

## Актинобактерии в защите окружающей среды от производственных загрязнений

© 2022. И. Г. Широких<sup>1,2</sup>, д. б. н., в. н. с., профессор,  
Т. Я. Ашихмина<sup>1,2</sup>, д. т. н., зав. лабораторией, г. н. с.,

<sup>1</sup>Институт биологии Коми научного центра  
Уральского отделения Российской академии наук,  
167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,

<sup>2</sup>Вятский государственный университет,  
610000, Россия, г. Киров, ул. Московская, д. 36,  
e-mail: irgenal@mail.ru

Представлен обзор опубликованных данных о функциональной активности актинобактерий в почвах и связанных с ней субстратах в процессах биотрансформации, биodeградации и утилизации различных загрязняющих веществ, представляющих собой побочные продукты и/или отходы производственной деятельности. Отражено современное состояние, показаны пути и перспективы использования актинобактерий в борьбе за сокращение вредного воздействия тяжёлых металлов, пестицидов и полиароматических углеводородов на окружающую среду и здоровье человека. Отмечена возможность последующего использования продуктов этой деятельности в народном хозяйстве. Описаны механизмы, обеспечивающие детоксикацию тяжёлых металлов актинобактериями, роль актиномицетов в компостировании лигноцеллюлозных полимеров и в борьбе с биокоррозией металлов в агрессивной среде. Рассмотрены возможности использования актинобактерий в качестве PGPR-организмов (plant growth promoting rhizobacteria) при проведении фиторемедиации загрязнённых промышленными отходами территорий. Сделано заключение о необходимости проведения углублённых исследований метаболического потенциала данной группы прокариот с привлечением современных генно-молекулярных методов и биоинформатических подходов, что позволит более полно использовать метаболический потенциал актинобактерий и их биокаталитические свойства в разработке экологических технологий для защиты окружающей среды от широкого спектра антропогенных загрязнений.

**Ключевые слова:** актиномицеты, *Streptomyces*, почва, ризосфера, тяжёлые металлы, пестициды, углеводороды, биodeградация, биосорбция.

## Actinobacteria in protecting the environment from industrial pollution

© 2022. I. G. Shirokikh<sup>1,2</sup> ORCID: 0000-0002-3319-2729<sup>\*</sup>  
T. Ya. Ashikhmina<sup>1,2</sup> ORCID: 0000-0003-4919-0047<sup>\*</sup>

<sup>1</sup>Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Branch  
of the Russian Academy of Sciences,  
28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,

<sup>2</sup>Vyatka State University,  
36, Moskovskaya St., Kirov, Russia, 610000,  
e-mail: irgenal@mail.ru

The review of data published on the functional activity of actinobacteria in soils and related substrates in the processes of biotransformation, biodegradation and utilization of various pollutants representing by-products and/or waste of industrial and agricultural production is presented. The current state is reflected, the ways and prospects of using actinobacteria in the fight to reduce the harmful effects of heavy metals, pesticides, hydrocarbons on the environment and human health are shown. The possibility of the subsequent use of the products of this activity in the national economy is analyzed. The mechanisms providing detoxification and destruction of various types of pollutants by actinobacteria, their role in composting lignocellulose polymers and in combating biocorrosion of metals in an aggressive environment are revealed. The possibilities of using actinobacteria as plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) organisms during phytoremediation of territories contaminated with heavy metals are considered. It is concluded that it is necessary to conduct in-depth studies of the metabolic potential of this group of prokaryotes with the involvement of modern gene-molecular methods and bioinformatic approaches in order to use actinobacteria and their biocatalytic properties in environmental technologies to protect the environment from a wide range of anthropogenic pollution.

**Keywords:** actinomycetes, *Streptomyces*, soil, rhizosphere, heavy metals, pesticides, hydrocarbons, biodegradation, biosorption.

Современный уровень развития промышленных и аграрных технологий, обеспечивая человечеству постоянное повышение качества жизни, к сожалению, неразрывно связан с обострением многих экологических проблем, среди которых переработка и утилизация отходов, а также необходимость ремедиации загрязнённых сред и объектов занимают главенствующее место. Большой вклад в решение этих злободневных вопросов вносят экологические биотехнологии, в основе которых лежит деятельность микроорганизмов (МО) и их биокаталитические свойства [1–3]. Уже найденные с помощью МО решения задач переработки отходов зачастую демонстрируют дополнительную возможность дальнейшего хозяйственного использования получаемых в результате продуктов или запуска их в новый производственный цикл – рециклинг [4].

Актинобактерии – грамположительные, спорообразующие, аэробные бактерии, многие представители которых реализуют на прокариотической цитологической и генетической основе мицелиальный план организации, свойственный эукариотическим организмам – грибам. Актинобактерии широко распространены в почвах, где они обычно присутствуют в количестве  $10^5$ – $10^6$  колониеобразующих единиц на 1 г. Эти МО лишены подвижности, но их субстратный мицелий в поисках питательных веществ успешно преодолевает границы раздела фаз в такой гетерогенной системе, какой является почва. При лимитировании ресурсов мицелиальные актинобактерии – актиномицеты – формируют воздушный мицелий с устойчивыми к неблагоприятным воздействиям спорами, распространение которых обеспечивает колонизацию новых сред и источников питания [5]. Во время этой фазы роста актиномицеты продуцируют вторичные метаболиты – соединения, которые не являются жизненно необходимыми для роста, но во многих случаях определяют конкурентное преимущество организмов. Так, синтез пигментов защищает бактериальные клетки от ультрафиолетового излучения, продукция антибиотиков подавляет конкурентов и способствует межвидовой коммуникации и т. д. [6].

