

УДК 579.68:574.635
DOI: 10.7868/S25000640240412

**ИЗУЧЕНИЕ НЕФТЕОКИСЛЯЮЩЕГО ПОТЕНЦИАЛА
БАКТЕРИАЛЬНОГО ШТАММА
RHODOCOCCUS PYRIDINIVORANS PDB9^T,
ВЫДЕЛЕННОГО ИЗ ВОДЫ КАСПИЙСКОГО МОРЯ**

© 2024 г. С.А. Дьякова¹, А.В. Менькова¹, О.Б. Сопрунова²

Аннотация. Изучена способность нового бактериального штамма класса Actinomycetes, выделенного из вод Северного Каспия, использовать нефть в качестве единственного источника углерода. На основании анализа гена 16S рРНК новый штамм-нефтедеструктор определен как *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T (сходство 100 %). Штамм не проявлял патогенности в виде гемолитической, лецитиназной, протеолитической и ДНКазной активности. С помощью гравиметрического метода определено, что деградация нефти штаммом на минеральной среде (34–56 %) превышала деструкцию в морской воде (21–41 %), что указывало на необходимость добавления в культуральную жидкость источников биогенных элементов, в том числе азота. С помощью флуориметрического метода установлено, что *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T способен утилизировать полиароматические углеводороды (до 46 %). Методом ИК-спектрии у штамма выявлена способность утилизировать алифатические углеводороды (до 55 %). Методом газо-жидкостной хроматографии определена способность штамма утилизировать алканы с различной длиной углеродной цепи. Основная деструкция легких и средних фракций приходилась на 7–15 сутки, а тяжелых фракций – на первые 7 суток. Общая деструкция нефтепродуктов алканового ряда достигала 51 % к 15 суткам. При этом максимальная деструкция отмечена для алканов с длиной углеродной цепи C19–C40. Бактериальный штамм способен утилизировать практически весь комплекс алкановых углеводородов в различные временные промежутки. Полученные данные свидетельствуют о перспективности использования *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T в качестве эффективного деструктора нефтяных загрязнений различной природы.

Ключевые слова: деструкция нефти, *Rhodococcus pyridinivorans*, микробная деструкция нефти, Каспийское море.

**STUDY OF THE OIL-OXIDIZING POTENTIAL OF THE BACTERIAL STRAIN
RHODOCOCCUS PYRIDINIVORANS PDB9^T
ISOLATED FROM THE WATERS OF THE CASPIAN SEA**

S.A. Dyakova¹, A.V. Menkova¹, O.B. Soprunova²

Abstract. The ability of a new bacterial strain of the Actinomycetes class, isolated from the waters of the Northern Caspian, to use oil as the sole source of carbon was studied. Based on the analysis of the 16S rRNA gene, the new oil-degrading strain was identified as *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T (100% similarity). The strain did not exhibit pathogenicity in the form of hemolytic, lecithinase, proteolytic and DNA-degrading activities. Using the gravimetric method, it was determined that oil degradation by the strain on a mineral medium (34–56%) exceeded destruction in seawater (21–41%), which indicated the need to add sources of biogenic elements, including nitrogen, to the culture liquid. Using the fluometric method, it was established that

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Волжско-Каспийский филиал (Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Volga-Caspian Branch, Astrakhan, Russian Federation), Российская Федерация, 414056, г. Астрахань, ул. Савушкина, 1, e-mail: djakova.s.a@gmail.com

² Астраханский государственный технический университет (Astrakhan State Technical University, Astrakhan, Russian Federation), Российская Федерация, 414056, г. Астрахань, ул. Тагищева, 16, e-mail: soprunova@mail.ru

Rhodococcus pyridinivorans PDB9^T is capable of utilizing polyaromatic hydrocarbons (up to 46%). By means of IR spectrometry the strain was found to be capable of degrading aliphatic hydrocarbons (up to 55%). The strain's ability to utilize alkanes with different carbon chain lengths was determined using gas-liquid chromatography. The main destruction of light and medium fractions occurred on days 7–15, and of heavy ones – on the first 7 days. The total destruction of alkane oil products reached 51% by day 15. The maximum destruction was noted for alkanes with a carbon chain length of C19–C40. The bacterial strain is capable of utilizing almost the entire complex of alkane hydrocarbons in different time intervals. The obtained data indicated the prospects of using *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T as an effective destructor of oil pollution of various natures.

Keywords: oil destruction, *Rhodococcus pyridinivorans*, microbial oil destruction, Caspian Sea.

