

УДК 574.24; 579.222

Механизмы адаптации штамма *Rhodococcus* sp. SMB37 к физико-химическим условиям экотопов Верхнекамского месторождения солей

Л. Н. Ананьина

Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН – филиал Пермского федерального исследовательского центра УрО РАН

614081, Пермь, ул. Голева, д. 13. E-mail: ludaananyina@mail.ru

(статья поступила в редакцию 12.11.2025 г.)

Изучен температурный диапазон роста штамма *Rhodococcus* sp. SMB37, выделенного из почвы района разработок Верхнекамского месторождения калийно-магниевых солей. Показано, что исследованный штамм рос при температуре от 0 до 35°С, оптимальной для роста являлась температура 25°С. Изучено накопление клетками штамма осмолитов при низкой температуре (5°С) как без засоления, так и в присутствии хлорида натрия в концентрации 5 %. Методом высокоэффективной жидкостной хроматографии показано, что в условиях низкой температуры данный штамм аккумулировал эктоин в количестве 0,19 мкмоль/мг сухого веса (мкмоль/ мг СБ), при этом содержание гидроксиэктоина было низким и составляло 0,003 мкмоль/мг СБ. Совместное воздействие низкой температуры и повышенной солености (5 % NaCl) приводило к значительному увеличению внутриклеточной концентрации гидроксиэктоина до 0,1 мкмоль/мг СБ. Кроме того, возросло содержание эктоина до 0,32 мкмоль/мг СБ. На матрице ДНК исследованного штамма амплифицирован фрагмент *ect*-оперона, включающий ген, кодирующий диаминобутиратаминотрансферазу. Наиболее высокий уровень сходства, равный 99 %, аминокислотная последовательность диаминобутиратаминотрансферазы обнаруживала у представителя вида *Rhodococcus artemisiae*.

Ключевые слова: соленость, низкая температура, эктоин, гидроксиэктоин, *Rhodococcus*.

DOI: 10.17072/psu.geol.25.2.144

Введение

Разработка Верхнекамского месторождения солей (ВКМС) сопровождается трансформацией природного ландшафта и изменением физико-химических характеристик почв (Горбунова и др., 1990; Бабошко, Бачурин, 2009). Одним из основных селективных факторов, оказывающих давление на автохтонную микрофлору, в этой экосистеме является засоление. Помимо этого, регион характеризуется коротким вегетационным периодом, начало которого часто сопровождается возвратом заморозков. Поэтому здесь способны выживать бактерии, обладающие эффективными механизмами защиты от одновременного действия высокого осмотического давления и холода. Действие на клетки бактерий гиперосмотического и гипотермического стрессов в некоторых аспектах име-

ет одинаковый эффект: приводит к дегидратации, инициируя развитие окислительного стресса (Chattopadhyay et al., 2011; Uysal et al., 2022). Поэтому в адаптации к этим экологическим факторам задействован одинаковый механизм совместимых веществ (осмопротекторов) – накопление низкомолекулярных соединений, не нарушающих метаболизм клетки (Chattopadhyay et al., 2011; Uysal et al., 2022).

Из техногенных экосистем (шламохранилища), а также прилегающих к ним засоленных почв района солеразработок ВКМС (г. Березники, Пермский край) выделены галотолерантные грамположительные бактерии рода *Rhodococcus* (Anan'ina et al., 2011; Ананьина и др., 2025). Бактерии рода *Rhodococcus* обладают устойчивостью к воздействию неблагоприятных факторов среды. Они обнаружены в различных засоленных

© Ананьина Л. Н., 2026



Работа лицензирована в соответствии с CC BY 4.0. Чтобы просмотреть копию этой лицензии, посетите <https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>

экосистемах, таких как моря, почвы мангровых лесов, нефтяные рассолы и нефтезагрязненная почва (Bell et al., 1998; Claverias et al., 2015). Несмотря на высокий интерес к представителям рода *Rhodococcus*, сведения о механизмах адаптации к неблагоприятным факторам среды ограничены отдельными статьями и касались изучения роли аминокислот и трегалозы (Комарова и др., 1998; Комарова и др., 2002; Cappelletti et al., 2016).