Уже более 75 лет известна способность актинобактерий продуцировать разнообразные вторичные метаболиты, которые используются в медицине, сельском хозяйстве и промышленности. К настоящему времени имеются сообщения примерно о 23000 биологически активных вторичных метаболитах, продуцируемых МО. Более 10000 из этих соединений продуциру-

ются актиномицетами [7, 8]. Колоссальное метаболическое разнообразие актинобактерий, в частности, рода *Streptomyces*, объясняют величиной генома, который может вчетверо превышать геномы других бактерий [9]. Уникальный биосинтетический потенциал, широкое распространение в окружающей среде, хорошая адаптированность к разнообразным условиям делают актинобактерии привлекательным объектом для биотехнологического использования в самых разных направлениях хозяйственной деятельности.

Целью настоящего обзора явился сбор и анализ информации о метаболическом потенциале актинобактерий в сфере разработки экологических технологий, направленных на ограничение загрязнения производственными отходами почвы, а также на ремедиацию загрязнённых территорий.

### Объекты и методы исследования

Поиск научных источников проводили в библиографических базах, научных электронных библиотеках и поисковых системах: Google Scholar ([www.scholar.google.com](http://www.scholar.google.com)), Publons ([www.publons.com](http://www.publons.com)), Scopus ([www.scopus.com](http://www.scopus.com)), eLIBRARY.RU ([www.elibrary.ru](http://www.elibrary.ru)), Medline ([www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/)), JSTORSearch ([www.jstor.org/](http://www.jstor.org/)). Во внимание принимали научные статьи на английском и русском языках, опубликованные в изданиях с высоким импакт-фактором. Глубина поиска – с 1980 г. Поисковые запросы выполняли по следующим ключевым словам: тяжёлые металлы, пестициды, ПАУ (полиароматические углеводороды), актинобактерии, *actinomycetes*, *Streptomyces*, коринеформные бактерии, *nocardioform actinomycetes*, фиторемедиация, PGPR, биодegradация, биосорбция, биодеструкция, утилизация и т. д.

### Переработка органических соединений

Сбор, переработка и утилизация твёрдых отходов являются одной из основных экономических и экологических проблем из-за высокой нагрузки на окружающую среду, проблем со здоровьем человека и нарушением экосистемного баланса. Считается, что органическая фракция этих отходов может служить ценным ресурсом, способным, благодаря ферментативному потенциалу МО, превращаться в хозяйственно полезные продукты [10].

Компостирование становится всё более важной стратегией переработки широко рас-

пространённых органических отходов, что ведёт не только к получению компостов – ценного органического удобрения, но и к безопасной утилизации органических отходов. Процесс включает в себя конвейерную переработку отходов различными группами МО, в рамках которой актинобактерии становятся доминирующими только на более поздних стадиях. Актиномицеты в компостах представлены видами рр. *Amycolatopsis*, *Microbispora*, *Planomonospora*, *Micrococcus*, *Saccharopolyspora*, *Micromonospora*, *Thermomonospora*, *Thermobifida*, *Thermobispora* и *Streptomyces* [11]. Показано, что благодаря способности выделять антибиотики, преобладание актинобактерий подавляет развитие фитопатогенных МО при утилизации органического материала и придаёт компосту супрессивные свойства. Это обеспечивает дополнительные преимущества, поскольку становится возможным использовать компосты не только для улучшения питательного режима почвы, но также для подавления возбудителей болезней растений.

Актинобактерии (представители рр. *Corynebacterium*, *Rhodococcus* и *Streptomyces*) играют важную роль в процессе ферментации компоста, особенно для разложения трудногидролизующих соединений, таких как лигноцеллюлозная биомасса [12]. Как упоминалось ранее, актинобактерии активно участвуют в деструкции органического материала в окружающей среде благодаря их разносторонним возможностям и биосинтезу широкого спектра экзогидролаз. Сообщалось, что виды *Isoptericola chiaiensis* и *I. rhizophila* способны разлагать органическое вещество до простых минеральных соединений, доступных к усвоению растениями [13, 14]. Многие актинобактерии могут перерабатывать органические материалы даже в экстремальных условиях среды. Так, сообщалось, что галоалкалифильные хитинолитические актинобактерии, включая *I. halotolerans*, *S. sodiiphilus*, *Nocardiosis* sp. и *Glycomyces harbinensis*, способны в гиперсолевых отложениях и содовых почвах полностью разрушать хитин, причём быстрее, чем другие бактерии в сходных экологических условиях [15].

Актиномицеты обладают многими свойствами, которые делают их кандидатами для применения в биоремедиации почв, загрязнённых органическими поллютантами. Они играют важную роль в переработке органического углерода и способны разлагать сложные полимеры [16].