ВВЕДЕНИЕ

Одной из наиболее актуальных проблем в нефтегазоносных провинциях является потенциальное загрязнение среды нефтепродуктами в процессе их добычи и транспортировки. Не составляет исключения и Каспийское море, где в последние годы идет активное освоение нефтяных месторождений на северокаспийском шельфе. Уникальные особенности Северного Каспия как среды обитания особо ценных видов рыб наряду с высокими запасами углеводородного сырья подразумевают построение эффективных систем промышленной и экологической безопасности. Важная часть системы экологической безопасности предприятия – комплекс мер по предупреждению и ликвидации аварийных разливов нефти, в числе которых физические, химические и биологические способы ремедиации среды. Основным компонентом биоремедиации являются микроорганизмы, поскольку только они способны использовать нефтяные углеводороды в качестве питания [1]. В последнее время углеводородокисляющие актинобактерии, в том числе представители рода *Rhodococcus*, все чаще становятся объектом прикладных исследований в области промышленной микробиологии и биотехнологии. Это обусловлено широкими метаболическими возможностями данных прокариот, осуществляющих окисление природных и антропогенных углеводородов [2]. Бактерии рода *Rhodococcus* обладают высокой биохимической пластичностью [3], что обуславливает их повсеместное распространение, в том числе в почве, в соляных шахтах, в антарктических льдах, в морских водах, в осадках, в сточных водах и во многих других экотопах [4; 5]. Данные актинобактерии способны использовать в качестве источника углерода широкий спектр органических соединений, в том числе углеводороды нефти, представляющие опасность для назем-

ных и водных экосистем [6]. Отдельные штаммы в настоящее время используются при производстве биопрепаратов, применяемых для биоремедиации нефтезагрязненных объектов [1; 2; 7; 8]. Наибольшую перспективу имеют бактерии, выделенные из конкретной нефтегазоносной провинции, адаптированные к местным условиям. В связи с этим актуальным является исследование актинобактерий, осуществляющих утилизацию и трансформацию нефтяных углеводородов. Целью данного исследования являлось изучение способности бактериального штамма *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T, выделенного из воды северной части Каспийского моря, утилизировать нефтяные углеводороды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования. В работе использован изолят актинобактерий, выделенный из воды Северного Каспия методом постановки накопительной культуры на минеральной среде с добавлением нефти в качестве единственного источника углерода. Накопительную культуру культивировали при температуре 28 °С в течение 30 суток.

Среды и условия культивирования. Для культивирования бактерий использовали минеральную среду состава (г/л): нитрат калия – 4,0; калий фосфорнокислый однозамещенный – 0,6; натрий фосфорнокислый однозамещенный – 0,6; натрий фосфорнокислый однозамещенный 12-водный – 2,1; магний сернокислый 7-водный – 1,2; нефть – 10,0; агар-агар – 15,0. В качестве субстрата использовали нефть месторождений Северного Каспия. Для исследования физиолого-биохимических признаков выделенного изолята и изучения деструкционной способности культивирование бактерий проводили на среде питательный агар (Nutrient agar M001, производство HiMedia) следующего состава (г/л): пептический перевар животной ткани – 5,0; натрия хлорид – 5,0; мяс-

ной экстракт – 1,5; дрожжевой экстракт – 1,5; агар-агар – 15,0. Культивирование бактерий проводили при температуре 28 °С.

Определение физиолого-биохимических свойств бактерий. Для определения видовой принадлежности отмечали основные свойства бактерий: подвижность, синтез оксидазы, каталазную активность, окисление и ферментацию глюкозы, образование ацетилметилкарбинола, индола, сероводорода, газа и кислоты из различных углеводов, способность восстанавливать нитраты в нитриты [9]. Выделенный изолят тестировали на способность к синтезированию ферментов – факторов патогенности (протеазы, гемолизина, лецитиназы, ДНКазы) [9]. Определение чувствительности микроорганизмов к антибиотикам проводили диско-диффузным методом [9]. Для определения возможности использовать нефть и фенол в качестве источника углерода при различных температурах изолят культивировали на агаризованной минеральной среде с добавлением нефти и фенола при температуре 10, 20, 28 °С. Для определения чувствительности бактерий к тяжелым металлам производили посев на питательном агаре, содержащем тяжелые металлы (медь, кобальт, цинк, никель, свинец и олово) в количестве 30 и 60 мг/л [10]. Для выявления способности выделенного изолята к синтезу биосурфактантов определяли индекс эмульгации [11]. Культивирование микроорганизмов на среде для эмульгации производили при температуре 28 °С в течение суток. Замеры индекса эмульгации по отношению к дизельному топливу, бензину и керосину производили через 2 и 24 часа. Оценку гидрофобных свойств бактериальных клеток проводили методом количественного определения гидрофобности поверхности клеток, разработанным М. Розенбергом, в модификации Е.В. Серебряковой с соавторами [12].

Секвенирование и анализ гена 16S рРНК. Идентификацию изолята проводили с помощью анализа нуклеотидных последовательностей 16S рРНК в «Институте экологии и генетики микроорганизмов Уральского отделения Российской академии наук» – филиале Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Пермского федерального исследовательского центра Уральского отделения Российской академии наук» (Пермь, Россия).

Оценка деструкции нефти. Бактерии культивировали на питательном агаре в течение суток при температуре 28 °С. В колбы, содержащие 50 мл

стерильной морской воды или минеральной среды, засеивали 1 мл суспензии исследуемого штамма численностью $1,23 \pm 0,12$ млрд кл./мл и добавляли 1 % стерильной нефти. Контрольная проба не содержала бактериальных клеток штамма. Колбы культивировали на качалке в течение 60 минут с последующей экспозицией в течение 7, 15, 30 суток. Титр суспензии определяли методом предельных разведений. Деструкцию нефти изучали следующими методами: суммарную убыль нефти – гравиметрическим [13], содержание полиароматических углеводородов (ПАУ) – флуориметрическим [14], алифатические углеводороды – ИК-спектрометрическим [15], содержание алканов с разной длиной цепи – газовой хроматографии [16].

