

Биоразнообразие и антимикробный потенциал ацидофильных и ацидотолерантных актиномицетов

А. В. ЧУМАК, *О. Н. СИНЁВА

ФГБНУ «Научно-исследовательский институт по изысканию новых антибиотиков им. Г.Ф. Гаузе», Москва, Россия

Резюме

Распространение антибиотикорезистентности патогенных микроорганизмов — одна из главных проблем современной медицины. В связи с особенностями метаболизма экстремофильных микроорганизмов, поиск продуцентов новых антимикробных соединений среди экстремофильных актиномицетов вполне обоснован. В обзоре рассмотрены ацидофильные и ацидотолерантные актиномицеты, которые являются неотъемлемой частью микробиомов кислых почв и, как показывают исследования, обладают высоким антимикробным потенциалом.

Ключевые слова: ацидофильные актиномицеты; биоразнообразие; антимикробный потенциал; вторичные метаболиты

Для цитирования: Чумак А. В., Синёва О. Н. Биоразнообразие и антимикробный потенциал ацидофильных и ацидотолерантных актиномицетов. *Антибиотики и химиотер.* 2024; 69 (11–12): 101–109. doi: <https://doi.org/10.37489/0235-2990-2024-69-11-12-101-109>. EDN: BVSMZU.

Biodiversity and Antimicrobial Potential of Acidophilic and Acidotolerant Actinomycetes

ANASTASIA V. CHUMAK, *OLGA N. SINEVA

Gause Institute of New Antibiotics, Moscow, Russia

Abstract

The spread of antibiotic resistance in pathogenic microorganisms is one of the main problems of modern medicine. Given the unique metabolic properties of extremophilic microorganisms, the search for producers of new antimicrobial compounds among extremophilic actinomycetes is reasonably justified. The review examines acidophilic and acidotolerant actinomycetes, which are an integral part of the microbiomes of acidic soils and, as studies show, have high antimicrobial potential.

Keywords: acidophilic actinomycetes; biodiversity; antimicrobial potential; secondary metabolites

For citation: Chumak A. V., Sineva O. N. Biodiversity and antimicrobial potential of acidophilic and acidotolerant actinomycetes. *Antibiotiki i Khimioter = Antibiotics and Chemotherapy.* 2024; 69 (11–12): 101–109. doi: <https://doi.org/10.37489/0235-2990-2024-69-11-12-101-109>. EDN: BVSMZU. (in Russian)

Введение

Актиномицеты — грамположительные гетеротрофные бактерии, с высоким содержанием гуанин-цитозина в ДНК (51–70%), относящиеся к классу *Actinobacteria*, филуму Actinomycetota. *Actinobacteria* представляют собой одну из крупнейших таксономических единиц в домене Bacteria [1–3]. Большинство актиномицетов являются свободноживущими микроорганизмами и являются неотъемлемой частью микробиомов наземных и водных экосистем, также могут быть симбионтами человека, животных и растений, встречаются и патогенные формы. В биоценозах актиномицеты разлагают органические вещества, в том числе труд-

нодоступные, такие как лигнин и хитин. Одной из особенностей актиномицетов, привлекающей внимание исследователей, является способность к синтезу биологически активных соединений: антибиотиков, иммунодепрессантов, противоопухолевых соединений, антигельминтных средств, гербицидов и ферментов [4–9].

В настоящее время для поиска новых биологически активных соединений внимание исследователей направлено на изучение микроорганизмов, обитающих в экстремальных условиях, таких как пустыни, солёные озёра, горячие источники, кислые или щелочные почвы и др. В экстремальных условиях микроорганизмы подвер-

*Адрес для корреспонденции:
E-mail: olga.sineva81@yandex.ru



EDN: BVSMZU

*Correspondence to:
E-mail: olga.sineva81@yandex.ru



жены осмотическому стрессу, высокой концентрации солей, экстремальному уровню pH, сильной радиации, воздействию металлов и высокому давлению. Для выживания в таких условиях клетки должны обладать особыми механизмами регулирования внутриклеточных значений pH, состава растворённых веществ, биохимических реакций и производства других биомолекул, а также восстановления повреждённой ДНК. Вследствие существенного отличия метаболизма, экстремофилы синтезируют уникальные соединения, принадлежащие к различным классам и обладающие новой биологической активностью, эти метаболиты стабильно вырабатываются экстремофилами и могут быть источником новых препаратов, ценных для человека или животных [10, 11].