Важную роль в разложении природных и синтетических углеводов играют виды

р. *Streptomyces* [17, 18]. Многие штаммы обладают способностью солюбилизовать лигнин и разлагают связанные с лигнином соединения путём продукции ферментов целлюлазного комплекса и внеклеточной пероксидазы [19].

В связи с деградацией гидрофобных соединений и смесей интересной особенностью этой группы МО является способность к продукции сурфактантов – поверхностно активных веществ (ПАВ), которые представлены у видов р. *Rhodococcus* специфическими внеклеточными гликолипидами [20, 21] или липопептидами у видов р. *Arthrobacter* [22], а также миколовыми кислотами, которые способствуют сетевой коммуникации микробных клеток в условиях двухфазных систем [23]. Некоторые виды актинобактерий обладают способностью жить в маслянистой среде, благодаря чему нашли практическое применение в биоремедиации для удаления нефтесодержащих загрязняющих веществ [24].

#### Детоксикация токсичных агентов

Наряду с обилием в почвах и универсальностью метаболизма, многие виды актинобактерий хорошо адаптированы к жёстким условиям окружающей среды, имеют устойчивые к высушиванию споры, благодаря мицелиальной организации успешно колонизируют почвенные частицы, что делает их перспективными кандидатами к использованию в технологиях биоремедиации почв, загрязнённых токсичными агентами, такими как тяжёлые металлы, пестициды и полиароматические углеводороды.

**Тяжёлые металлы.** Все металлы, независимо от степени их эссенциальности, в высоких концентрациях проявляют токсическое действие. Проблему усугубляет длительная сохранность соединений металлов в окружающей среде, в особенности относимых к группе тяжёлых (ТМ). Например, Pb – один из наиболее стойких металлов, удерживается в почве в течение 150–5000 лет [25]. Существуют различные способы удаления ТМ из почв, такие как засыпка грунтом и выщелачивание, извлечение и захоронение, промывка почвы. Их основными недостатками являются высокая стоимость и повторное возникновение проблемы. К настоящему времени показано, что биоремедиация, реализуя потенциал МО и других биологических систем (растений, грибов, насекомых, червей и др.), является менее дорогостоящей и обладает более стойкими эффектами в сравнении с традиционными способами. Кроме того, биоремедиация – наиболее предпочтительная

стратегия, поскольку она практически не изменяет параметры окружающей среды.

У МО существуют различные механизмы устойчивости к ТМ и их детоксикации. Бактерии способны сорбировать катионы металлов на клеточной стенке, белковых S-слоях и капсулах [26, 27]. Клеточная стенка связывает ТМ благодаря наличию таких активных химических групп, как карбоксильная, сульфгидрильная, сульфатная и аминогруппа. В результате ионного обмена или окислительно-восстановительных реакций образуются хелатные комплексы, устраняя тем самым токсическое действие ТМ на клетки [28]. Эффективными хелатирующими агентами для многих ТМ служат компоненты клеточной стенки актинобактерий – пептидогликан, тейхоевые и тейхуроновые кислоты, экзоцеллюлярные полисахариды [29, 30]. Некоторые актиномицеты способны синтезировать сидерофоры – молекулы, способные связывать железо и другие ТМ, в результате чего происходит экстрацеллюлярная преципитация. Потенциальными биосорбентами ТМ могут являться мананы, глюканы, металл-связывающие протеины, меланин и некоторые другие продукты микробного метаболизма [31].

Системы устойчивости к ионам металлов появились у актинобактерий задолго до техногенного загрязнения окружающей среды, что показал анализ структуры генома резистентных к ТМ представителей р. *Streptomyces* [32]. В ходе эволюции произошла адаптация почвенных бактерий к повышенному содержанию ТМ в местах залежей руд, вблизи действующих вулканов и гидротермальных источников. Отдельные виды мицелиальных прокариот, благодаря хелатирующему действию компонентов своих клеточных стенок, способны не только выживать в условиях загрязнения среды ТМ, но и участвовать в их детоксикации [33]. Многие представители актинобактерий обладают способностью к мобилизации/иммобилизации ТМ [34–36], у многих из них изучен биоремедиационный потенциал в отношении таких токсикантов как медь, никель, хром и т. д. В процессе эволюции наиболее развили внутриклеточные и внеклеточные механизмы защиты от ТМ виды р. *Streptomyces*. У стрептомицетов описаны метаболические пути для защиты клетки от окислительного стресса и детоксикации генерируемых металлами активных форм кислорода в сочетании с внеклеточными механизмами связывания и детоксикации металлов. Новые данные по геномике, транскриптомике, протеомике и метаболомике многочисленных представителей р. *Streptomyces* подтвердили

потенциал этих видов МО для биоремедиации почв от токсичных металлов [36].