Статистическая обработка результатов. Каждый эксперимент проводили в трехкратной повторности. Для статистической обработки данных использовали общепринятые статистические показатели, рассчитанные в программном пакете Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изолят актинобактерий, выделенный из вод Северного Каспия, при культивировании на агаризованной минеральной среде с добавлением нефти в качестве единственного источника углерода формировал колонии диаметром около 5 мм оранжевого цвета, слизистые, однородные, с выпуклым профилем и ровным краем. Морфологические свойства выделенного изолята изменялись во временном аспекте. Суточная культура представлена грамположительными толстыми палочками, соединенными в нити. По истечении трех суток клетки представляли собой крупные палочки разной длины, окрашенные (по Граму) вариабельно. По истечении 7 суток в культуре преобладали короткие палочки. Выделенный изолят актинобактерий обладал аэробным типом дыхания, тест на каталазу и оксидазу положительный, реакции с метиловым красным и Фоггеса – Проскауэра отрицательные, индол и сероводород не образовывал, способен к росту в температурном диапазоне 20–37 °С при концентрации NaCl 3,0 %. Выделенный изолят не способен к росту и развитию при температуре 10 °С. Фенол и нефть в качестве источника углерода для изолята актинобактерий были доступными при температуре 20–28 °С. Результаты определения чувствительности выделенного изо-

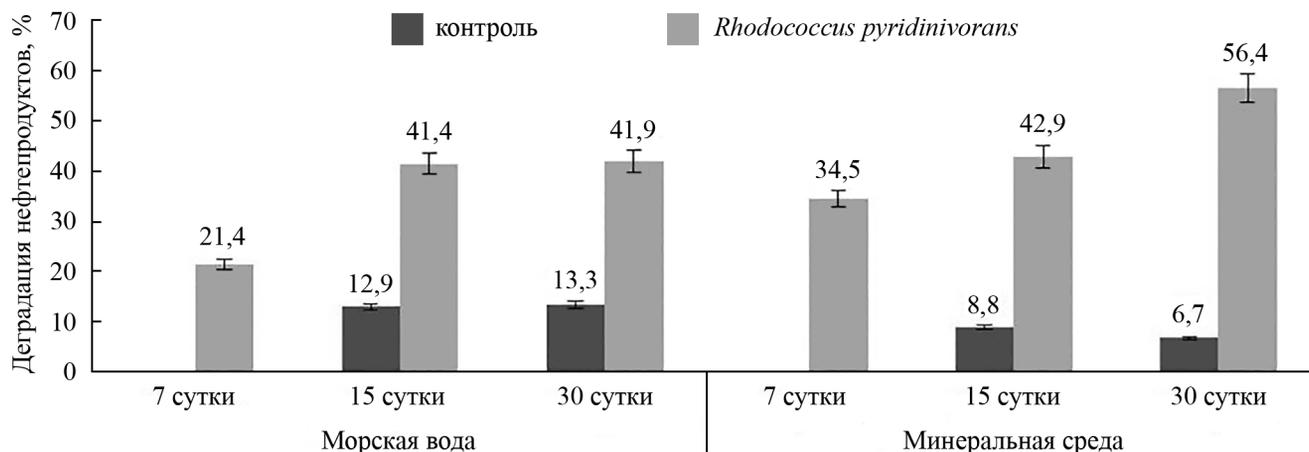


Рис. 1. Дегградация нефти (гравиметрический метод).

Fig. 1. Oil degradation (gravimetric method).

лота к тяжелым металлам показали, что полное подавление роста изолята отмечено только при добавлении кобальта в концентрации 60 мг/л. Концентрации кобальта 30 мг/л и цинка, никеля, свинца, олова, меди 30–60 мг/л не лимитировали рост выделенного штамма, что указывало на его толерантность к тяжелым металлам. На основании анализа

гена 16S рРНК новый штамм-нефтедеструктор определен как *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T (сходство 100 %).

Сравнительная характеристика выделенного из каспийских вод штамма *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T и типового штамма [17] показала, что выделенный из Каспийского моря штамм *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T отличался по физиолого-биохимическим признакам от типового образованием оксидазы и отсутствием утилизации фруктозы и салицина, в то время как морфологические и культуральные свойства полностью соответствовали описанию типового штамма.

Для определения безопасности штамма *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T проводили тестирование на наличие факторов патогенности. Штамм не проявлял патогенности в виде гемолитической, лецитиназной, ДНКазной и протеолитической активности. Изучение антибиотикорезистентности *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T показало, что штамм проявлял устойчивость к амоксициллину из группы пенициллинов, цефиксиму из группы цефалоспоринов и к гентамицину из группы аминогликозидов. Применение ряда пенициллинов (оксациллина, азлоциллина, ампициллина), цефалоспоринов (цефазолина, цефокситина, цефаклора, цефтазида, цефтриаксона), а также азитромицина, тетрациклина, ципрофлоксацина, левомицетина, фузидина оказывало на выделенный штамм актинобактерий бактерицидное и бактериостатическое действие.