Целью исследования являлось изучение роли эктоина и его гидроксипроизводного в ответ на совместное воздействие низкой температуры и повышенной солености среды на примере галотолерантного штамма *Rhodococcus* sp. SMB37, способного к деградации полиароматических углеводородов (Anan'ina et al., 2011).

Материалы и методы исследования

Объект исследования. В работе использовали штамм *Rhodococcus* sp. SMB37 из разлагающего нафталин консорциума бактерий SMB3, выделенного из техногенной засоленной почвы района солеразработок ВКМС (Пермский край, Россия) (Anan'ina et al., 2022). Штамм идентифицирован на основе анализа почти полной нуклеотидной последовательности гена 16S рПНК (Anan'ina et al., 2022). Бактериальная культура хранится в рабочей коллекции Лаборатории микробиологии техногенных экосистем «ИЭГМ УрО РАН», а также во Всероссийской коллекции микроорганизмов под номером *Rhodococcus* sp. SMB37 (=Ac-2603).

Среды культивирования. В исследовании использовали минеральную среду Раймонда (MCP) (Плотникова и др., 2011), где источником углерода и энергии служила глюкоза. При необходимости в среду добавляли хлорид натрия в конечной концентрации 2 или 5 %. Для получения плотной среды вносили агар в количестве 18 г/л.

Условия культивирования. Изучение роста при разных температурах (0, 5, 25, 35, 40° С) проводили, культивируя штамм бактерии на плотной MCP, содержащей 2 % хлорида натрия и глюкозу в конечной концентрации 1 г/л. Инокулятом служила культура, выращенная до стационарной фазы в жидкой MCP с тем же количеством хлорида натрия и

ростового субстрата. Инкубирование осуществляли на шейкере УВМТ-12-250 («ЭЛИОН», Россия) при 100 об./мин. Биомассу на плотную питательную среду наносили штрихом микробиологической петлей. Культивирование осуществляли в термостатируемых шкафах ТС-1/80 СПУ (Россия) или холодильной камере.

Подготовка биомассы для экстракции органических соединений. Бактерию выращивали на плотной MCP как без хлорида натрия, так и в его присутствии в концентрации 5 %. Глюкозу вносили в среду до конечной концентрации 1 г/л. Инкубирование осуществляли при 5° С. После завершения инкубирования с поверхности плотной среды биомассу собирали микробиологической петлей и переносили в 1 мл 80 %-ного раствора этанола. Далее из клеток проводили экстракцию органических соединений согласно методике, описанной (Bernard et al., 1993). Высушенные экстракты хранили при 5° С до проведения анализа. Осадок клеток, полученный после экстракции, сушили и определяли массу.

Анализ состава вторичных метаболитов клеток. Соединения разделяли высокоэффективной жидкостной хроматографией (ВЭЖХ) на приборе Shimadzu prominence LC-20AD (Shimadzu corporation, Япония), снабженном UV/VIS-детектором SPD-20A (Shimadzu corporation, Япония), на колонке Сепарон SGX 100 NH₂, 4,6×150 мм, 5 мкм (Dr. Maisch GmbH, Германия) согласно методике, описанной (García-Esteva et al., 2006). Идентификацию соединений проводили сравнением времени удерживания с коммерческими препаратами эктоина и гидроксидэктоина (Fluka, Германия). Количество совместимых веществ рассчитывали на мг сухого веса биомассы (мг СБ).

Амплификация *est*-генов. Амплификацию *est*-генов на матрице ДНК исследуемого штамма проводили на приборе C1000 Touch (Bio-Rad, США), используя пару праймеров G2F/G2R при условиях, описанных (Ананьина и др., 2018). Секвенирование генов проводили с помощью праймера G2R, коммерческого набора реактивов GenSeq («Синтол», Россия) на приборе «Нанофор 05» («Синтол», Россия), следуя инструкциям фирмы-производителя.

Биоинформационный анализ. Сравнительный анализ полученной нуклеотидной последовательности с типовыми штаммами видов рода *Rhodococcus* осуществляли с помощью программы Blastn (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>). Выравнивание нуклеотидных и аминокислотных последовательностей велось с помощью программы Mega 2.0.