**Защита от коррозии.** Коррозия, определяемая как разрушение металлов в результате взаимодействия с окружающей средой (кислород, вода и МО), приводит к огромным экономическим потерям. По данным Всемирной организации по коррозии, ежегодные убытки во всём мире от коррозии оцениваются в 2,2 трлн долларов США, что составляет более 3% мирового ВВП и, следовательно, является серьёзной проблемой, требующей решения. Существуют различные стратегии борьбы с коррозией, в рамках которых потенциал МО обусловлен тем, что они способны изменять условия протекания электрохимических реакций на границе раздела сред металл-раствор [37]. Сообщалось, что актинобактерии могут быть эффективны в борьбе с коррозией за счёт снижения содержания в среде растворённого кислорода [38]. В другом исследовании наблюдалось значительное снижение скорости коррозии стали, когда сталь перед воздействием агрессивных сред инкубировали в культурах *Rhodococcus* sp. CI25 и *Streptomyces pilosus* DSM 40714. Защитный эффект был связан с образованием слоя кристаллического вивианита поверх стали *Rhodococcus* sp. CI25 [39, 40]. В другой работе эффект, ингибирующий развитие коррозии, объяснён антимикробным веществом, вырабатываемым *S. lunalinharesii* Strain 235 против сульфатредуцирующих бактерий – основной группы прокариот, ответственных за образование биоплёнок и биокоррозию в нефтяных резервуарах [41].

**Пестициды.** Актинобактерии обладают значительным потенциалом для биотрансформации и биодеградации пестицидов. Было обнаружено, что представители этой группы разлагают пестициды с самыми различными химическими структурами, включая хлорорганические соединения, s-триазины, триазины, карбаматы, органофосфаты, фосфорорганические соединения, ацетанилиды и сульфонилкарбамиды [42, 43]. Например, представители р. *Arthrobacter* способны к деградации 4-хлорфенола, Атразина и Монокротофоса, *Streptomyces* sp. разрушает Алахлор [44]. Сообщалось, что местные актиномицеты разрушают гербицид Диурон [45]. Диурон, разновидность фенилкарбамида, широко используется для контроля сорняков на пахотных полях и таких культурах, как хлопок, ананас, цитрусовые и сахарный тростник. При применении Диурона *in vitro* отобранные штаммы актиномицетов демонстрировали деградацию до 37% гербицида за семь дней.

Некоторое количество пестицидов может быть минерализовано единичными изолятами, но для полного разложения часто необходимы консорциумы бактерий. Карбендазим, бензимидазольный фунгицид широкого спектра действия, широко используемый в сельском хозяйстве, является токсичным пестицидом для человека и животных. *Rhodococcus jialingiae* dj1-6-2 и консорциум, содержащий бактерии *Brevibacillus borstelensis* и *Streptomyces albogriseolus*, могут эффективно разлагать Карбендазим и, следовательно, являются кандидатами на очистку загрязнённой Карбендазимом почвы [46, 47].

Выделенный из почвы в Китае штамм *Amycolatopsis* M3-1 был способен использовать новый гербицид широкого спектра действия ZJ0273 в качестве единственного источника углерода. Скорость деградации ZJ0273 составила 59,3 и 68,5% за 25 и 60 дней соответственно [48].

Метоксихлор (МТХ) – ещё один токсичный хлорорганический пестицид, обладающий эстрогенной активностью. Хотя МТХ запрещён в большинстве стран как вызывающий эндокринные нарушения, он всё ещё используется на некоторых сельскохозяйственных предприятиях. Получена смешанная культура *Streptomyces* spp., применение которой способствует удалению МТХ из почвы на 56,4% [49].

Представители различных родов актинобактерий, включая *Arthrobacter*, *Clavibacter*, *Corynebacterium*, *Mycobacterium*, *Nocardia*, *Rhodococcus*, *Micromonospora*, *Nocardioidea* и *Streptomyces*, описаны как культуры, которые могут эффективно разлагать пентахлорфенол (ПХФ), хлорорганические соединения, фосфорорганические соединения, сульфонилкарбамиды и многие другие пестициды [50].

Одной из уникальных особенностей актинобактерий-деструкторов ароматических соединений является их способность расти на смеси субстратов. В условиях реального загрязнения природных объектов присутствуют органические соединения, в структуре которых имеются заместители различной природы. Так, достаточно сложной является проблема разложения смеси хлор- и метилзамещённых ароматических соединений. Благодаря присутствию специфичных ферментов штамм *Rhodococcus opacus* ба впервые был адаптирован к росту на смеси 4-хлорфенола и п-толуата [44].

**Полициклические ароматические углеводороды (ПАУ).** Одними из наиболее важных загрязнителей, ввиду их сильной канцерогенности, мутагенности и токсичности, считаются ПАУ. Хотя разлагать ПАУ в почве способны

различные виды МО, актинобактерии являются хорошими кандидатами на эту роль, поскольку могут потреблять широкий спектр источников углерода, включая ароматические соединения, обнаруживаемые в составе лигнина [51]. Давно установлена способность представителей р. *Rhodococcus* усваивать различные ароматические соединения. Выделенные из почв (особенно городских), растений и водоёмов, родококки разлагали фенантрен, антрацен, пирен и другие ПАУ [52]. В связи с этим актинобактерии р. *Rhodococcus* используются в настоящее время для очистки почв, загрязнённых как нефтью, так и различными антропогенными веществами, содержащими ПАУ. Сообщалось, что *S. rochei* – актинобактерия, продуцирующая биосурфактанты, эффективно разлагает ПАУ с 3–4 кольцами, такие как антрацен, флуорен, фенантрен и пирен в почве. Среди других актинобактерий, разлагающих ПАУ, отмечены штаммы *Mycobacterium* sp. PYR-1, *Mycobacterium* sp. RJGII-135, *Rhodococcus* sp. UW1 и *Gordonia* sp. BP9, способные разлагать флуорантен, пирен, хризен флуорантены и пирен [53–56].