Экстремофилы классифицируются в зависимости от условий, в которых они растут: термофилы и гипертермофилы, психрофилы, ацидофилы и алкалофилы, барофилы, галофилы. Довольно часто эти организмы являются полиэкстремофилами, например, многие горячие источники являются кислыми или щелочными одновременно и обычно богаты металлами; глубоководный океан, как правило, холодный, олиготрофный, солёные озёра могут быть одновременно и щелочными. Экстремофилы могут быть разделены на две большие категории: экстремофильные организмы, которым для полноценного роста требуются экстремальные условия и экстремотолерантные организмы, которые могут переносить экстремальные условия, но оптимальный рост наблюдается при нормальных условиях [12].

Интерес к кислотоустойчивым актиномицетам возник очень давно. В 1914 г. Waksman исследовал рост штамма *Streptomyces scabies* в кислых условиях и установил предельный диапазон роста в пределах pH 4,8–5,2. В 1928 г. Jensen выделил штамм стрептомицета из кислых вересковых и лесных почв, который был отнесён к виду *Streptomyces acidophilus* и показал, что штамм не способен расти при pH выше 6,5. Продолжив изучение актиномицетов, живущих в кислотных почвах, установил, что они встречаются в них лишь в небольшом количестве. Однако дальнейшие исследования показали, что актиномицеты являются частью микробиомов кислых почв и способны расти при низких значениях pH, причём среди изолятов были представлены как ацидотолерантные (способные к росту при pH 5,5–8,5 с оптимумом при pH 7,0), так и ацидофильные актиномицеты (способные к росту при pH 3,5–6,5 с оптимумом при pH 4,5–5,5). Кроме того, было показано, что ацидофильные актиномицеты продуцируют экзоферменты (гидролазы, хитиназы) активность которых зависит от уровня pH. Большинство

выделенных кислотоустойчивых актиномицетов было отнесено к роду *Streptomyces* [13–18]. К настоящему времени описаны ацидофильные и ацидотолерантные актиномицеты родов *Streptomyces*, *Micromonospora*, *Catenulispora*, *Actinotomura*, *Actinospica*, *Kitasatospora*, *Nocardia*, *Streptacidiphilus* и др. [19–22]. На основании полифазного таксономического анализа для ацидофильных близкородственных роду *Streptomyces* актиномицетов было предложен новый род *Streptacidiphilus* и в последнем издании Bergey's manual of systematic Bacteriology (Volume Five, The Actinobacteria) ацидофильные актиномицеты, генетически близкородственные родам *Streptomyces* и *Kitasatospora*, способные к росту при pH от 3,5 до 6,0 с оптимумом при pH 5, имеющие небольшие различия в составе пептидогликана клеточной стенки, содержащие в гидролизатах большое количество галактозы и рамнозы и имеющие уникальные локусы 16S рРНК, отнесены к новому роду [23, 24].

Ацидофильные актиномицеты обладают антимикробной активностью в отношении грамположительных, грамотрицательных бактерий и грибов. Сравнительный анализ генома показал наличие биосинтетических кластеров, кодирующих синтез вторичных метаболитов, которые могут обладать широким спектром биологической активности. Таким образом, изучение данной группы актиномицетов является перспективным направлением в поиске новых антимикробных соединений, а также кислотоустойчивых ферментов.

Выделение ацидофильных и ацидотолерантных актиномицетов из почвы

Ацидофильные актиномицеты выделяют из кислых почв стандартным методом посева почвенных суспензий на плотные питательные среды, содержащие необходимые для роста данной группы микроорганизмов компоненты. Наиболее часто используют среды с крахмалом и/или казеином (состав указан в г/л): крахмально-казеиновая (крахмал — 10,0, казеин — 0,3, KNO₃ — 2,0, NaCl — 2,0, KH₂PO₄ — 2,0, MgSO₄×7H₂O — 0,05, CaCO₃ — 0,02, FeSO₄×7H₂O — 0,01, агар — 18), крахмал-казеин-нитратный агар (растворимый крахмал — 10,0, казеин без витаминов — 0,1, NaNO₃ — 2,0, NaCl — 2,0, K₂HPO₄ — 2,0, MgSO₄ — 0,05, CaCO₃ — 0,02, FeSO₄ — 0,01, агар — 15,0), минеральный агар 1 / Гаузе 1 (растворимый крахмал — 20,0, K₂HPO₄ — 0,5, MgSO₄ — 0,5, KNO₃ — 1,0, NaCl — 0,5, FeSO₄ — 0,01, агар — 30,0), казеин-глицериновый агар (казеинат натрия — 2,0, L-аргинин — 0,1, пропионат натрия — 4,0, K₂HPO₄ — 0,5, MgSO₄ — 0,1, FeSO₄ — 0,001, глицерин — 5,0, агар — 15,0) [14–16, 19, 20, 22, 25–39], также ис-

пользуют HV-агар [21, 38], агар с почвенным экстрактом [16, 27, 38, 40, 41], глицерин-аспарагиновый агар [42].