Результаты и их обсуждение

Изучен температурный диапазон роста штамма *Rhodococcus* sp. SMB37 при культивировании на плотной минеральной среде, в которой глюкоза служила единственным источником углерода и энергии. Галотолерантный штамм *Rhodococcus* sp. SMB37 рос в температурном диапазоне 0–35°С, оптимальной для роста являлась температура 25°С (табл. 1). В связи с тем, что штамм проявил свойство сохранять физиологическую активность при 0°С, его можно отнести к группе психротолерантных бактерий. Интересным наблюдением было то, что для штамма не характерны высокие показатели роста при 5°С, но тем не менее он рос при 0°С.

Поскольку галотолерантная бактериальная культура *Rhodococcus* sp. SMB37 была

способна к росту при 0°С, было изучено накопление ее клетками осмолитов при низкой температуре. Показано, что в условиях низкой температуры (5°С) данный штамм аккумулировал в клетках эктоин в количестве 0,19 мкмоль/мг СБ, при этом содержание гидроксиэктоина было низким и составляло 0,003 мкмоль/мг СБ, отмечена высокая вариабельность его количества в биологических повторах (табл. 1). Таким образом, продемонстрирована роль эктоина в адаптации родококков к низкой температуре. Ранее для бактерий рода *Rhodococcus* в условиях холода было показано увеличение внутриклеточного количества трегалозы (Комарова и др., 1998).

Совместное воздействие низкой температуры (5°С) и повышенной солености (5 % NaCl) приводило к значительному увеличению внутриклеточной концентрации гидроксиэктоина до 0,1 мкмоль/мг СБ. Кроме того, возрастало содержание эктоина до 0,32 мкмоль/мг СБ. Ранее накопление клетками бактерий рода *Rhodococcus* эктоина и гидроксиэктоина было отмечено в условиях дегидратации, т.е. в условиях засухи (Alvarez et al., 2004). Однако в этих условиях количество гидроксиэктоина значительно превосходило содержание эктоина.

Таблица 1. Характеристика штамма *Rhodococcus* sp. SMB37

Признак	Результат				
Филогенетически близкородственный типовой штамм вида по гену 16S рРНК*	<i>Rhodococcus artemisiae</i> YIM65754 ^T				
Рост при разных температурах	Температура, °С/Длительность культивирования, сут.				
	0/28	5/21	25/7	35/7	40/7
	±	+	+++	++	—
Накопление эктоина и гидроксиэктоина (мкмоль/мг СБ) при 5° С	Без NaCl		5 % NaCl		
	Эктоин	Гидрокси-эктоин	Эктоин	Гидроксиэктоин	
	0,19 ±0,06	0,003±0,003	0,32 ±0,09	0,1± 0,03	
Амплификация фрагмента <i>ect</i> -оперона	Прай-меры	Длина ожидаемого фрагмента ДНК	Длина амплифицированного фрагмента ДНК		
	G2F/G2R	Около 800 п.о.	Около 800 п.о.		

Примечание: «—» — отсутствие роста; «±» — едва видимые колонии диаметром менее 1 мм в основании штриха; «+» — множество мелких колоний диаметром менее 1 мм в основании штриха; «++» — видимые колонии по штриху; «+++» — пигментированные колонии по штриху; «п.о.» — пар оснований; * — согласно Anan'ina et al., 2022.

Проведена амплификация фрагмента *ect*-оперона, кодирующего ферменты синтеза эктоина, на матрице ДНК-штамма *Rhodococcus* sp. SMB37. Получен фрагмент ожидаемой длины (табл. 1). Определена нуклеотидная последовательность полученного участка ДНК. Сравнение нуклеотидной последовательности фрагмента *ect*-оперона штамма *Rhodococcus* sp. SMB37 с таковыми из публичного банка данных выявило наиболее высокий уровень сходства с нуклеотидными последовательностями гена, кодирующего диаминобутиратаминотрансферазу бактерий рода *Rhodococcus*. Этот фермент катализирует первую реакцию биосинтеза эктоина: перенос аминогруппы с глутамата на L-аспартат- β -полуальдегид с образованием

L-2,4-диаминобутирата.