#### Актинобактерии как компонент микробно-растительных консорциумов для фиторемедиации

Наряду с собственным деградационным потенциалом актиномицеты часто обладают физиолого-биохимическими свойствами, которые дают основание рассматривать их в качестве PGPB (plant growth promoting rhizobacteria), которые в консорциумах с растениями-фиторемедиантами существенно повышают эффективность очистки загрязнённых территорий. Количество родов, которые можно отнести к PGPB, среди актиномицетов примерно на треть больше, чем среди других бактериальных таксонов. Так, PGPB обнаружены среди представителей 12 из 15 порядков класса Actinobacteria. Актиномицеты производят огромное разнообразие химических структур, таких как поликетиды, пептиды, макролиды, индолы, аминокликозиды и терпены [57], посредством которых оказывают на растение регуляторное действие и контролируют развитие фитопатогенов. Одним из наиболее богатых источников биологически активных вторичных метаболитов являются представители р. *Streptomyces*. Стрептомицеты могут воздействовать на фитопатогены непосредственно, продуцируя антибиотики, сидерофоры, гидролитические или детоксицирующие ферменты, или косвенно, стимулируя рост растений-

хозяев посредством синтеза фитогормонов, повышая их сопротивляемость к болезням, формируя механизмы индуцированной и/или приобретённой системной устойчивости или просто конкурируя с фитопатогенами за доступные элементы питания и сайты связывания на корнях растений [58, 59]. Часто механизм антагонистической активности стрептомицетов обусловлен синтезом сразу нескольких метаболитов, что затрудняет формирование устойчивости в популяциях фитопатогенов [60].

Таким образом, полифункциональная активность актиномицетов в ассоциациях с растениями обеспечивает повышенную эффективность процесса ремедиации загрязнённых объектов при низких затратах, экологической безопасности и стабильности получаемых результатов.

### Заключение

Как показывает анализ литературы, актинобактерии характеризуют такие свойства, как способность выживать в неблагоприятных условиях окружающей среды, сохраняя при этом длительное время метаболическую активность, и разлагать природные и синтетические вещества, обладая ферментами с широкой субстратной специфичностью. Актинобактерии обладают большим физиолого-биохимическим потенциалом, благодаря чему имеют все шансы стать в ближайшие десятилетия важной составляющей современных экологических технологий, направленных на защиту окружающей среды от промышленных загрязнений.

Актиномицеты, особенно виды наиболее распространённого в почвах р. *Streptomyces*, являются одними из перспективных биосорбентов и PGPR-агентов для улучшения общего экологического состояния почвы и повышения эффективности технологий фиторемедиации при загрязнении ТМ, пестицидами и ПАУ. Тем не менее, для того чтобы воспроизвести полученные преимущественно в контролируемых лабораторных условиях результаты в крупномасштабных полевых испытаниях и коммерциализировать выполненные разработки, необходимо в ближайшее время решить ещё целый ряд вопросов. Так, по-прежнему актуально получение информации о молекулярных механизмах, участвующих в биотрансформации актиномицетами различных загрязняющих веществ. Прогресс в этой области был серьёзно затруднён отсутствием подходящих молекулярно-генетических инструментов для большинства представителей этой группы

почвенных бактерий. Сегодня с развитием доступных omics-технологий преодоление этого ограничения в сочетании с физиологическими и биохимическими данными позволит лучше использовать способности актиномицетов к биодеградации и биотрансформации для практического применения в биоремедиации.

Важную роль в расширении биодеградационного потенциала бактерий играет горизонтальный перенос генов. Однако его механизмы и условия реализации остаются малоизученными. Кроме того, до конца не исследован потенциал актинобактерий в рамках искусственных консорциумов как с растениями-ремедиаторами, так и с другими почвенными МО. Необходимы дальнейшие детальные исследования метаболических аспектов взаимодействия актинобактерий в ризосфере, что приведёт к разработке высокоэффективных биоремедиационных систем и технологий для различных типов почв и условий окружающей среды.

*Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН по теме «Структура и состояние компонентов техногенных экосистем подзоны южной тайги», номер государственной регистрации в ЕГИСУ № 1220401000325.*

### References

1. Domracheva L.I. The use of organisms and biosystems in remediation of territories // Theoretical and Applied Ecology. 2009. No. 4. P. 4–16 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2009-4-004-016
2. Yankevich M.I., Khadeeva V.V., Murygina V.P. Bioremediation of soils: yesterday, today, tomorrow // Biosphere. 2015. No. 2. P. 199–208 (in Russian).
3. Behera L., Datta D., Kumar S., Kumar S., Sravani B., Chandra R. Role of microbial consortia in remediation of soil, water and environmental pollution caused by indiscriminate use of chemicals in agriculture: Opportunities and challenges // New and future developments in microbial biotechnology and bioengineering / Eds. H.B. Singh, A. Vaishnav. Elsevier, 2022. P. 399–418. doi: 10.1016/B978-0-323-85577-8.00019-6
4. Rukina I.M., Filatov V.V., Zhenzhebir V.N., Polozhentseva I.V. Industrial recycling technologies in the industrial complex // Microeconomics. 2018. No. 1. P. 11–20 (in Russian).
5. Biology and biotechnology of actinobacteria / Eds. J. Wink, F. Mohammadipanah, J. Hamedi. Berlin: Springer International Publishing, 2017. 395 p.
6. Bibb M.J. Regulation of secondary metabolism in streptomycetes // Current Opinion in Microbiology. 2005. V. 8. No. 2. P. 208–215.

7. Tarkka M., Hampp R. Secondary metabolites of soil streptomycetes in biotic interactions // Secondary metabolites in soil ecology. Berlin, Heidelberg: Springer, 2008. P. 107–126.
8. Weber T., Charusanti P., Musiol-Kroll E.M., Jiang X., Tong Y., Kim H.U., Lee S.Y. Metabolic engineering of antibiotic factories: new tools for antibiotic production in actinomycetes // Trends Biotechnol. 2015. V. 33. No. 1. P. 15–26.
9. Chater K.F. Recent advances in understanding *Streptomyces* // F1000Research. 2016. V. 5. Article No. 2795. doi: 10.12688/f1000research.9534.1
10. Khalid A., Arshad M., Anjum M., Mahmood T., Dawson L. The anaerobic digestion of solid organic waste // Waste Management. 2011. V. 31. No. 8. P. 1737–1744. doi: 10.1016/j.wasman.2011.03.021
11. Shivilata L., Satyanarayana T. Thermophilic and alkaliphilic Actinobacteria: biology and potential applications // Frontiers in Microbiology. 2015. V. 6. Article No. 1014. doi: 10.3389/fmicb.2015.01014
12. Lin J., Ballim R. Biocorrosion control: Current strategies and promising alternatives // African Journal of Biotechnology. 2012. V. 11. No. 91. P. 15736–15747. doi: 10.5897/AJB12.2479
13. Kaur N., Rajendran M.K., Kaur G., Shanmugam M. *Isoptericola rhizophila* sp. nov., a novel actinobacterium isolated from rhizosphere soil // Antonie Van Leeuwenhoek. 2014. V. 106. No. 2. P. 301–307. doi: 10.1007/s10482-014-0197-1
14. Tseng M., Liao H.C., Chiang W.P., Yuan G.F. *Isoptericola chiayiensis* sp. nov., isolated from mangrove soil // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2011. V. 61. No. 7. P. 1667–1670. doi: 10.1099/ijs.0.022491-0
15. Sorokin D.Y., van Pelt S., Tourova T.P., Evtushenko L.I. *Nitriliruptor alkaliphilus* gen. nov., sp. nov., a deep-lineage haloalkaliphilic actinobacterium from soda lakes capable of growth on aliphatic nitriles, and proposal of Nitriliruptoraceae fam. nov. and Nitriliruptorales ord. nov. // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2009. V. 59. No. 2. P. 248–253. doi: 10.1099/ijs.0.002204-0
16. Goodfellow M., Williams S.T. Ecology of actinomycetes // Annu. Rev. Microbiol. 1983. V. 37. P. 189–216.
