Rhodococcus* cells and nickel nanoparticles // International Biodeterioration and Biodegradation. – 2021. – Article 105308. DOI: 10.1016/j.ibiod.2021.105308.
 22. Иванова К.М., Гришко В.В., Ившина И.Б. Высокоэффективная биодеструкция дегидроабиеетиновой кислоты нерастаущими клетками *Rhodococcus rhodochrous* ИЭГМ 1071 // Микробиология. – 2022. – Т. 91. – № 4. – С. 419–432. DOI: 10.31857/S002636562230022X.
 23. Ma J., Zhuang Y., Wang Y., Zhu N., Wang T., Xiao H., Chen J. Update on new trend and progress of the mechanism of polycyclic aromatic hydrocarbon biodegradation by *Rhodococcus*, based on the new understanding of relevant theories: a review // Environmental Science Pollution Research. – 2023. – Vol. 30. – № 41. – P. 93345–93362. DOI: 10.1007/s11356-023-28894-y.
 24. Táncsics A., Máthe I., Benedek T., Toth E.M., Atasayar E., Sproer C., Máriaigetű K., Felföldi T., Kriszt B. *Rhodococcus sovatisensis* sp. nov., an actinomycete isolated from the hypersaline and heliothermal Lake Ursu // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. – 2017. – Vol. 67. – № 2. – P. 190–196. DOI: 10.1099/ijsem.0.001514.
 25. Silva L.J., Souza D.T., Genuario D.B., Hoyos H.A.V., Santos S.N., Rosa L.H., Zucchi T.D., Melo I.S. *Rhodococcus psychrotolerans* sp. nov., isolated from rhizosphere of *Deschampsia antarctica* // Antonie van Leeuwenhoek. – 2018. – Vol. 111. – № 4. – P. 629–636. DOI: 10.1007/s10482-017-0983-7.
 26. Ely C.S., Smets B.F. Guild composition of root-associated bacteria changes with increased soil contamination // Microbial Ecology. – 2019. – Vol. 78. – № 2. – P. 416–427. DOI: 10.1007/s00248-019-01326-6.