Штамм *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T не обладал способностью к синтезу экзогенных биосурфактантов. Вероятно, *Rhodococcus*

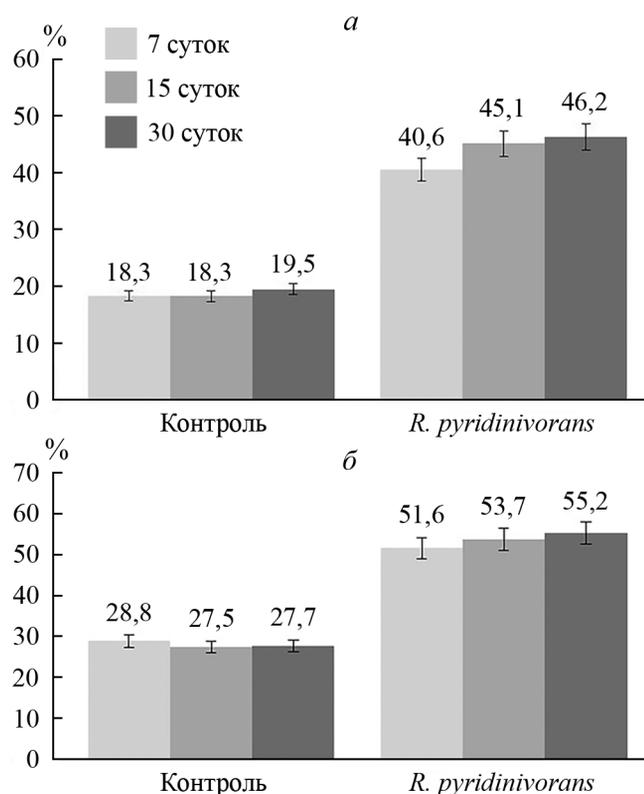


Рис. 2. Дегградация: а – полиароматических углеводов; б – алифатических углеводов.

Fig. 2. Degradation: а – of polyaromatic hydrocarbons; б – of aliphatic hydrocarbons.

pyridinivorans PDB9^T синтезировал клеточно-связанные биосурфактанты, позволявшие использовать нефтяные углеводороды в качестве источника энергии, не прибегая к их дисперсии во внешней среде, что подтверждалось показателем гидрофобности клеточных стенок выделенного штамма (48 %).

Утилизация нефти штаммом *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T в морской воде на 7 сутки составила 21,4 %, к 15 суткам деструкция углеводородов повысилась до 41,4 % и практически не изменялась до конца эксперимента, в то время как в контрольной пробе без внесения бактериальной культуры убыль нефти не превышала 13,3 % (рис. 1).

В контрольной пробе на минеральной среде убыль нефти соответствовала 6,7–8,8 % (рис. 1). Интенсивную деструкцию нефти штамм *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T продемонстрировал в первые 7 суток эксперимента (34,5 %), в последующем степень утилизации нефти возросла до 56,4 % (на 30 суток). В целом показатели убыли нефти на минеральной среде на 30 сутки были выше, чем на морской воде, в то время как на 15 сутки показатели на морской воде и минеральной среде были близки. Это свидетельствовало о дефиците в среде на морской воде биогенных элементов, необходимых для роста бактерий, и указывало на необходимость добавления источников азота для продления продуктивной деструктирующей активности культуры.

Результаты исследования деградации нефти на минеральной среде, полученные методом флуориметрии, показали, что деградация углеводородов полиароматического ряда в пробе со штаммом *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T превышала значения контроля более чем в 2 раза (рис. 2а).

Максимальная интенсивность деструкции ПАУ в пробе штаммом *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T отмечена в первую неделю эксперимента. К 30 суткам деструкция ПАУ возросла незначительно.

Степень деструкции алифатических углеводородов в пробе со штаммом *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T, определяемая методом ИК-спектроскопии, практически постоянна на протяжении всего эксперимента (51,6–55,2 %) (рис. 2б).

Утилизация алифатических углеводородов исследуемым штаммом имела динамику, схожую с таковой у ПАУ. Максимальную деструкцию алифатических углеводородов штамм продемонстрировал в первые 7 суток с последующей стагнацией процесса.

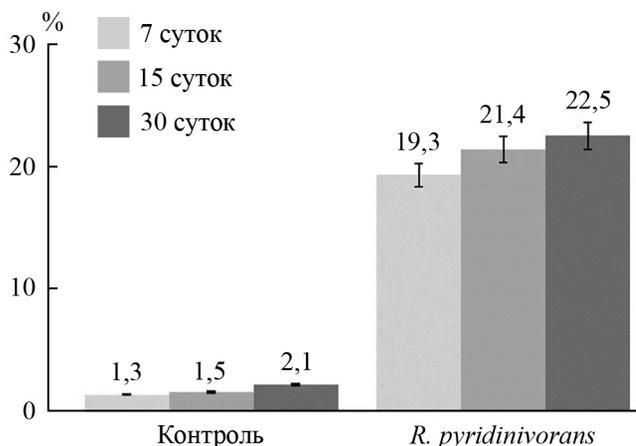


Рис. 3. Содержание жиров в контрольной пробе и в пробе, содержащей *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T.
Fig. 3. Fat content in the control sample and in the sample containing *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T.