Так как pH большинства сред для актиномицетов находится в области 6,8–7,4, то для выделения и дальнейшего культивирования кислотолюбивых форм микроорганизмов среды подкисляют с помощью кислот (H_2SO_4 , HCl) [21, 36, 41], фосфатных буферов [18–22, 35, 40, 43, 44, 45] или добавляют H_2SO_4 / $NaOH$ [21].

В связи с наличием в почвенных образцах немикелиальных бактерий и грибов, которые могут мешать выделению актиномицетов, в питательные среды добавляют антибиотики (налидиксовую кислоту, нистатин, кетоконазол, циклогексимид, новобиоцин, кабицидин, амоксициллин, амфотерицин В) или их комбинации [19, 21, 22, 27, 31, 34–36, 38, 40, 43, 44, 46, 47–54].

Кроме стандартного метода десятикратных разведений почвенных образцов в воде, физрастворе или растворе Рингера и посева аликвот на плотные питательные среды [19, 20, 30, 33, 49, 52] применяют метод дифференциального центрифугирования [43, 44, 55] и инкубацию почвенных суспензий при температуре 50–100°C, что способствует снижению численности немикелиальных бактерий и преимущественному выделению споровых актиномицетов [31, 35, 38, 42, 46, 50, 51, 56–58].

При выделении актиномицетов нужно учитывать, что потребности в источниках углерода, азота и микроэлементов могут существенно различаться не только между представителями разных родов, но и видов, поэтому для исследования биоразнообразия, а также выделения редких актиномицетов используют посев почвы на две или несколько питательных сред [19, 20, 27, 35, 49, 50, 51]. Количество выделенных актиномицетов, их таксономическое разнообразие зависят не только от используемой питательной среды и её кислотности, но и от типа почвы и предварительной обработки. Изучение распространения кислотолюбивых актиномицетов в разных почвах показало, что количество выделенных актиномицетов может существенно отличаться в зависимости от питательной среды: численность актиномицетов в серой лесной почве составляла 88×10^3 КОЕ/г при посеве на минеральном агаре Гаузе 1 и 310×10^3 КОЕ/г при посеве на глицерин-казеиновом агаре, также было показано, что использование подкисленной питательной среды позволяет увеличить долю кислотолюбивых актиномицетов, причём такая тенденция в большей степени проявлялась на кислых почвах (низинных болотных почвах, торфяно-подзолистых, бурых лесных и серых лесных почвах) и, в меньшей степени, на чернозёмах с pH близким к нейтральному. Кроме того, при выделении на казеин-глицериновом агаре с pH

5,3 выделились только актиномицеты рода *Micromonospora*, в отличие от минерального агара, где их доля составляла 73%, а доля стрептомицетов и актиномицетов редких родов 12 и 15%, соответственно. В чернозёме, напротив, преобладали стрептомицеты, и при выделении на минеральном агаре с pH 5,3 представители рода *Micromonospora* не были обнаружены [20].

В исследовании Yu. V. Zakalyukina и соавт. [53] также было установлено, что кислотолюбивые актиномицеты присутствуют в почвах, уровень pH которых не превышает 6,8 (кислые лесные почвы, низинные торфянистые почвы и обычный чернозём). Доминирующими актиномицетами в низинных торфянистых почвах были актиномицеты рода *Micromonospora*, а сравнение стрептомицетных комплексов чернозёма и низинных торфянистых почв выявило существенные различия. При выделении актиномицетов из слабокислых почв и растительной подстилки заповедника Pu Hoat Nature Reserve (Вьетнам) с использованием предварительной обработки образцов в диспергаторе (22 кГц, 0,44 А) и посеве на минеральный агар 1 (pH — 7,2–7,4) были выделены актиномицеты рода *Streptomyces* серии *Albus Albus*, *Cinereus*, *Chromogenes*, *Cinereus Achromogenes*, *Helvolo-Flavus*, *Helvolo-Flavus Flavus*, and *Roseus Lavandulae-roseus*, большинство штаммов обладало обильным ростом при pH 5,0.