Проведен сравнительный анализ филогенетических деревьев, построенных на основе гена 16S рРНК и фермента диаминобутиратаминотрансферазы (рис. 1, 2). На филогенетическом 16S рДНК-дереве штамм SMB37 входил в кластер «*Rhodococcus rhodochrous*» (рис. 1). Штамм SMB37 с представителем вида *R. artemisiae* образовывал группу с высоким значением достоверности ветвления (99 %), формируя отдельную ветвь. Уровень сходства штаммов в группе *Rhodococcus rhodochrous* находился в пределах 95,2–99,3 % (табл. 2). Наиболее высокий уровень сходства штамм проявил к типовому штамму вида *R. artemisiae* YIM65754^T.

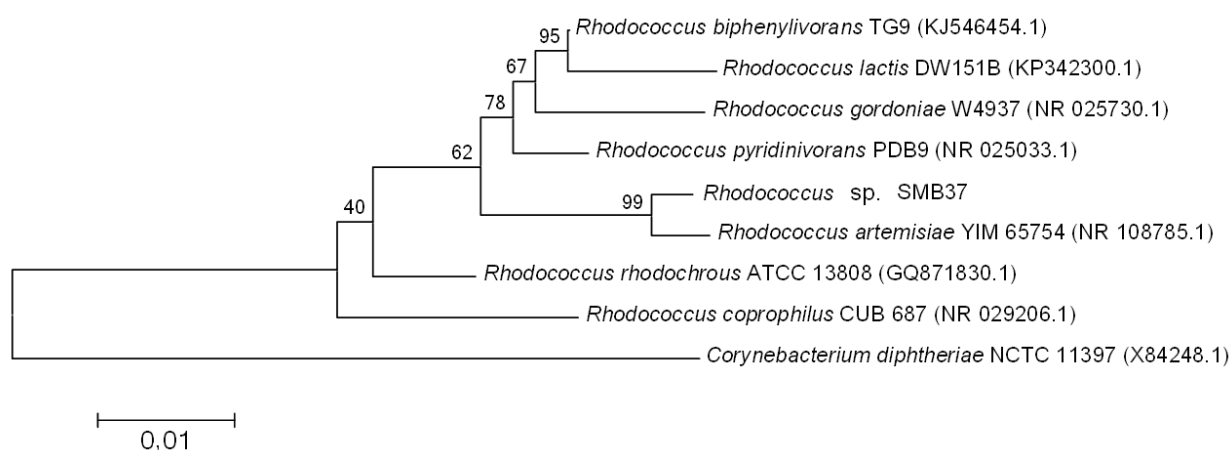


Рис. 1. Филогенетическое дерево, построенное на основе нуклеотидных последовательностей гена 16S рРНК с использованием алгоритма ближайшего соседа

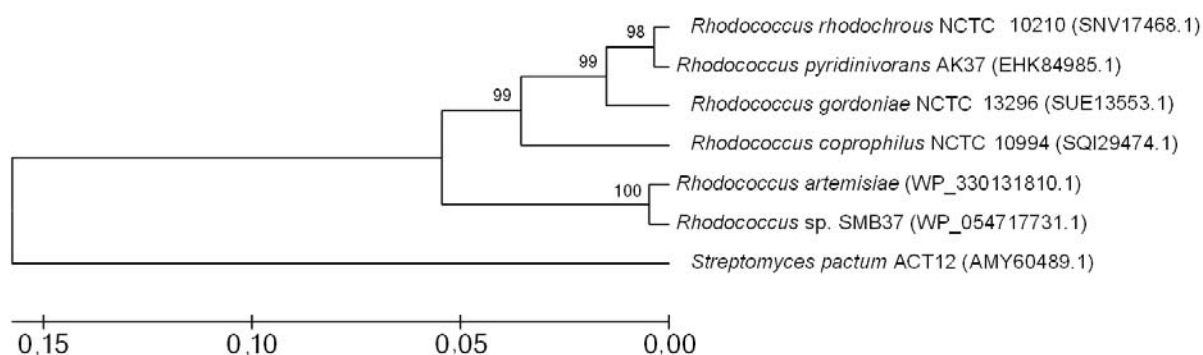


Рис. 2. Дендрограмма, построенная на основе аминокислотных последовательностей фермента диаминобутиратаминотрансферазы с использованием метода невзвешенной попарной группировки с усреднением