27. Viesser J.A., Sugai-Guerios M.H., Malucelli L.C. Petroleum-tolerant rhizospheric bacteria: isolation, characterization and bioremediation potential // *Scientific Reports*. – 2020. – Vol. 10. – Article 2060. DOI: 10.1038/s41598-020-59029-9.
28. Stamler R.A., Kilcrease J., Kallsen C., Fichtner E.J., Cooke P., Heerema R.J., Randall J.J. First report of *Rhodococcus* isolates causing Pistachio Bushy Top Syndrome on 'UCB-1' rootstock in California and Arizona // *Plant Disease*. – 2015. – Vol. 99. – № 11. – P. 1468–1476. DOI: 10.1094/PDIS-12-14-1340-RE.
29. Vereecke D., Zhang Y., Francis I.M., Lambert P.Q., Venneman J., Stamler R.A., Kilcrease J., Randall J.J. Functional genomics insights into the pathogenicity, habitat fitness, and mechanisms modifying plant development of *Rhodococcus* sp. PBTS1 and PBTS2 // *Frontiers in Microbiology*. – 2020. – Vol. 11. – Article 14. DOI: 10.3389/fmicb.2020.00014.
30. Vereecke D., Fichtner E.J., Lambert P.Q., Cooke P., Kilcrease J., Stamler R.A., Zhang Y., Francis I.M., Randall J.J. Colonization and survival capacities underlying the multifaceted life of *Rhodococcus* sp. PBTS1 and PBTS2 // *Plant Pathology*. – 2021. – Vol. 70. – № 3. – P. 567–583. DOI: 10.1111/ppa.13307.
31. Majidzadeh M., Fatahi-Bafghi M. Current taxonomy of *Rhodococcus* species and their role in infections // *European Journal of Clinical Microbiology & Infectious Diseases*. – 2018. – Vol. 37. – № 11. – P. 2045–2062. DOI: 10.1007/s10096-018-3364-x.
32. Suzuki Y., Kubota H., Madarame H., Takase F., Takahashi K., Sasaki Y., Kakuda T., Takai S. Pathogenicity and genomic features of *vapN*-harboring *Rhodococcus equi* isolated from human patients // *International Journal of Medical Microbiology*. – 2021. – Vol. 311. – № 6. – Article 151519. DOI: 10.1016/j.ijmm.2021.151519.
33. Rakowska A., Cywinska A., Wikowski L. Current trends in understanding and managing equine rhodococcosis // *Animals*. – 2020. – Vol. 10. – № 10. – Article 1910. DOI: 10.3390/ani10101910.
34. Takai S., Sawada N., Nakayama Y., Ishizuka S., Nakagawa R., Kawashima G., Sangkanjanavanich N., Sasaki Y., Kakuda T., Suzuk Y. Reinvestigation of the virulence of *Rhodococcus equi* isolates from patients with and without AIDS // *Letters in Applied Microbiology*. – 2020. – Vol. 71. – № 6. – P. 679–683. DOI: 10.1111/lam.13386.
35. Anandan R., Dhanasekaran D., Gopinath P.M. An introduction to actinobacteria, in *Actinobacteria – Basics and Biotechnological Applications*. Eds. D. Dhanasekaran, Y. Jiang, IntechOpen, – London, UK, 2016. – P. 3–37. DOI: 10.5772/62329.