Количество актиномицетов в образцах варьировало от $2,0 \times 10^4$ (горный хвойный лес) до $9,2 \times 10^6$ КОЕ/г (широколиственный лес, растущий в долине) [22]. Выделение актиномицетов из почв с разным pH (5,3–8,4) на не подкислённом крахмально-казеиновом агаре показало, что из кислых почв выделилось меньше изолятов, чем из нейтральных или слабощелочных, однако выделение на подкислённой среде в данном исследовании не проводилось [52]. Различия в количестве актиномицетов в образцах ризосферных почв при выделении на крахмально-казеиновом агаре и водном агаре с пролином, влияние предварительной обработки почвенных образцов сухим жаром показаны в исследованиях J. Euanorasetr и соавт. [50]. При выделении кислотолюбивых и кислотолюбивых актиномицетов стоит учитывать адаптационные способности микроорганизмов к естественным условиям среды, в данном случае способность к росту в определённом диапазоне pH, таким образом, в кислых почвах наряду с кислотолюбивыми присутствуют и нейтрофилы, а на нейтральной среде можно выделить кислотолюбивые микроорганизмы. Поэтому обоснованием для отнесения актиномицетов к той или иной группе служит определение pH для оптимального роста культуры, т.е. необходимо изучение радиальной скорости роста и культурально-морфологических характеристик [59].

Поддержание культур ацидофильных и ацидотолерантных актиномицетов и изучение их характеристик проводят на средах: Гаузе 1, ISP 2, ISP 3, среде Беннета, крахмально-казеиновом агаре и др., доводя pH среды до уровня, при котором наблюдается оптимальный рост актиномицета или в зависимости от цели эксперимента [23, 29, 30, 32, 36, 40, 43, 44, 48, 55, 58, 60–62].

Длительное хранение культур осуществляется в 20% (по объёму) глицерине в морозильной камере [23, 29, 32, 36, 43, 44, 48, 60, 61–63].

Биоразнообразие

Современные исследования показали, что ацидофильные и ацидотолерантные актиномицеты широко распространены в почвах. Конечно, представители этой группы актиномицетов ещё мало изучены по сравнению с нейтрофильными актиномицетами в связи с тем, что на протяжении многих лет актиномицеты выделяли из нейтральных почв и, соответственно, культивировали на средах с нейтральными pH. Возникший интерес к экстремофильным актиномицетам, в том числе ацидофильным, тесно связан с поиском новых антимикробных соединений, продуцентами которых могут быть актиномицеты из мало изученных экологических ниш.

Среди выделенных ацидофильных и ацидотолерантных актиномицетов доминирующими представителями являются стрептомицетоподобные актиномицеты, относящиеся к семейству Streptomycetaceae, которое до недавнего времени включало роды *Allostreptomyces* [64], *Kitasatospora* [65, 66], *Streptacidiphilus* [23] и *Streptomyces* [24]. В настоящее время пересмотрен родовой состав этого семейства: предложены два новых рода *Embleya* gen. nov. и *Yinghuangia* gen. nov, куда отнесены *Streptomyces scabrisporus* и *Streptomyces aomiensis*, соответственно, также ряд видов родов *Streptomyces* и *Streptacidiphilus* было предложено отнести к новым родам *Peterkaempferia* gen. nov (*Streptacidiphilus bronchialis*, *Streptomyces griseoplanus*), *Phaeacidiphilus* gen. nov (*Streptacidiphilus oryzae*), *Actinacidiphila* gen. nov (отнесено 12 видов рода *Streptomyces*), *Wenjunlia* gen. nov (*Streptomyces tyrosinilyticus*), *Mangrovactinosporea* gen. nov (*Streptomyces gilvigriseus*), *Streptantibioticus* gen. nov (*Streptomyces cattleya*, *Streptomyces ferralitis*, *Streptomyces parmotrematis*, *Streptomyces rubrisoli*) [62, 67].

Большое количество ацидофильных и ацидотолерантных видов семейства Streptomycetaceae относится к роду *Streptacidiphilus*, который на данный момент состоит из 14 валидированных видов (<https://lpsn.dsmz.de/genus/streptacidiphilus>). Это актиномицеты, способные жить в диапазоне pH 3,5–8,0 и с оптимумом роста при кислых значе-

ниях pH. Все штаммы, кроме *Streptacidiphilus fus-cans* выделены из почвенных образцов, собранных в разных регионах [23, 29, 36, 44, 60, 61, 68–71]. Актиномицеты рода *Streptomyces* являются неотъемлемой частью микробиомов кислых почв, в большинстве своём доминируют в сообществах и при выделении на плотных питательных средах, при этом не всегда оптимум роста стрептомицетов находится в области низких значений pH, таким образом, термин «ацидофильные» следует применять к актиномицетам, обладающим оптимумом роста при кислых значениях pH. Несмотря на то, что показана корреляция между оптимумом роста стрептомицетов и pH среды, на которой они были выделены, необходимо изучать такие характеристики, как радиальная скорость роста, морфология мицелия, образование пигментов [20, 22, 27, 51, 53, 59].