17. Barabas G.G., Vargha I.M., Szabo A., Penyige S., Damjanovich J., Szollosi J., Matk T., Hirano A.H., Atyus I., Szab O. n-Alkane uptake and utilization by *Streptomyces* strains // Antonie Leeuwenhoek. 2001. V. 79. Article No. 269.
18. Radwan S.S., Barabas G.Y., Sorkhoh N.Y., Damjanovich S., Szabo I., Szollosi J., Matko J., Penyige A., Hirano T., Szabo I.M. Hydrocarbon uptake by *Streptomyces* fems // Microbiol. Lett. 1998. V. 169. P. 87–94.
19. Mason M.G., Ball A.S., Reeder B.J., Silkstone G., Nicholls P., Wilson M.T. Extracellular heme peroxidases in actinomycetes: a case of mistaken identity // Appl. Environ. Microbiol. 2001. V. 67. P. 4512–4519. doi: 10.1128/AEM.67.10.4512-4519.2001
20. Kretschmer A., Bock H., Wagner F. Chemical and physical characterization of interfacial-active lipids from *Rhodococcus erythropolis* grown on n-alkanes // Appl. Environ. Microbiol. 1982. V. 44. No. 4. P. 864–870. doi: 10.1128/aem.44.4.864-870.1982
21. Singer M.E.V., Finnerty W.R. Physiology of biosurfactant synthesis by *Rhodococcus species* H13-A // Canadian Journal of Microbiology. 1990. V. 36. No. 11. P. 741–745.
22. Morikawa M., Daido H., Takao T., Murata S., Shimomishi Y., Imanaka T. A new lipopeptide biosurfactant produced by *Arthrobacter* sp. strain MIS38 // Journal of Bacteriology. 1993. V. 175. No. 20. P. 6459–6466. doi: 10.1128/jb.175.20.6459-6466.1993
23. Neu T.R. Significance of bacterial surface-active compounds in interaction of bacteria with interfaces // Microbiological Reviews. 1996. V. 60. No. 1. P. 151–166.
24. Morikawa M. Bioremediation: From key enzymes to practical technologies // The handbook of environmental chemistry. Berlin, Heidelberg: Springer, 2022. doi: 10.1007/978\_2021\_828
25. Mani D., Kumar C. Biotechnological advances in bioremediation of heavy metals contaminated ecosystems: an overview with special reference to phytoremediation // International Journal of Environmental Science and Technology. 2014. V. 11. No. 3. P. 843–872. doi: 10.1007/s13762-013-0299-8
26. Schultze-Lam S., Fortin D., Davis B.S., Beveridge T.J. Mineralization of bacterial surfaces // Chemical Geology. 1996. V. 132. No. 1–4. P. 171–181. doi: 10.1016/S0009-2541(96)00053-8
27. Konhauser K.O. Bacterial iron biomineralisation in nature // FEMS Microbiology Reviews. 1997. V. 20. No. 3–4. P. 315–326. doi: 10.1111/j.1574-6976.1997.tb00317.x
28. Fokina A.I., Domracheva L.I., Shirokikh I.G., Kondakova L.V., Ogorodnikova S.Yu. Microbial detoxification of heavy metals (review) // Theoretical and Applied Ecology. 2008. No. 1. P. 4–10 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2008-1-043377
29. Beveridge T.J. Role cellular design in bacterial metal accumulation and mineralization // Ann. Rev. Microbiol. 1989. V. 43. P. 147–171.
30. Salinas E., Acosta I.R., Villegas O., Segovia R. Bioaccumulation of aluminum by *Aspergillus niger* isolate from aluminosilicate // Comun. Biol. 1994. V. 12. No. 3. Article No. 298.
31. Gadd G.M. Metals and microorganisms: a problem of definition // FEMS Microbiol. Lett. 1992. V. 100. P. 197–220.
32. Álvarez A., Catalano S.A., Amoroso M.J. Heavy metal resistant strains are widespread along *Streptomyces* phylogeny // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2013. V. 66. No. 3. P. 1083–1088. doi: 10.1016/j.ympev.2012.11.025
33. Bankar A., Nagaraja G. Recent trends in biosorption of heavy metals by Actinobacteria // New and future developments in microbial biotechnology and bioengineering. Elsevier, 2018. P. 257–275. doi: 10.1016/B978-0-444-63994-3.00018-7
34. Hamedi J., Dehghani M., Mohammddipanah F. Isolation of extremely heavy metal resistant strains of rare actinomycetes from high metal content soils in Iran // International Journal of Environmental Research. 2015. V. 9. No. 2. P. 475–480.