Методом ИК-спектроскопии определяли не только остаточное содержание нефтепродуктов, но и содержание в инокуляте жиров. В контрольной пробе без бактериального штамма содержание жиров было стабильно низким на протяжении всего эксперимента (рис. 3).

В пробах со штаммом *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T на 7 сутки содержание жиров превышало контрольные показатели более чем в

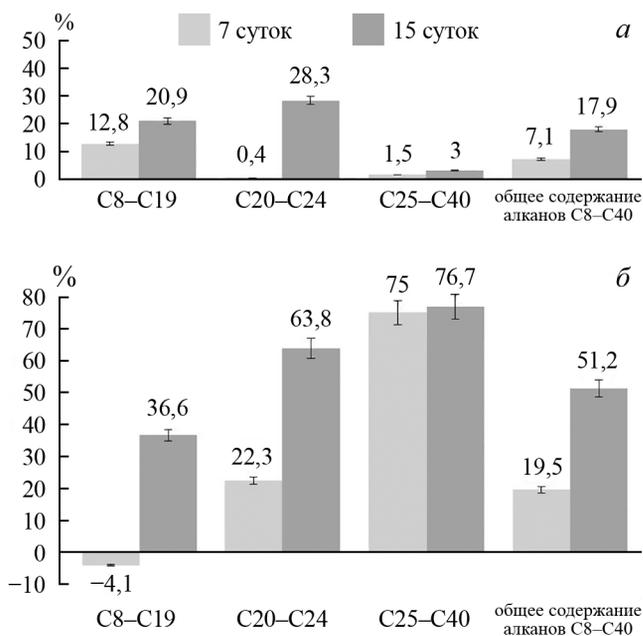


Рис. 4. Изменение содержания алканов в контрольной пробе (а) и деструкция алканов в пробе, содержащей *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T (б).
Fig. 4. Change in alkanes in a sample containing *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T (б).

10 раз и продолжало увеличиваться до конца эксперимента.

Деструкция алканов с разной длиной углеродной цепи, определяемая методом газовой хроматографии, в контрольной пробе, не содержащей бактериальный штамм, достигала 17,9 % на 15 сутки (рис. 4а).

Изменение общего содержания алканов осуществлялось в основном за счет улетучивания легких и средних фракций (C8–C24), в то время как содержание тяжелых фракций (C25–C40) практически не изменялось.

В экспериментах со штаммом *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T основная деструкция легких и средних фракций приходилась на 7–15 сутки (36,6–63,8 %), тяжелых фракций – на первые 7 суток (75,0 %) (рис. 4б).

Общая деструкция нефтяных углеводородов алканового ряда достигала 51,2 % к 15 суткам. При этом максимальную деструкцию отмечали для алканов с длиной углеродной цепи C19–C40 (рис. 5).

В целом *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T способен утилизировать практически весь комплекс

алкановых углеводородов в различные временные промежутки.

ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенных исследований из вод Северного Каспия выделен бактериальный изолят, способный к росту на минеральных средах с добавлением нефти в качестве единственного источника энергии и углерода. Изолят идентифицирован по гену 16S рРНК как *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T (сходство 100 %). Актинобактерия *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T впервые выделена [17] из промышленных сточных вод Кореи и определена типовым представителем вида *Rhodococcus pyridinivorans*. Анализ литературных данных показал, что штаммы *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T N-1 [18] и *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T NS 1 [19] способны к активному разрушению фенола, однако данные об утилизации нефтяных углеводородов штаммом *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T в литературных источниках отсутствуют. Выделенный из воды Северного Каспия штамм *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T в качестве источника энергии использовал нефть и фенол; это значительно увеличивает список разлагаемых северокаспийским штаммом поллютантов и может способствовать расширению биотехнологического применения штамма в биоремедиации среды за счет его способности включать в метаболизм широкий спектр трудноразлагаемых субстратов. Выделенный изолят не проявлял фактора патогенности в виде гемолитической, протеолитической, ДНКазной и лецитиназной активности, что предполагает отсутствие у него вирулентности в отношении гидробионтов и в совокупности с чувствительностью к антибиотикам указывает на потенциальную безопасность его применения в биоремедиации нефтезагрязненных систем в условиях уникальной экосистемы Северного Каспия. Устойчивость выделенного штамма *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T к воздействию высоких концентраций тяжелых металлов (кобальта, цинка, никеля, свинца, олова) демонстрирует его возможности утилизировать нефтепродукты в условиях высокого содержания множества поллютантов различного генезиса. Выделенный штамм *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T не способен к синтезу экзосурфактантов, однако обладает гидро-