Следующие виды стрептомицетов, выделенные из кислых почв, способны расти при низких значениях pH: *Streptomyces guanduensis*, *Streptomyces paucisporeus*, *Streptomyces rubidus*, *Streptomyces yanglinensis*, *Streptomyces cocklensis*, но так как pH для оптимально роста не установлен, то данные стрептомицеты можно отнести к ацидотолерантным актиномицетам. Для видов *S. guanduensis*, *S. paucisporeus*, *S. rubidus*, *S. yanglinensis* авторами предложено название — нейтрофильные ацидофилы [43, 72]. Штаммы стрептомицетов: *Streptomyces oryziradicis*, способный расти в диапазоне pH 4,0–8,0 с оптимумом роста при pH 7,0, *S. yeochonensis* (pH 4,3–7,3), *Streptomyces acididurans* (pH 4,0–7,0, оптимум при pH 6) предложено отнести к новому роду *Actinacidiphila* [62, 67, 73, 74, 75]. Для видов *Streptomyces parmotrematis* (pH 4,0–9,0, оптимум при pH 6), *Streptomyces rubrisoli* (pH 4,0–9,0, оптимум при pH 5) предложен новый род *Streptantibioticus*, куда входит новый ацидофильный вид *Streptantibioticus silvisoli* (pH 5,0–7,0, оптимум при pH 5,5–6,0) [48, 62, 76].

Из образцов почвы, собранных в природном заповеднике Pu Hoat Nature Reserve центрального Вьетнама, выделены 20 штаммов термотолерантных ацидофильных актиномицетов рода *Streptomyces* [22]. Описано 12 видов стрептомицетов, выделенных из образцов кислой ризосферной почвы, собранных на сельскохозяйственных участках в трёх провинциях Таиланда [50]. Также из ризосферной почвы риса и каучуковых деревьев, собранной в провинциях Таиланда на кислой среде (pH 5,5) выделены ацидофильные стрептомицеты видов *S. misionensis*, *S. chromofuscus*, *S. olivaceoviridis*, *S. spiralis*, *S. capoamus*, *S. thermoviolaceus* [35]. Из кислых почв Таиланда и листового опада на подкислённой среде HV-агар выделены 32 штамма ацидофильных стрептомицетов с оптимумом роста при pH 4–5, которые были отнесены к следующим видам: *S. mobaraensis*, *S. griseo-*

carneus, *S. ferralitis* (correct name *Streptantibioticus ferralitis* <https://lpsn.dsmz.de/genus/streptantibioticus>), *S. hebeiensis*, *S. aureofaciens* (correct name *Kitasatospora aureofaciens* <https://lpsn.dsmz.de/genus/kitasatospora>), *S. paucisporeus*, *S. spinoverrucosus*, *S. seoulensis*. Кроме того, в данном исследовании два штамма, отнесённые к *S. ferralitis* росли при разных диапазонах pH и имели разные оптимумы роста, что говорит о внутривидовых адаптациях.

Среди представителей семейства Streptomycetaceae в данном исследовании выделены ацидофильные актиномицеты рода *Streptacidiphilus*: *Streptacidiphilus oryzae*, *Streptacidiphilus jiangxiensis*, *Streptacidiphilus neutrinimicus*, *Kitasatospora sampliensis* [21]. В исследовании М. J. Kim и соавт. [33] описан новый вид *Kitasatospora acidiphila*, диапазон роста pH которого составлял 4–9, но оптимум был при pH 5. Из кислой ризосферной почвы выделен актиномицет *Kitasatospora viridis*, штамм способен расти в диапазоне pH 4–7 [77].

Род *Actinospica* состоит из четырёх ацидофильных видов актиномицетов: *A. robiniae*, *A. acidiphila*, *A. durhamensis*, *A. acidithermotolerans*, последний является термотолерантным [39, 41, 45]. Род *Actinocrinis* включает единственный ацидофильный вид *Actinocrinis puniceicyclus*, выделенный из образца почвы богатой оксидами железа, которая на момент отбора проб имела pH 3,3 [78]. Выделены почвенные ацидофильные и ацидотолерантные актиномицеты рода *Catenulispora*, семейства Catenulisporaceae: *C. yoronensis*, *C. subtropica*, *C. rubra*, *C. acidiphila*, *C. graminis*, *C. fulva*, *C. pinisilvae* [40, 47, 63, 79–81]. Из образцов кислой почвы выделены представители рода *Amycolatopsis*: *Amycolatopsis acidicola*, *Amycolatopsis acididurans*, *Amycolatopsis acidiphila*, *Amycolatopsis dongchuanensis*, *Amycolatopsis tolypomycina*, *Amycolatopsis dongchuanensis* [34, 35, 42, 46].