Таблица 2. Уровни сходства нуклеотидных последовательностей гена 16S рРНК и аминокислотных последовательностей фермента диаминобутиратаминотрансферазы

Вид	Штамм	CUB 687	ATCC 13808	W4937	PDB9	YIM 65754	SMB37	TG9	DW151 B	ACT12	NCTC 11397
<i>Rhodococcus coprophilus</i>	NCTC10994		97,4	95,6	96,9	95,2	95,4	96,3	95,2	н.д.	91,4
<i>Rhodococcus rhodochrous</i>	NCTC10210	93,1		96,7	97,6	96,2	96,5	98,2	97,1	н.д.	91,4
<i>Rhodococcus gordoniae</i>	NCTC13296	92,6	96,7		98,0	96,9	96,9	98,5	97,4	н.д.	89,9
<i>Rhodococcus pyridinivorans</i>	AK37	93,1	99,3	97,4		96,9	96,9	99,1	98,0	н.д.	90,3
<i>Rhodococcus artemisiae</i>	н.д.	89,5	88,5	89,0	88,5		99,3	96,9	96,5	н.д.	91,0
<i>Rhodococcus</i> sp.	SMB37	89,5	89,3	89,3	89,6	99,0		96,9	96,5	н.д.	91,4
<i>Rhodococcus biphenylivorans</i>	TG9	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.		98,9	н.д.	89,8
<i>Rhodococcus lactis</i>	DW151B	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.		н.д.	89,8
<i>Streptomyces pactum</i>	ACT12	67,5	69,5	69,5	69,5	67,3	67,8	н.д.	н.д.		н.д.
<i>Corynebacterium diphtheriae</i>	NCTC 11397	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	

Примечание: н.д. – нет данных. Курсивом выделен уровень сходства аминокислотных последовательностей диаминобутиратаминотрансферазы. Полу жирным шрифтом выделен уровень сходства 16S рДНК.

В публичных базах данных проведен поиск аминокислотных последовательностей диаминобутиратаминотрансферазы типовых штаммов видов из кластера *Rhodococcus rhodochrous*. Для видов *Rhodococcus lactis* и *Rhodococcus biphenylivorans* они не были обнаружены в базах данных. На филогенетическом дереве, построенном на основе аминокислотной последовательности белка, штамм SMB37 группировался с представителем вида *R. artemisiae* с высоким уровнем достоверности (100 %), формируя отдельную линию на дереве (рис. 2). Уровень сходства между видами кластера варьировал от 88,5 до 99,0 % (табл. 2). Наиболее высокое значение, составляющее 99,0 %, штамм SMB37 имел с видом *R. artemisiae*. Полученные данные подтверждают филогенетическое родство исследованного штамма и представителей вида *R. artemisiae*.

Заключение

Проведенные исследования показали, что штамм-деструктор полиароматических углеводородов *Rhodococcus* sp. SMB37 обладает

эффективными механизмами защиты от одновременного действия высокой солености среды и холода. Полученные данные можно учитывать при разработке технологий ремедиации территорий с применением биопрепаратов на основе бактерий рода *Rhodococcus* с целью увеличения их выживаемости и сохранения биodeградационного потенциала.

Исследование осмолитов в клетках бактерии выполнено при финансовой поддержке РНФ и Министерства образования и науки Пермского края в рамках научного проекта № 24-26-20070; молекулярно-биологическая часть выполнена в рамках государственного задания АААА-А19-119112290008-4. При выполнении работы использовали оборудование ЦКП «Исследования материалов и вещества» ПФИЦ УрО РАН.

Библиографический список

Ананьина Л. Н., Шестакова Е. А., Плотникова Е. Г. Детекция генов, кодирующих ферменты биосинтеза эктоина, у актинобактерий, выделен-

ных из почвы района разработки Верхнекамского соленосного бассейна // Вестник Пермского университета. Серия Биология. 2018. Вып. 3. С. 264–270.