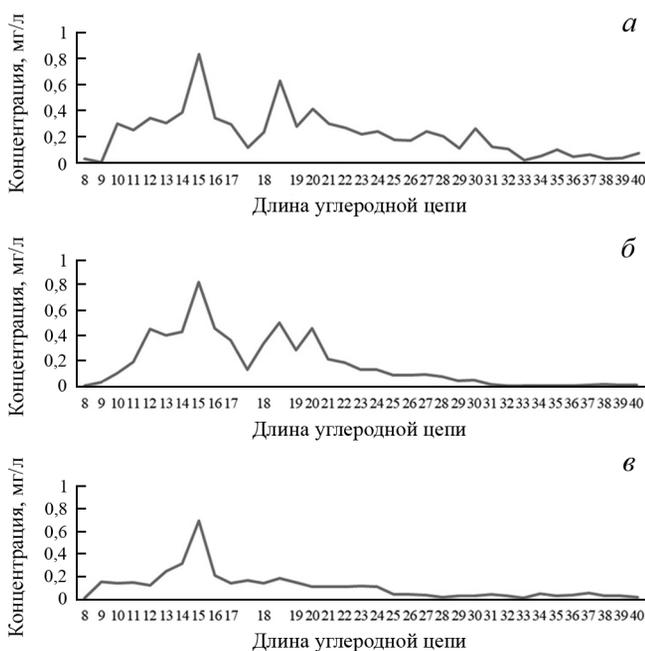


Рис. 5. Изменение содержания алканов с разной длиной углеродной цепи в пробах, содержащих *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T, до начала эксперимента (а), через 7 суток (б) и через 15 суток (в).

Fig. 5. Changes in the content of alkanes with different carbon chain lengths in samples containing *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T before the start of the experiment (a), after 7 days (b) and after 15 days (c).

фобной клеточной стенкой, что позволяло ему активно вовлекать нефтяные углеводороды и другие гидрофобные труднодоступные субстраты в метаболические процессы и утилизировать их.

Штамм *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T способен утилизировать нефть (56,4 %) и отдельные ее фракции, в том числе полиароматические углеводороды (46,2 %), алифатические углеводороды (55,2 %) и алканы с различной длиной углеродной цепи (51,2 %). При этом максимальную деструкцию отмечали для алканов с длиной углеродной цепи C19–C40. Такая избирательность штамма указывает на высокое сродство к труднодоступным субстратам, что наряду со способностью трансформировать ряд алифатических углеводородов в жирные кислоты делает его не только перспективным объектом для биоремедиации, но и стимулятором естественного самоочищения за счет вовлечения в процесс биодеструкции поллютанта автохтонного микробиома. Выделенный бактериальный штамм *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T не только разрушал широкий спектр труднодоступных нефтяных углеводородов, но и, вероятно, переводил часть из них в другое состояние, делая их более доступными для других групп микроорганизмов.

ВЫВОДЫ

Бактериальный штамм *Rhodococcus pyridinivorans* PDB9^T утилизировал полиаромати-

ческие углеводороды, алифатические углеводороды и алканы с различной длиной углеродной цепи, а также обладал гидрофобной клеточной стенкой. Все выявленные свойства свидетельствуют о перспективности использования выделенного штамма в качестве эффективного деструктора нефтяных загрязнений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Н.В. Карыгиной за помощь в освоении методов флуориметрии, ИК-спектроскопии и газовой хроматографии, а также коллективу лаборатории ихтиопатологии Волжско-Каспийского филиала ФГБНУ «ВНИРО» и сотрудникам кафедры «Прикладная биология и микробиология» ФГБОУ ВО «Астраханский государственный технический университет» за содействие в проведении исследований. Исследование произведено в рамках реализации государственного задания в части «Осуществление государственного мониторинга водных биологических ресурсов во внутренних водах, территориальном море РФ, на континентальном шельфе РФ и в исключительной экономической зоне РФ, в Азовском и Каспийском морях» ФГБНУ «ВНИРО» и выполнения научно-исследовательской работы в рамках государственного задания Федерального агентства по рыболовству ФГБОУ ВО «Астраханский государственный технический университет».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ветрова А.А., Забелин В.А., Иванова А.А., Адаменко Л.А., Делеган Я.А., Петриков К.В. 2018. Биодegradация нефти консорциумом штаммов-нефтедеструкторов в лабораторных модельных системах. *Юг России: экология, развитие*. 13(1): 184–198. doi: 10.18470/1992-1098-2018-1-184-198
2. Карпенко Е.В., Вильданова-Марцишин Р.И., Щеглова Н.С., Пирог Т.П., Волошина И.Н. 2006. Перспективы использования бактерий рода *Rhodococcus* и микробных поверхностно-активных веществ для деградации нефтяных загрязнений. *Прикладная биохимия и микробиология*. 42(2): 175–179.
3. Jung I.-G., Park C.-H. 2004. Characteristics of *Rhodococcus pyridinivorans* PYJ-1 for the biodegradation of benzene, toluene, *m*-xylene (BTX), and their mixtures. *Journal of Bioscience and Bioengineering*. 97(6): 429–431. doi: 10.1016/S1389-1723(04)70232-7
4. Lo Giudice A., Bruni V., Michaud L. 2007. Characterization of Antarctic psychrotrophic bacteria with antibacterial activities against terrestrial microorganisms. *Journal of Basic Microbiology*. 47(6): 496–505. doi: 10.1002/jobm.200700227
5. Anan'ina L.N., Yastrebova O.V., Demakov V.A., Plotnikova E.G. 2011. Naphthalene-degrading bacteria of the genus *Rhodococcus* from the Verkhnekamsk salt mining region of Russia. *Antonie van Leeuwenhoek, Journal of Microbiology*. 100(2): 309–316. doi: 10.1007/s10482-011-9580-3
6. Larkin M.J., Kulakov L.A., Allen C.C.R. 2006. Biodegradation by members of the genus *Rhodococcus*: biochemistry, physiology and genetic adaptation. *Advances in Applied Microbiology*. 59: 1–29. doi: 10.1016/S0065-2164(06)59001-X
7. Sayavedra-Soto L.A., Chang W.-N., Lin T.-K., Ho C.-L., Liu H.-S. 2006. Alkane utilization by *Rhodococcus* strain NTU-1 alone and in its natural association with *Bacillus fusiformis* L-1 and *Ochrobactrum* sp. *Biotechnology Progress*. 22(5): 1368–1373. doi: 10.1021/bp060100u
8. Корсакова Е.С., Пьянкова А.А., Плотникова Е.Г. 2023. Бактерии-деструкторы дибутилфталата, выделенные из ризосферы мятлика лугового (*Poa pratensis* L.). *Вестник Пермского университета. Серия: Биология*. 4: 349–355. doi: 10.17072/1994-9952-2023-4-349-355
9. Лабинская А.С. 2021. *Общая и санитарная микробиология с техникой микробиологических исследований*. СПб., Лань: 588 с.