Однако впервые описанный штамм вида *Amycolatopsis dongchuanensis* sp. nov. характеризуется диапазоном роста pH 6–8, с оптимумом роста при pH 7–8 и, соответственно, не является ацидофильным, но выделенные в исследовании N. Roonthongdee и соавт. [35] штаммы, отнесённые к этому виду, были ацидофильными, что является примером внутривидовой адаптации [82]. Актиномицеты рода *Rugosimonospora*, семейства Micromonosporaceae: *Rugosimonospora acidiphila* и *Rugosimonospora africana*, выделенные из почвенных образцов, отобранных в северной Италии и Камеруна, соответственно, растут в диапазоне pH 4,5–7,2 с оптимумом роста pH 5–6 [57]. Исследования, направленные на изучение актиномицетных комплексов разных типов почв при выделении на питательных средах, отличающихся показателями pH, показали, что количество актиномицетов рода *Micromonospora* увеличивается при выделении из кислых почв на подкислённой

среде (pH 5,3) и они являются доминантным компонентом актиномицетного сообщества низинной торфяной почвы [19]. Из образцов кислых лесных почв (pH 3,69–4,06) выделены полиэкстремофильные актиномицеты рода *Thermoactinomyces*, с оптимумом роста при pH 5,0 и температуре 500С [83]. Описаны ацидофильные и ацидотолерантные актиномицеты родов: *Nocardia* (*N. aciditolerans*, *N. miyunensis*, *N. jiangxiensis*), *Actinoallomurus* (*A. purpureus*, *A. spadix*, *A. iriomotensis*), *Trebonia* (*T. kuetii*) с оптимумом роста при pH 5,0–6,0 [21, 54, 55, 84].

Антимикробный потенциал

Известно, что актиномицеты являются продуцентами большого количества антимикробных соединений, ацидофильные и ацидотолерантные актиномицеты также обладают способностью к синтезу биоактивных вторичных метаболитов. Для представителей этой группы актиномицетов показана антимикробная активность в отношении грамположительных, грамотрицательных бактерий и грибов [21, 22, 27, 33–35, 38, 49–52, 56, 79, 85–89]. Кроме того, ацидофильный штамм *Streptacidiphilus rugosus* является продуцентом новых трипептидов (ацидифиламидов А–Е) — ингибиторов клеточной аутофагии, которые могут быть рассмотрены как перспективные агенты для терапии опухолей [26].

В микробных сообществах кислых почв основными конкурентами актиномицетов являются грибы, так как пониженная кислотность почвы благоприятствует развитию последних [90]. В связи с чем, ряд исследований посвящён поиску продуцентов антифунгальных соединений среди ацидотолерантных и ацидофильных актиномицетов, которые могут найти применение в сельском хозяйстве для борьбы с фитопатогенными грибами. Так, сравнительная оценка антифунгальной активности ацидофильных и нейтрофильных штаммов стрептомицетов показала, что антифунгальная активность в отношении фитопатогенных грибов рода *Fusarium* (*F. solani*, *F. gibbosum*, *F. graminearum*, *F. sporotrichiella*, *F. oxysporum*) у ацидофильных штаммов выше, чем у нейтрофилов [85]. Также показана антифунгальная активность в отношении и других фитопатогенных грибов: *F. moniliforme*, *Rhizoctonia solani*, *Helminthosporium oryzae* [35, 51]. Шестьдесят два из 71 штамма ацидотолерантных актиномицетов, выделенных из почвы соснового леса, проявляли антагонизм в отношении 19 фитопатогенных грибов родов *Phytophthora*, *Alternaria*, *Fusarium*, *Rhizoctonia*, *Sclerotinia*, *Botritis*, *Colletotrichum*, *Phoma*, *Chalara*. Самые высокие уровни активности были зарегистрированы для *Streptomyces pinistramenti* SF28T, который подавлял рост 17 фитопатогенов [88]. Проведённые исследования антифун-

гальной активности ацидофильных штаммов актиномицетов выявили активность и в отношении патогенов человека и животных: *Aspergillus niger*, *Aspergillus fumigatus*, *Candida albicans* [21, 89].