36. Ivshina I.B., Mukhutdinova A.N., Tyumina H.A., Suzina N.E., El'-Registan G.I., Mulyukin A.L. Drotaverine hydrochloride degradation using cyst-like dormant cells of *Rhodococcus ruber* // *Current Microbiology*. – 2015. – Vol. 70. – № 3. – P. 307–314. DOI: 10.1007/s00284-014-0718-1.
37. Sucliff I.C., Brown A.K., Dover L.G. The rhodococcal cell envelope: composition, organization and biosynthesis // In *Biology of Rhodococcus*. Ed. H.M. Alvarez Springer-Verlag. Berlin. Heidelberg, 2010. – Vol. 16. – P. 29–72. DOI: 10.1007/978-3-642-12937-7_2.
38. Cappelletti M., Pinelli D., Fedi S., Zannoni D., Frasconi D. Aerobic co-metabolism of 1,1,2,2-tetrachloroethane by *Rhodococcus aetherivorans* TPA grown on propane: kinetic study and bioreactor configuration analysis // *Journal of Chemical Technology and Biotechnology*. – 2018. – Vol. 93. – № 1. – P. 155–165. DOI: 10.1002/jctb.5335.
39. Garrido-Sanz D., Sansegundo-Lobato P., Redondo-Nieto M., Suman J., Cajthaml T., Blanco-Romero E., Martin M., Uhlik O., Rivilla R. Analysis of the biodegradative and adaptive potential of the novel polychlorinated biphenyl degrader *Rhodococcus* sp. WAY2 revealed by its complete genome sequence // *Microbial Genomics*. – 2020. – Vol. 6. – № 4. – Article 000363. DOI: 10.1099/mgen.0.000363.
40. Miao L.-L., Qu J., Liu Z.-P. Hydroxylation at multiple positions initiated the biodegradation of indeno[1,2,3-cd]pyrene in *Rhodococcus aetherivorans* IcdP1 // *Frontiers in Microbiology*. – 2020. – Vol. 11. – Article 568381. DOI: 10.3389/fmicb.2020.568381.
41. Gu H., Yan J., Liu Y., Yu X., Yan Feng Y., Yang X., Lam S.S., Naushad M., Li C., Sonne C. Autochthonous bioaugmentation accelerates phenanthrene degradation in acclimated soil // *Environmental Research*. – 2023. – Vol. 224. – Article 115543. DOI: 10.1016/j.envres.2023.115543.
42. Baltazar M.P.G., Gracioso L.H., Avanzi I.R., Karolski B., Tenório J.A.S., do Nascimento C.A.O., Perpetuo E.A. Copper biosorption by *Rhodococcus erythropolis* isolated from the Sossego Mine – PA – Brazil // *Journal Materials Research and Technology*. – 2019. – Vol. 8. – № 1. – P. 475–483. DOI: 10.1016/j.jmrt.2018.04.006.
43. Ivshina I.B., Tyumina E.A., Kuzmina M.V., Vikhareva E.V. Features of diclofenac biodegradation by *Rhodococcus ruber* IEGM 346 // *Scientific Reports*. – 2019. – Vol. 9. – Article 9159. DOI: 10.1038/s41598-019-45732-9
44. Yang C.W., Liu C., Chang B.V. Biodegradation of amoxicillin, tetracyclines and sulfonamides in wastewater sludge // *Water*. – 2020. – Vol. 12. – № 8. – Article 2147. DOI: 10.3390/W12082147.