Ананьина Л. Н., Горбунов А. А., Алеев В. С., Ястребова О. В. Адаптация психротрофных бактерий, выделенных из почвы северного района Пермского края, к росту при низкой температуре // Микробиология. 2025. Т. 94, № 3. С. 275–284. DOI: 10.31857/S0026365625030051 EDN: JNAUZP

Бабошко А. О., Бачурин Б. А. Тяжелые металлы в отходах калийной промышленности // Горный информационно-аналитический бюллетень (научно-технический журнал). 2009. № 5. С. 369–376. EDN: LHPZQZ

Горбунова К. А., Максимович Н. Г., Андрейчук В. Н. Техногенное воздействие на геологическую среду Пермской области. Пермь, 1990. 44 с. EDN: VNAAEB

Комарова Т. И., Коронелли Т. В., Тимохина Е. А. Роль низкомолекулярных азотистых соединений в осмотолерантности бактерий родов *Rhodococcus* и *Arthrobacter* // Микробиология. 2002. Т. 71, № 2. С. 166–170. EDN: MPNOAP

Комарова Т. И., Поршнев О. В., Коронелли Т. В. Образование трегалозы клетками R- и S-вариантов *Rhodococcus erythropolis* // Микробиология. 1998. Т. 67, № 3. С. 428–431. EDN: MPBRJZ

Плотникова Е. Г., Ананьина Л. Н., Краузова В. И., Арискина Е. В., Присяжная Н. В., Лебедев А. Т., Демаков В. А., Евтушенко Л. И. *Thalassospira permensis* sp. nov., a novel halotolerant bacterium isolated from a naphthalene-utilizing microbial consortium // Микробиология. 2011. № 5. С. 691–699. EDN: OFAEFV

Alvarez H. M., Silva R. A., Cesari A. C., Zamit A. L., Peressutti S. R., Reichelt R., Keller U., Malkus U., Rasch C., Maskow T., Mayer F., Steinbchel A. Physiological and morphological responses of the soil bacterium *Rhodococcus opacus* strain PD630 to water stress // FEMS Microbiology Ecology. 2004. Vol. 50. P. 75–86.

Anan'ina L. N., Yastrebova O. V., Demakov V. A., Plotnikova E. G. Naphthalene-degrading bacteria of the genus *Rhodococcus* from the Verkhnekamsk salt mining region of Russia // Antonie van Leeuwenhoek. 2011. Vol. 100. P. 309–316. DOI: 10.1007/s10482-011-9580-3 EDN: OHZMXD

Anan'ina L. N., Kosheleva I. A., Plotnikova E. G. Bacterial consortium as a model for studying the response of the microbial community of the Verkhnekamsk salt mining region to combined pollution // Theoretical and Applied Ecology. 2022. № 2. С. 116–123. DOI: 10.25750/1995-4301-2022-2-116-123 EDN: PPKJHK

Bell K. S., Philp J. C., Aw D. W., Christofi N. The genus *Rhodococcus* // Journal of Applied Microbiology. 1998. Vol. 85, No. 2. P. 195–210. DOI: 10.1046/j.1365-2672.1998.00525.x EDN: LNXSF

Bernard T., Jebbar M., Rassouli Y., Himidi Kabbab S., Hamelin J., Blanco C. Ectoine accumulation and osmotic regulation in *Brevibacterium linens* // The Journal of General Microbiology. 1993. Vol. 139. P. 129–136.