35. Schmidt A., Haferburg G., Sineriz M., Merten D., Büchel G., Kothe E. Heavy metal resistance mechanisms in actinobacteria for survival in AMD contaminated soils // *Geochemistry*. 2005. V. 65. P. 131–144. doi: 10.1016/j.chemer.2005.06.006
36. Mitra A. 12 – Biology, genetic aspects, and oxidative stress response of streptomycetes and strategies for bioremediation of toxic metals // *Microbial Biodegradation and Bioremediation* / Ed. S. Das. Elsevier, 2014. P. 287–299. doi: 10.1016/B978-0-12-800021-2.00012-1
37. Lin J., Ballim R. Biocorrosion control: Current strategies and promising alternatives // *African Journal of Biotechnology*. 2012. V. 11. No. 91. P. 15736–15747.
38. Ponmariappan S., Maruthamuthu S., Palaniswamy N., Palaniappan R. Corrosion control by bacterial biofilms-an overview // *Corrosion Reviews*. 2004. V. 22. No. 4. P. 307–332.
39. Volkland H.P., Harms H., Knopf K., Wanner O., Zehnder A.J. Corrosion inhibition of mild steel by bacteria // *Biofouling*. 2000. V. 15. No. 4. P. 287–297. doi: 10.1080/08927010009386319
40. Medilanski E., Kaufmann K., Wick L.Y., Wanner O., Harms H. Influence of the surface topography of stainless steel on bacterial adhesion // *Biofouling*. 2002. V. 18. No. 3. P. 193–203.
41. Pacheco Da Rosa J., Korenblum E., Franco-Cirigliano M.N., Abreu F., Lins U., Soares R., Coelho R.R. *Streptomyces lunalinharesii* strain 235 shows the potential to inhibit bacteria involved in biocorrosion processes // *BioMed Research International*. V. 2013. Article No. 309769. doi: 10.1155/2013/309769
42. Bhatti A.A., Haq S., Bhat R.A. Actinomycetes benefaction role in soil and plant health // *Microbial Pathogenesis*. 2017. V. 111. P. 458–467. doi: 10.1016/j.micpath.2017.09.036
43. Nagendran S., Agrawal S.S., Patwardhan A.G. Eco-friendly association of plants and actinomycetes // *Symbiotic Soil Microorganisms*. Springer, Cham, 2021. P. 99–116. doi: 10.1007/978-3-030-51916-2\_6
44. Solyanikova I.P., Golovleva L.A. Physiological and biochemical properties of actinobacteria as the basis of their high biodegradative activity // *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2015. V. 51. No. 2. P. 143–149. doi: 10.1134/S0003683815020180
45. Castillo M.A., Felis N., Aragon P., Cuesta G., Sabater C. Biodegradation of the herbicide diuron by streptomycetes isolated from soil // *International Biodeterioration & Biodegradation*. 2006. V. 58. No. 3–4. P. 196–202. doi: 10.1016/j.ibiod.2006.06.020
46. Arya R., Sharma R., Malhotra M., Kumar V., Sharma A.K. Biodegradation aspects of carbendazim and sulfosulfuron: trends, scope and relevance // *Current Medicinal Chemistry*. 2015. V. 22. No. 9. P. 1147–1155. doi: 10.2174/09298673226664141212123449
47. Arya R., K Sharma A. Bioremediation of carbendazim, a benzimidazole fungicide using *Brevibacillus borstelensis* and *Streptomyces albogriseolus* together // *Current Pharmaceutical Biotechnology*. 2016. V. 17. No. 2. P. 185–189. doi: 10.2174/1389201016666150930115737
48. Cai Z., Chen Q., Wang H., He Y., Wang W., Zhao X., Ye Q. Degradation of the novel herbicide ZJ0273 by *Amycolatopsis* sp. M3-1 isolated from soil // *Applied Microbiology and Biotechnology*. 2012. V. 96. No. 5. P. 1371–1379. doi: 10.1007/s00253-011-3867-1
49. Fuentes M.S., Alvarez A., Sáez J.M., Benimeli C.S., Amoroso M.J. Methoxychlor bioremediation by defined consortium of environmental *Streptomyces* strains // *International Journal of Environmental Science and Technology*. 2014. V. 11. No. 4. P. 1147–1156. doi: 10.1007/s13762-013-0314-0
50. Schrijver A.D., Mot R.D. Degradation of pesticides by actinomycetes // *Critical Reviews in Microbiology*. 1999. V. 25. No. 2. P. 85–119. doi: 10.1080/10408419991299194
51. Chaudhary P., Sharma R., Singh S.B., Nain L. Bioremediation of PAH by *Streptomyces* sp. // *Bull Environ Contam Toxicol*. 2011. V. 86. No. 3. P. 268–271. doi: 10.1007/s00128-011-0211-5
52. Lysak L.V., Sidorenko N.N. Species diversity of rhodococci in urban soils // *Microbiology (New York, NY)*. 1997. V. 66. No. 4. P. 480–481.
53. Kästner M., Breuer-Jammali M., Mahro B. Enumeration and characterization of the soil microflora from hydrocarbon-contaminated soil sites able to mineralize polycyclic aromatic hydrocarbons (PAH) // *Appl Microbiol Biotechnol*. 1994. V. 41. No. 2. P. 267–273.
54. Kelley I., Freeman J., Evans F., Cerniglia C. Identification of metabolites from the degradation of fluoranthene by *Mycobacterium* sp. strain PYR-1 // *Appl Environ Microbiol*. 1993. V. 59. No. 3. P. 800–806. doi: 10.1128/aem.59.3.800-806.1993
55. Schneider J., Grosser R., Jayasimhulu K., Xue W., Warshawsky D. Degradation of pyrene, benz[a]anthracene, and benzo[a]pyrene by *Mycobacterium* sp. strain RJGII-135, isolated from a former coal gasification site // *Appl Environ Microbiol*. 1996. V. 62. No. 1. Article No. 1491. doi: 10.1128/aem.62.4.1491-1491d.1996
56. Walter U., Beyer M., Klein J., Rehm H.-J. Degradation of pyrene by *Rhodococcus* sp. UW1 // *Appl Microbiol Biotechnol*. 1991. V. 34. No. 5. P. 671–676. doi: 10.1007/BF00167921
57. Tarkka M., Hampp R. Secondary metabolites of soil streptomycetes in biotic interactions // *Secondary metabolites in soil ecology*. Berlin, Heidelberg: Springer, 2008. P. 107–126.
58. Hamed J., Mohammadipanah F. Biotechnological application and taxonomical distribution of plant growth promoting actinobacteria // *Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology*. 2015. V. 42. No. 2. P. 157–171. doi: 10.1007/s10295-014-1537-x
59. Vurukonda S.S.K.P., Giovanardi D., Stefani E. Plant growth promoting and biocontrol activity of *Streptomyces* spp. as endophytes // *International Journal of Molecular Sciences*. 2018. V. 19. No. 4. Article No. 952. doi: 10.3390/ijms19040952
60. Schrey S.D., Tarkka M.T. Friends and foes: Streptomycetes as modulators of plant disease and symbiosis // *Antonie Van Leeuwenhoek*. 2008. V. 94. No. 1. P. 11–19. doi: 10.1007/s10482-008-9241-3