45. Chuang S., Yang H., Wang X., Xue C., Jiang J., Hong Q. Potential effects of *Rhodococcus qingshengii* strain djl-6 on the bioremediation of carbendazim-contaminated soil and the assembly of its microbiome // Journal of Hazardous Materials. – 2021. – Vol. 414. – Article 125496. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2021.125496.
46. Baek J.H., Kim K.H., Lee Y., Jeong S.E., Jin H.M., Jia B., Jeon C.O. Elucidating the biodegradation pathway and catabolic genes of benzophenone-3 in *Rhodococcus* sp. S2-17 // Environmental Pollution. – 2022. – Vol. 299. – Article 118890. DOI: 10.1016/j.envpol.2022.118890.
47. Ivshina I.B., Kuyukina M.S., Litvinenko L.V., Golysheva A.A., Kostrikina N.A., Sorokin V.V., Mulyukin A.L. Bioaccumulation of molybdate ions by alkanotrophic *Rhodococcus* leads to significant alterations in cellular ultrastructure and physiology // Ecotoxicology and Environmental Safety. – 2024. – Vol. 274. – Article 116190. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2024.116190.
48. Tyumina E.A., Subbotina M.V., Polygalov M.A., Tyan S.M., Ivshina I.B. Ketoprofen as an emerging contaminant: occurrence, ecotoxicity and (bio)removal // Frontiers in Microbiology. – 2023. – Vol. 14. – Article 1200108. DOI: 10.3389/fmicb.2023.1200108.
49. aus der Beek T., Weber F.A., Bergmann A., Hickmann S., Ebert I., Hein, A., Küster A. Pharmaceuticals in the environment—global occurrences and perspectives // Environmental Toxicology and Chemistry. – 2016. – Vol. 35. – № 4. – P. 823–835. DOI: 10.1002/etc.3339.
50. Domingo-Echaburu S., Dávalos L.M., Orive G., Lertxundi U. Drug pollution & sustainable development goals // Science of the Total Environment. – 2021. – Vol. 800. – Article 149412. DOI: 10.1016/J.SCITOTENV.2021.149412.
51. Anteneh Y.S., Franco C.M.M. Whole cell Actinobacteria as biocatalysts // Frontiers in Microbiology. – 2019. – Vol. 10. – Article 77. DOI: 10.3389/FMICB.2019.00077.
52. Cappelletti M., Presentato A., Piacenza E., Firrincieli A., Turner R.J., Zannoni D. Biotechnology of *Rhodococcus* for the production of valuable compounds // Applied Microbiology and Biotechnology. – 2020. – Vol. 104. – P. 8567–8594. DOI: 10.1007/s00253-020-10861-z.
53. Hamamura N., Arp D.J. Isolation and characterization of alkane-utilizing *Nocardioides* sp. strain CF8 // FEMS Microbiology Letters. – 2000. – Vol. 186. – No. 1. – P. 21–26. DOI: 10.1111/j.1574-6968.2000.tb09076.x.
54. Koma D., Sakashita Y., Kubota K., Fujii Y., Hasumi F., Chung S.Y., Kubo M. Degradation of car engine base oil by *Rhodococcus* sp. NDKK48 and *Gordonia* sp. NDKY76A // Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry. – 2003. – Vol. 67. – № 7. – P. 1590–1593. DOI: 10.1271/bbb.67.1590.
55. Ivshina I.B., Kuyukina M.S., Philp J.C., Christofi N. Oil desorption from mineral and organic materials using biosurfactant complexes produced by *Rhodococcus* species // World Journal of Microbiology and Biotechnology. – 1998. – Vol. 14. – P. 711–717. DOI: 10.1023/A:1008885309221.
56. Kuyukina M.S., Ivshina I.B., Makarov S.O., Litvinenko L.V., Cunningham C.J., Philp J.C. Effect of biosurfactants on crude oil desorption and mobilization in a soil system // Environment International. – 2005. – Vol. 31. – № 2. – P. 155–161. DOI: 10.1016/j.envint.2004.09.009.
57. Banat I.M., Franzetti A., Gandolfi I., Bestetti G., Martinotti M.G., Fracchia L., Smyth T.J., Marchant R. Microbial biosurfactants production, applications and future potential // Applied Microbiology and Biotechnology. – 2010. – Vol. 87. – P. 427–444. DOI 10.1007/s00253-010-2589-0.
58. Franzetti A., Gandolfi I., Bestetti G., Smyth T.J.P., Banat I.M. Production and application of tregalose lipid biosurfactants // The European Journal of Lipid Science and Technology. – 2010. – Vol. 112. – P. 617–627. DOI: 10.1002/ejlt.200900162.
59. Ivshina I., Kostina L., Krivoruchko A., Kuyukina M., Peshkur T., Anderson P., Cunningham C. Removal of polycyclic aromatic hydrocarbons in soil spiked with model mixtures of petroleum hydrocarbons and heterocycles using biosurfactants from *Rhodococcus ruber* IEGM 231 // Journal Hazardous Materials. – 2016. – Vol. 312. – P. 8–17. DOI 10.1016/j.jhazmat.2016.03.007.
60. Kuyukina M.S., Ivshina I.B. Production of trehalolipid biosurfactants by *Rhodococcus* // In Biology of *Rhodococcus*. Ed. H.M. Alvarez. Springer Nature. Switzerland. AG, 2019. – Vol. 16. – P. 271–298. 386 pp. DOI: 10.1007/978-3-030-11461-9_10.
61. Philp J.C., Kuyukina M.S., Ivshina I.B., Dunbar S.A., Christofi N., Lang S., Wray V. Alkanotrophic *Rhodococcus ruber* as a biosurfactant producer // Applied Microbiology and Biotechnology. – 2002. – Vol. 59. – № 2–3. – P. 318–324. DOI: 10.1007/s00253-002-1018-4.
62. Yoshida N. Oligotrophic growth of *Rhodococcus* // In Biology of *Rhodococcus*. Ed. H.M. Alvarez. Springer Nature. Switzerland. AG, 2019. – Vol. 16. – P. 87–101. 386 pp. DOI: 10.1007/978-3-030-11461-9_4.
63. Bequer-Urbano S., Albarracín V.H., Ordoñez O.F., Farias M.E., Alvarez H.M. Lipid storage in high-altitude Andean Lakes extremophiles and its mobilization under stress conditions in *Rhodococcus* sp. A5, a UV-resistant actinobacterium // Extremophiles. – 2013. – Vol. 17. – № 2. – P. 217–227. DOI: 10.1007/s00792-012-0508-2.