Cappelletti M., Fedi S., Zampolli J., Di Canito A., D'Ursi P., Orro A., Viti C., Milanesi L., Zannoni D., Di Gennaro P. Phenotype microarray analysis may unravel genetic determinants of the stress response by *Rhodococcus aetherivorans* BCP1 and *Rhodococcus opacus* R7 // Research in Microbiology. 2016. Vol. 167. P. 766–773. DOI: 10.1016/j.resmic.2016.06.008 EDN: YWIRNF

Chattopadhyay M. K., Raghu G., Sharma Y. V. R. K., Biju A. R., Rajasekharan M. V., Shivaji S. Increase in oxidative stress at low temperature in an Antarctic bacterium // Curr. Microbiol. 2011. Vol. 62. P. 544–546. DOI: 10.1007/s00284-010-9742-y EDN: OLGWPL

Claverías F. P., González A. U. M., Seeger M. B. S. Culturable diversity and antimicrobial activity of *Actinobacteria* from marine sediments in Valparaíso, Chile // Frontiers in microbiology. 2015. Vol. 6, No. 737. DOI: 10.3389/fmicb.2015.00737 EDN: UQPCLZ

García-Esteva R., Argandoña M., Reina-Bueno M., Capote N., Iglesias-Guerra F., Nieto J. J., Vargas C. The *ectD* gene, which is involved in the synthesis of the compatible solute hydroxyectoine, is essential for thermoprotection of the halophilic bacterium *Chromohalobacter salexigens* // Journal of Bacteriology. 2006. Vol. 188. P. 3774–3784. DOI: 10.1128/JB.00136-06 EDN: MMCPZD

Uysal A., Yildiztugay E., Gunes E., Aladag M. O. Combating of *Escherichia coli* strains against salinity by the antioxidant defense system and osmoregulation: biochemical and physiological approaches // J. microb. Biotech. food sci. 2022. Vol. 12. P. e5163. DOI: 10.55251/jmbfs.5163 EDN: NAVVSA

Adaptation the Mechanisms of the *Rhodococcus* sp. SMB37 Strain to the Physicochemical Characteristics of the Ecotopes of the Verkhnekamskoye Salt Deposit

L. N. Anan'ina

Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms UB RAS,
13 Goleva Str., Perm 614081, Russia
E-mail: ludaananyina@mail.ru

The temperature range of the *Rhodococcus* sp. SMB37 strain was studied. It was shown that the strain grew from 0 to 35 °C, showing an optimum at 25 °C. The accumulation of osmolytes by the strain cells was studied at low temperature (5 °C) both without salinity and in the presence of salt at a concentration of 5 %. Using high-performance liquid chromatography, it was shown that under low temperature this strain accumulated ectoine in an amount of 0.19 µmol/mg DW, the content of hydroxyectoine was quite low and was 0.003 µmol/mg DW. The combined effect of low temperature and high salinity (5 % NaCl) led to a significant increase in the intracellular concentration of hydroxyectoine to 0.1 µmol/mg DW. In addition, the ectoine content increased to 0.32 µmol/mg DW. A fragment of the ect-operon, which includes the gene encoding diaminobutyrate aminotransferase, was amplified on the DNA template of the studied strain. The sequence of amino acid in the diaminobutyrate aminotransferase had the highest level of similarity, 99 %, to that of the species *Rhodococcus artemisiae*.

Key words: salinity; low temperature; ectoine; hydroxyectoine; *Rhodococcus*.