В геномах ацидофильных штаммов актиномицетов *Streptantibioticus silvisoli* были обнаружены кластеры генов, кодирующих таутомицин, полициклические тетрамазные макролактамы, термостабильный противогрибковый фактор, ингибирующие рост различных грибов, а также большое количество биосинтетических кластеров, практически не имеющих сходства с уже известными, что свидетельствует о потенциальном биосинтезе новых соединений [62]. В геноме *Streptacidiphilus oryzae* найдены гены, связанные с синтезом поликетидов II типа, терпеноидов и аминогликозидов [91].

Анализ геномов штаммов рода *Streptacidiphilus* показал, что наиболее распространёнными биосинтетическими кластерами (BGC) являются кластеры генов, отвечающие за синтез терпеноидов, макротетралидов и пара-терфениловых соединений, ингибиторов топоизомераз, которые рассматриваются как агенты для противоопухолевой терапии [28]. Сравнительный анализ BGC геномов ацидофильных актиномицетов рода *Actinospica* и близкородственных штаммов *Actinocrinis puniceicyclus* и *Catenulispora acidiphila* показал высокое сходство последовательностей генов с известными биокластерами, связанными с синтезом антимицина, касибацицина, катенулипептина, курамицина, икосалидов A/B, остальные показали низкое сходство с известными соединениями. Геномы всех штаммов содержали биокластер, связанный с выработкой полиенового макролактама, который ингибирует рост трипаномы.

Были обнаружены и штамм-специфичные биокластеры, связанные с синтезом антибиотиков. В геноме *Actinospica acidiphila* B-2296 также обнаружены гены, кодирующие синтез антибиотиков алтиомицина и альбафлавенона [45, 92]. В геноме *Streptomyces parmotrematis* содержится несколько BGC, включая терпены, поликетиды, лантипептиды, нерибосомальные пептиды [76]. В геноме *Streptomyces yeochonensis* обнаружено 22 BGC, из которых 15 показали сходство с известными биосинтетическими кластерами, для 7 кластеров не удалось найти сходства [93]. Анализ генома *Kitasatospora acidiphila* показал, что штамм содержит в общей сложности 30 кластеров биосинтетических генов, включая кластеры потенциальных антимикробных и противоопухолевых соединений, но в большинстве случаев сходство по составу с известными BGC было незначительным, следовательно, этот штамм может быть по-

тенциальным продуцентом новых антимикробных метаболитов [33]. Геномы ацидофильных актиномицетов рода *Catenulispora* также содержат большое количество BGC, в том числе кодирующие неизвестные соединения [79]. В геноме *Trebonia kvetii* были идентифицированы десять BGC, отвечающих за выработку вторичных метаболитов: два кластера бактериоцина, два — β -лактоны, индол, NRPS-подобные, резорцин, терпен, поликетиды I и III типов [84].

Ацидофильные актиномицеты являются перспективными объектами современной биотехнологии в области создания антимикробных препаратов на основе наночастиц серебра (AgNPs). Наночастицы серебра могут быть синтезированы физическими и химическими методами, однако биологический синтез является более экологичным. Как показывают исследования, ацидофильные актиномицеты родов *Streptacidiphilus*, *Streptomyces*, *Pilimelia* способны к биогенному синтезу AgNPs, штамм *Streptomyces* sp. NH21 способен синтезировать ещё и наночастицы золота. Синтезированные актиномицетами наночастицы серебра обладали антимикробной активностью в отношении ряда патогенов, кроме того был показан синергизм при совместном использовании AgNPs с антибиотиками [94–97].

Заключение

Как показывают исследования, к настоящему времени выделено большое количество ацидофильных и ацидотолерантных актиномицетов, относящихся к разным родам, в том числе к редким. Описаны новые роды, состоящие исключительно из ацидофильных представителей. Показано, что выделенные актиномицеты обладают широким спектром антимикробной активности. Исследования геномов также выявило большое количество биосинтетических кластеров, в том числе не имеющих сходства с уже известными BGC, что говорит о перспективности исследований в направлении поиска новых антимикробных метаболитов.

Дополнительная информация

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБНУ «Научно-исследовательский институт по изысканию новых антибиотиков им. Г. Ф. Гаузе».

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов, связанных с публикацией настоящей статьи.

Conflict of interests. The authors declare no conflict of interest related to the publication of this article.