64. Chen Z., Zheng Z., Wang F.-L., Niu Y.-P., Miao J.-L., Li H. Intracellular metabolic changes of *Rhodococcus* sp. LH during the biodegradation of diesel oil // *Marine Biotechnology*. – 2018. – Vol. 20. – № 6. – P. 803–812. DOI: 10.1007/s10126-018-9850-4.
65. Alvarez H., Steinbüchel A. Biology of triacylglycerol accumulation by *Rhodococcus* // In *Biology of Rhodococcus*. Ed. H.M. Alvarez. Springer Nature, Switzerland, AG, 2019. – Vol. 16. – P. 299–332. DOI: 10.1007/978-3-030-11461-9_11.
66. Коршунова И.О., Писцова О.Н., Куюкина М.С., Ившина И.Б. Влияние органических растворителей на жизнеспособность и морфофункциональные свойства родококков // *Прикладная биохимия и микробиология*. – 2016. – Т. 52. – № 1. – P. 53–61. DOI: 10.7868/S0555109916010074.
67. Pátek M., Grulich M., Nešvera J. Stress response in *Rhodococcus* strains // *Biotechnology Advances*. – 2021. – Article 107698. DOI: 10.1016/j.biotechadv.2021.107698.
68. Tajparast M., Frigon D. Genome-scale metabolic model of *Rhodococcus jostii* RHA1 (iMT1174) to study the accumulation of storage compounds during nitrogen-limited condition // *BMC Systems Biology*. – 2015. – Vol. 9. – Article 43. DOI: 10.1186/s12918-015-0190-y.
69. Tajparast M., Frigon D. Predicting the accumulation of storage compounds by *Rhodococcus jostii* RHA1 in the feast-famine growth cycles using genome-scale flux balance analysis // *PLoS One*. – 2018. – Vol. 13. – Article e0191835. DOI: 10.1371/journal.pone.0191835.
70. Castro A.R., Rocha I., Alves M.M., Pereira M.A. *Rhodococcus opacus* B4: a promising bacterium for production of biofuels and biobased chemicals // *AMB Express*. – 2016. – Vol. 6. – Article 35. DOI: 10.1186/s13568-016-0207-y.
71. Anthony W.E., Carr R.R., DeLorenzo D.M., Campbell T.P., Shang Z., Foston M., Moon T.S., Dantas G. Development of *Rhodococcus opacus* as a chassis for lignin valorization and bioproduction of high-value compounds // *Biotechnology for Biofuels*. – 2019. – Vol. 12. – Article 192. DOI: 10.1186/s13068-019-1535-3.
72. Letek M., González P., Macarthur I., Rodríguez H., Freeman T.C., Valero-Rello A., Blanco M., Buckley T., Cherevach I., Fahey R., Hapesh A., Holdstock J., Leadon D., Navas J., Ocampo A., Quail M.A., Sanders M., Scortti M.M., Prescott J.F., Fogarty U., Meijer W.G., Parkhill J., Bentley S.D., Vázquez-Boland J.A. The genome of a pathogenic *Rhodococcus*: cooptive virulence underpinned by key gene acquisitions // *PLoS Genetics*. – 2010. – Vol. 6. – № 9. – Article e1001145. DOI: 10.1371/journal.pgen.1001145.
73. Cappelletti M., Fedi S., Zannoni D. Degradation of alkanes in *Rhodococcus* // In *Biology of Rhodococcus*. Ed. H.M. Alvarez. Springer Nature, Switzerland, AG, 2019. Vol. 16. – P. 137–171. – 386 pp. DOI: 10.1007/978-3-030-11461-9_6.
74. Ivshina I.B., Kuyukina M.S., Krivoruchko A.V., Barbe V., Fischer C. Draft genome sequence of propane- and butane-oxidizing actinobacterium *Rhodococcus ruber* IEGM 231 // *Genome Announcements*. – 2014. – Vol. 2. – № 6. – DOI: 10.1128/genomeA.01297-14.
75. Ivshina I.B., Kuyukina M.S., Krivoruchko A.V. Draft genome sequence of propane- and butane oxidizing *Rhodococcus ruber* IEGM 333 able to accumulate cesium // *Microbiology Resource Announcements*. – 2024. – Article e00101-24. DOI: 10.1128/mra.00101-24.
76. Firrincieli A., Presentato A., Favoino G., Marabottini R., Allevato E., Stazi S.-R., Mugnozza G.-S., Harfouche A., Petruccioli M., Turner R.J., Zannoni D., Cappelletti M. Identification of resistance genes and response to arsenic in *Rhodococcus aetherivorans* BCP1 // *Frontiers in Microbiology*. – 2019. – Vol. 10. – Article 888. DOI: 10.3389/fmicb.2019.00888.
77. Hu X., Li D., Qiao Y., Song Q., Guan Z., Qiu K., Cao J., Huang L. Salt tolerance mechanism of a hydrocarbon-degrading strain: Salt tolerance mediated by accumulated betaine in cells // *Journal of Hazardous Materials*. – 2020. – Vol. 392. – Article 122326. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2020.122326.
78. Sundararaghavan A., Mukherjee A., Suraishkuma, G.K. Investigating the potential use of an oleaginous bacterium, *Rhodococcus opacus* PD630, for nano-TiO₂ remediation // *Environmental Science and Pollution Research*. – 2020. – Vol. 27. – № 22. – P. 27394–27406. DOI: 10.1007/s11356-019-06388-0.
79. Wang C., Chen Y., Zhou H., Li X., Tan Z. Adaptation mechanisms of *Rhodococcus* sp. CNS16 under different temperature gradients: Physiological and transcriptome // *Chemosphere*. – 2020. – Vol. 238. – Article 124571. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2019.124571.
80. Tyumina E.A., Bazhutina G.A., Kostrikina N.A., Sorokin V.V., Mulyukin A.L., Ivshina I.B. Phenotypic and metabolic adaptations of *Rhodococcus cerasii* strain IEGM 1243 to separate and combined effects of diclofenac and ibuprofen // *Frontiers Microbiology*. – 2023. – Vol. 14. – Article 1275553. DOI: 10.3389/fmicb.2023.1275553.
81. Van der Geize R., Dijkhuizen L. Harnessing the catabolic diversity of rhodococci for environmental and biotechnological applications // *Current Opinion Microbiology*. – 2004. – Vol. 7. – № 3. – P. 255–261. DOI: 10.1016/J.mib.2004.04.001.