References

- Alvarez H. M., Silva R. A., Cesari A. C., Zamit A. L., Peressutti S. R., Reichelt R., Keller U., Malkus U., Rasch C., Maskow T., Mayer F., Steinbchel A. 2004. Physiological and morphological responses of the soil bacterium *Rhodococcus opacus* strain PD630 to water stress. *FEMS Microbiology Ecology*. 50:75-86.
- 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*. 100:309-316.
- Anan'ina L. N., Shestakova Ye. A., Plotnikova Ye. G. 2018. Detektsiya genov, kodiruyushchikh fermenty biosinteza ektoina, u aktinobakteriy, vydelennykh iz pochvy rayona razrabotki Verkhnekamskogo solenosnogo basseyna (Detection of the genes coding ectoine biosynthesis enzymes for halotolerant actinobacteria isolated from the soil of area of industrial development of the Upperkamian salted basin). *Vestnik Permskogo universiteta. Seriya Biologiya*. 3:264-270. (in Russian)
- Anan'ina L. N., Gorbunov A. A., Aleyev V. S., Yastrebova O. V. 2025. Adaptatsiya psikhrotrofnykh bakteriy, vydelennykh iz pochvy severnogo rayona Permskogo kraya, k rostu pri nizkoy temperature (Adaptation to growth at low temperature of psychrotrophic bacteria isolated from soil of the Northern Perm Krai). *Microbiology*. 94(3):275-284.
- Anan'ina L. N., Kosheleva I. A., Plotnikova E. G. 2022. Bacterial consortium as a model for studying the response of the microbial community of the Verkhnekamsk salt mining region to combined pollution. *Theoretical and Applied Ecology*. 2:116-123.
- Baboshko A. O., Bachurin B. A. 2009. Tyazhelye metally v otkhodakh kaliynoy promyshlennosti (Heavy metals in waste from the potash industry). *Mining information and analytical bulletin (scientific and technical journal)*. 5:369-376. (in Russian)
- Bell K. S., Philp J. C., Aw D. W., Christofi N. 1998. The genus *Rhodococcus*. *Journal of Applied Microbiology*. 85(2):195-210.
- Bernard T., Jebbar M., Rassouli Y., Himidi Kabbab S., Hamelin J., Blanco C. 1993. Ectoine accumulation and osmotic regulation in *Brevibacterium linens*. *The Journal of General Microbiology*. 139:129-136.
- Cappelletti M., Fedi S., Zampolli J., Di Canito A., D'Ursi P., Orro A., Viti C., Milanesi L., Zannoni D., Di Gennaro P. 2016. Phenotype microarray analysis may unravel genetic determinants of the stress response by *Rhodococcus aetherivorans* BCP1 and *Rhodococcus opacus* R7. *Research in Microbiology*. 167:766-773.
- Chattopadhyay M. K., Raghu G., Sharma Y. V. R. K., Biju A. R., Rajasekharan M. V., Shivaji S. 2011. Increase in oxidative stress at low temperature in an Antarctic bacterium. *Curr. Microbiol.* 62:544-546.
- Claverias F. P., González A. U. M., Seeger M.B.-S. 2015. Culturable diversity and antimicrobial

activity of *Actinobacteria* from marine sediments in Valparaíso bay, Chile. *Frontiers in microbiology*. 6:737.

García-Estepa R., Argandoña M., Reina-Bueno M., Capote N., Iglesias-Guerra F., Nieto J. J., Vargas C. 2006. The *ectD* gene, which is involved in the synthesis of the compatible solute hydroxyectoine, is essential for thermoprotection of the halophilic bacterium *Chromohalobacter salexigens*. *Journal of Bacteriology*. 188:3774-3784.

Gorbunova K. A., Maksimovich N. G., Andreychuk V. N. 1990. Tekhnogennoye vozdeystviye na geologicheskuyu sredu Permskoyo blasti (Technogenic impact on the geological environment of the Perm region.) Perm, 44 p. (in Russian)

Komarova T. I., Koronelli T. V., Timokhina Ye. A. 2002. Rol' nizkomolekulyarnykh azotistyykh soyedineniy v osmotolerantnosti bakteriy rodov *Rhodococcus* i *Arthrobacter* (The role of low-molecular nitrogen compounds in the osmotolerance of bacteria of the genera *Rhodococcus* and *Arthrobacter*). *Microbiology*. 71(2):166-170.

Komarova T. I., Porshneva O. V., Koronelli T. V. 1998. Obrazovaniye tregalozy kletkami R- i S-variantov *Rhodococcus erythropolis* (Formation of trehalose by cells of R- and S-variants of *Rhodococcus erythropolis*). *Microbiology*. 67(3):428-431. (in Russian)

Plotnikova E. G., Ananyina L. N., Krauzova V. I., Ariskina E. V., Prisyazhnaya N. V., Lebedev A. T., Demakov V. A., Evtushenko L. I. 2011. *Thalassospira permensis* sp. nov., a novel halotolerant bacterium isolated from a naphthalene-utilizing microbial consortium. *Microbiology*. 5:691-699.

Uysal A., Yildiztugay E., Gunes E., Aladag M. O. 2022. Combating of *Escherichia coli* strains against salinity by the antioxidant defense system and osmoregulation: biochemical and physiological approaches. *J. microb. Biotech. food sci.* 12: e5163.