10. Безвербная И.П., Бузолева Л.С., Христофорова Н.К. 2005. Металлоустойчивые гетеротрофные бактерии в прибрежных акваториях Приморья. *Биология моря*. 31(2): 89–93.
11. Cooper D., Goldenberg B.G. 1987. Surface-active agents from two *Bacillus* species. *Applied and Environmental Microbiology*. 53(2): 224–229. doi: 10.1128/aem.53.2.224-229.1987
12. Серебрякова Е.В., Дармов И.В., Медведев Н.П., Алексеев С.А., Рыбак С.И. 2002. Оценка гидрофобных свойств бактериальных клеток по адсорбции на поверхности каплефильной хлороформа. *Микробиология*. 71(2): 237–239.
13. Другов Ю.С. 2000. *Экологическая аналитическая химия*. СПб., Анатолия: 432 с.
14. ПНД Ф 14.1:2.4.128-98. Количественный химический анализ вод. Методика выполнения измерений массовой концентрации нефтепродуктов в пробах природных, питьевых, сточных вод флуориметрическим методом на анализаторе жидкости «Флюорат-02». 2012. М.: 35 с.
15. ПНД Ф 14.1:2.4.273-2012 (ФР.1.31.2006.02410). Методика измерений массовой концентрации нефтепродуктов и жиров (при их совместном присутствии) в питьевых, природных и очищенных сточных водах методом ИК-спектрофотометрии с применением концентратометров серии КН. 2012. М.: 35 с.
16. ГОСТ 31953-2012. Вода. Определение нефтепродуктов методом газовой хроматографии. 2019. М., Московский печатник: 19 с.
17. Yoon J.-H., Kang S.-S., Cho Y.-G., Lee S.-T., Kho Y.-H., Kim C.-J., Park Y.-H. 2000. *Rhodococcus pyridinivorans* sp. nov., a pyridine-degrading bacterium. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 50(6): 2173–2180. doi: 10.1099/00207713-50-6-2173
18. Barik M., Das C.P., Verma A.K., Sahoo S., Sahoo N.K. 2021. Metabolic profiling of phenol biodegradation by an indigenous *Rhodococcus pyridinivorans* strain PDB9T N-1 isolated from paper pulp wastewater. *International Biodeterioration & Biodegradation*. 158: 105168. doi: 10.1016/j.ibiod.2020.105168
19. Priyadarshini A., Mishra S., Sahoo N.K., Raut S., Daverey A., Tripathy B.C. 2024. Biodegradation of phenol using the indigenous *Rhodococcus pyridinivorans* strain PDB9T NS 1 immobilized in calcium alginate beads. *Applied Biochemistry and Biotechnology*. 196(5): 2798–2818. doi: 10.1007/s12010-023-04508-8
20. Vetrova A.A., Zabelin V.A., Ivanova A.A., Adamenko L.A., Delegan Ya.A., Petrikov K.V. 2018. [Oil biodegradation by consortium of oil degrading microorganisms in laboratory model systems]. *South of Russia: ecology, development*. 13(1): 184–198. (In Russian). doi: 10.18470/1992-1098-2018-1-184-198
21. Karpenko E.V., Vil'danova-Martishishin R.I., Scheglova N.S., Pirog T.P., Voloshina I.N. 2006. The prospects of using bacteria of the genus *Rhodococcus* and microbial surfactants for the degradation of oil pollutants. *Applied Biochemistry and Microbiology*. 42(2): 156–159. doi: 10.1134/S0003683806020074
22. Jung I.-G., Park C.-H. 2004. Characteristics of *Rhodococcus pyridinivorans* PYJ-1 for the biodegradation of benzene, toluene, *m*-xylene (BTX), and their mixtures. *Journal of Bioscience and Bioengineering*. 97(6): 429–431. doi: 10.1016/S1389-1723(04)70232-7
23. Lo Giudice A., Bruni V., Michaud L. 2007. Characterization of Antarctic psychrotrophic bacteria with antibacterial activities against terrestrial microorganisms. *Journal of Basic Microbiology*. 47(6): 496–505. doi: 10.1002/jobm.200700227
24. Anan'ina L.N., Yastrebova O.V., Demakov V.A., Plotnikova E.G. 2011. Naphthalene-degrading bacteria of the genus *Rhodococcus* from the Verkhnekamsk salt mining region of Russia. *Antonie van Leeuwenhoek, Journal of Microbiology*. 100(2): 309–316. doi: 10.1007/s10482-011-9580-3
25. Larkin M.J., Kulakov L.A., Allen C.C.R. 2006. Biodegradation by members of the genus *Rhodococcus*: biochemistry, physiology and genetic adaptation. *Advances in Applied Microbiology*. 59: 1–29. doi: 10.1016/S0065-2164(06)59001-X
26. Sayavedra-Soto L.A., Chang W.-N., Lin T.-K., Ho C.-L., Liu H.-S. 2006. Alkane utilization by *Rhodococcus* strain NTU-1 alone and in its natural association with *Bacillus fusiformis* L-1 and *Ochrobactrum* sp. *Biotechnology Progress*. 22(5): 1368–1373. doi: 10.1021/bp060100u
27. Korsakova E.S., Pyankova A.A., Plotnikova E.G. 2023. [Dibutyl phthalate degrading bacteria isolated from the rhizosphere of bluegrass (*Poa pratensis* L.)]. *Vestnik Permskogo universiteta. Seriya: Biologiya*. 4: 349–355. (In Russian). doi: 10.17072/1994-9952-2023-4-349-355
28. Labinskaya A.S. 2021. *Obshchaya i sanitarnaya mikrobiologiya s tekhnikoy mikrobiologicheskikh issledovaniy*. [General and sanitary microbiology with microbiological research techniques]. St Petersburg, Lan': 588 p. (In Russian).
29. Bezverbnaya I.P., Buzoleva L.S., Khristoforova N.S. 2005. Metal-resistant heterotrophic bacteria in coastal waters of Primorye. *Russian Journal of Marine Biology*. 31(2): 73–77. doi: 10.1007/s11179-005-0047-0
30. Cooper D., Goldenberg B.G. 1987. Surface-active agents from two *Bacillus* species. *Applied and Environmental Microbiology*. 53(2): 224–229. doi: 10.1128/aem.53.2.224-229.1987
31. Serebryakova E.V., Darmov I.V., Medvedev N.P., Alekseev S.A., Rybak S.I. 2002. [Evaluation of the hydrophobicity of bacterial cells by measuring their adherence to chloroform drops]. *Mikrobiologiya*. 71(2): 237–239. (In Russian).
32. Drugov Yu.S. 2000. *Ekologicheskaya analiticheskaya khimiya*. [Ecological analytical chemistry]. St Petersburg, Anatoliya: 432 p. (In Russian).
33. ПНД Ф 14.1:2.4.128-98. Количественный химический анализ вод. Методика выполнения измерений массовой концентрации нефтепродуктов в пробах природных, питьевых, сточных вод флуориметрическим методом на анализаторе жидкости «Флюорат-02». [ПНД Ф 14.1:2.4.128-98. Quantitative chemical analysis of water. Methodology for measuring the mass concentration of petroleum products in samples of natural, drinking, waste water by the fluorimetric method on the Fluorat-02 liquid analyzer]. 2012. Moscow: 35 p. (In Russian).
34. ПНД Ф 14.1:2.4.273-2012 (ФР.1.31.2006.02410). Методика измерений массовой концентрации нефтепродуктов и жиров (при их совместном присутствии) в питьевых, природных и очищенных сточных водах методом ИК-спектрофотометрии с применением концентратометров серии КН. [ПНД Ф 14.1:2.4.273-2012 (ФР.1.31.2006.02410). Methodology for measuring mass concentration of petroleum products and fats (in their joint