82. Amouric A., Quéméneur M., Grossi V., Liebgott P.-P., Auria R., Casalot L. Identification of different alkane hydroxylase systems in *Rhodococcus ruber* strain SP2B, an hexane-degrading actinomycete // Journal of Applied Microbiology. – 2010. – Vol. 108. – P. 1903–1916. DOI: 10.1111/j. 1365-2672. 2009. 04592.x.
83. de Carvalho C.C.C.R., Costa S.S., Fernandes P., Couto I., Viveiros M. Membrane transport systems and the biodegradation potential and pathogenicity of genus *Rhodococcus* // Frontiers in Physiology. – 2014. – Vol. 5. – Article 133. DOI: 10.3389/fphys.2014.00133.
84. Ившина И.Б., Оборин А.А., Нестеренко О.А., Касумова С.А. Бактерии рода *Rhodococcus* грунтовых вод района нефтяных месторождений // Микробиология. – 1981. – Т. 50. – Вып. 4. – С. 709–716.
85. Ившина И.Б., Бердичевская М.В., Зверева Л.В., Рыбалка Л.В., Еловицова Е.А. Фенотипическая характеристика алканотрофных родококков из различных экосистем // Микробиология. – 1995. – Т. 64. – Вып. 4. – С. 507–513.
86. Ившина И.Б., Пиеничнов Р.А., Оборин А.А. Пропаноксиляющие родококки. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987. – 125 с.
87. Iwabuchi N., Sharma P.K., Sunairi M., Kishi E., Sugita K., van der Mei H.C., Nakajima M., Busscher H.J. Role of interfacial tensions in the translocation of *Rhodococcus erythropolis* during growth in a two phase culture // Environmental Science and Technology. – 2009. – Vol. 43. – № 21. – P. 8290–8294. DOI: 10.1021/es901208s.
88. Laczí K., Kis Á., Horváth B., Maróti G., Hegedűs B., Perei K., Rákhely G. Metabolic responses of *Rhodococcus erythropolis* PR4 grown on diesel oil and various hydrocarbons // Applied Microbiology and Biotechnology. – 2015. – Vol. 99. – № 22. – P. 9745–9759. DOI: 10.1007/s00253-015-6936-z.
89. Pen Y., Zhang Z.J., Morales-García A.L., Mears M., Tarmey D.S., Edyvean R.G., Banwart S.A., Geoghegan M. Effect of extracellular polymeric substances on the mechanical properties of *Rhodococcus* // Biochimica et Biophysica Acta. – 2015. – Vol. 1848. – № 2. – P. 518–526. DOI: 10.1016/j.bbame.2014.11.007.
90. Заварзин Г.А. Избранные труды. Институт микробиологии имени С.Н. Виноградского РАН. – М., МАКС Пресс, 2015. – 512 с.

PERFECTION OF BIOLOGICAL ORGANIZATION AND MECHANISMS OF STRESS RESISTANCE OF *RHODOCOCCUS SENSU STRICTO*

Ivshina I.B., Kuyukina M.S., Krivoruchko A.V.

*Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms UB RAS
Perm State National Research University*

For citation:

*Ivshina I.B., Kuyukina M.S., Krivoruchko A.V. Perfection of biological organization and mechanisms of stress resistance of *Rhodococcus sensu stricto* // Perm Federal Research Center Journal. – 2024. – № 3. – P. 15–31. <https://doi.org/10.7242/2658-705X/2024.3.2>*

Among microorganisms of contaminated environments, the so-called stress-tolerants, a special place belongs to bacteria of the genus *Rhodococcus* (class *Actinomycetes*, order *Mycobacteriales*, family *Nocardiaceae*), which are able to effectively withstand a wide range of stress effects against the backdrop of a sharp decrease in the quality of the natural environment. Rhodococci possessing a complex of strategic survival techniques occupy a dominant position in the biocenoses of anthropogenically loaded soil and aquatic ecosystems. The paper considers a set of basic biological properties of extremotolerant *Rhodococcus* spp. and studies the responses of Rhodococci triggered by the presence of ecotoxicants. The information obtained as a result of long-term research into the biodiversity of *Rhodococcus*, as biodegrader of complex organic compounds, as well as the influence of *Rhodococcus* on the processes of natural restoration of oil-contaminated ecosystems, is presented. Particular attention is paid to the spectrum of relatively universal features and characteristics of *Rhodococcus* under conditions of induction of enzyme oxygenase complex, as well as to new facts about the interaction of *Rhodococcus* with foreign compounds and a variety of complementary mechanisms of protection from environmental stresses. The obtained data provide an understanding of the role of *Rhodococcus* in the functioning of the biosphere, purification or reduction of toxic components under conditions of environmental destabilization. This creates preconditions and additional opportunities for the development and implementation of more advanced eco-

biotechnologies for environmental purification, neutralization, or effective use of waste arising in the course of industrial production. Observing the ability of these smart bacteria to endure stressful situations, one cannot help but admire how the relative simplicity of *Rhodococcus* structure is harmoniously combined with the amazing perfection of their biological organization and their ability to form a variety of defensive tactics and offensive strategies to maintain an environmental competitive advantage.

Keywords: Microorganisms of polluted environments, Rhodococcus, biodegradation, ecopollutants, adaptation mechanisms, stress resistance, ecobiotechnologies.

Сведения об авторах

Ившина Ирина Борисовна, доктор биологических наук, профессор, академик РАН, зав. лабораторией алканотрофных микроорганизмов, Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН – филиал Пермского федерального исследовательского центра УрО РАН («ИЭГМ УрО РАН»), 614081, г. Пермь, ул. Голева, 13, профессор кафедры микробиологии и иммунологии, Пермский государственный национальный исследовательский университет (ПГНИУ), 614990, г. Пермь, ул. Букирева, 15; e-mail: ivshina@iegm.ru

Куюкина Мария Станиславовна, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории алканотрофных микроорганизмов, «ИЭГМ УрО РАН», профессор кафедры микробиологии и иммунологии, ПГНИУ; e-mail: kuyukina@iegm.ru

Криворучко Анастасия Владимировна, доктор биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории алканотрофных микроорганизмов, «ИЭГМ УрО РАН», профессор кафедры микробиологии и иммунологии, ПГНИУ; e-mail: nast@iegm.ru

Материал поступил в редакцию 24.07.2024 г.