REFERENCES

- presence) in drinking, natural and treated wastewater by IR spectrophotometry using KN series concentrator meters]. 2012. Moscow: 35 p. (In Russian).
16. GOST 31953-2012. *Voda. Opredelenie nefteproduktov metodom gazovoy khromatografii. [GOST 31953-2012. Water. Determination of petroleum products by gas chromatography]*. 2019. Moscow, Moskovskiy pechatnik: 19 p. (In Russian).
17. Yoon J.-H., Kang S.-S., Cho Y.-G., Lee S.-T., Kho Y.-H., Kim C.-J., Park Y.-H. 2000. *Rhodococcus pyridinivorans* sp. nov., a pyridine-degrading bacterium. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 50(6): 2173–2180. doi: 10.1099/00207713-50-6-2173
18. Barik M., Das C.P, Verma A.K., Sahoo S., Sahoo N.K. 2021. Metabolic profiling of phenol biodegradation by an indigenous *Rhodococcus pyridinivorans* strain PDB9T N-1 isolated from paper pulp wastewater. *International Biodeterioration & Biodegradation*. 158: 105168. doi: 10.1016/j.ibiod.2020.105168
19. Priyadarshini A., Mishra S., Sahoo N.K., Raut S., Daverey A., Tripathy B.C. 2024. Biodegradation of phenol using the indigenous *Rhodococcus pyridinivorans* strain PDB9T NS 1 immobilized in calcium alginate beads. *Applied Biochemistry and Biotechnology*. 196(5): 2798–2818. doi: 10.1007/s12010-023-04508-8

Поступила 09.08.2024