Литература/References

1. Barka E. A., Vatsa P., Sanchez L., Gaveau-Vaillant N., Jacquard C., Klenk H.-P. Taxonomy, physiology, and natural products of *Actinobacteria*. *Microbiol Mol Biol Rev*. 2016; 80 (1): 1–43. doi: 10.1128/MMBR.00019-15.
2. Ludwig W., Euzéby J., Schumann P., Buss H.-J., Trujillo M. E., Kämpfer P. et al. Road map of the phylum *Actinobacteria*. In: *Bergey's manual of systematic bacteriology*. Springer, New York, NY. 2012; 1–28. doi: 10.1007/978-0-387-68233-4_1.
3. Oren A., Garrity G. M. Valid publication of the names of forty-two phyla of prokaryotes. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2021; 71 (10). doi: 10.1099/ijsem.0.005056.
4. Tiwari K., Gupta R. K. Diversity and isolation of rare actinomycetes: an overview. *Crit Rev Microbiol*. 2013; 39 (3): 256–294. doi: 10.3109/1040841X.2012.709819.
5. Щекотихин А. Е., Олсуфьева Е. Н., Янковская В. С. Антибиотики и родственные соединения. М.: Лаборатория знаний. 2022. [Shchekotikhin A. E., Olsufyeva E. N., Yankovskaya V. S. Antibiotiki i Rodstvennyye Soedineniya. Moscow: Laboratoriya Znanij. 2022. (in Russian)]
6. Hutchings M. L., Truman A. W., Wilkinson B. Antibiotics: past, present and future. *Curr Opin Microbiol*. 2019; 51: 72–80. doi: 10.1016/j.mib.2019.10.008.
7. Aminov R. I. A brief history of the antibiotic era: lessons learned and challenges for the future. *Front Microbiol*. 2010. 1: 1–7. doi: 10.3389/fmicb.2010.00134.
8. Bérdy J. Thoughts and facts about antibiotics: where we are now and where we are heading. *J Antibiot (Tokyo)*. 2012; 65 (8): 385–395. doi: 10.1038/ja.2012.27.
9. Grasso L. L., Martino D. C., Alduina R. Production of antibacterial compounds from *Actinomycetes*. In *Actinobacteria-Basics and Biotechnological Applications*. 2016; 214 (11): 272–282. doi: https://doi.org/10.5772/61525.
10. Giddings L.-A. and Neuman D. J. Bioactive compounds from terrestrial extremophiles. *Extremophilic Bacteria*. 2015; 1–75. doi: 10.1007/978-3-319-13260-0.
11. Shrivlata L., Satyanarayana T. Thermophilic and alkaliphilic *Actinobacteria*: biology and potential applications. *Front Microbiol*. 2015; 6. doi: 10.3389/fmicb.2015.01014.
12. Rampelotto P. H. Extremophiles and extreme environments. *Life*. 2013; 3: 482–485. doi: 10.3390/life3030482.
13. Corke C. T., Chase F. E. Comparative studies of *Actinomycete* populations in acid podzolic and neutral mull forest soils. *Soil Science Society of America Journal*. 1964; 28: 68–70. doi: 10.2136/sssaj1964.03615995002800010034x.
14. Davies F. L., Williams S. T. Studies on the ecology of *Actinomycetes* in soils I. The occurrence and distribution of actinomycetes in a pine forest soil. *Soil Biology Biochemistry*. 1970; 2: 227–238. doi: 10.1016/0038-0717(70)90029-5.
15. Williams S. T., Davies F. L., Mayfield C. I., Khan M. R. Studies on the ecology of *Actinomycetes* in soils II. The pH requirements of *Streptomyces* from two acid soils. *Soil Biology and Biochemistry*. 1971; 3: 187–195. doi: 10.1016/0038-0717(71)90014-9.
16. Khan M. R., Williams S. T. Studies on the ecology of actinomycetes in soil — VIII: Distribution and characteristics of acidophilic actinomycetes. *Soil Biology and Biochemistry*. 1975; 7: 345–349. doi: 10.1016/0038-0717(75)90047-4.
17. Williams S. T., Flowers T. H. The influence of pH on starch hydrolysis by neutrophilic and acidophilic streptomycetes. *Microbios*. 1978; 20 (80): 99–106.
18. Williams S. T., Robinson C. S. The role of streptomycetes in decomposition of chitin in acidic soils. *Journal of General Microbiology*. 1981; 127: 55–63. doi: 10.1099/00221287-127-1-55.
19. Зенова Г. М., Закалюкина Ю. В., Селянин В. В., Звягинцев Д. Г. Выделение и рост почвенных ацидофильных актиномицетов рода *Micromonospora*. *Почвоведение*. 2004; 7: 874–852. [Zenova G. M., Zakalyukina Yu. V., Selyanin V. V., Zvyaginsev D. G. Vydelenie i rost pochvennykh acidofil'nykh aktinomycetov roda *Micromonospora*. *Pochvovedenie*. 2004; 7: 874–852. (in Russian)]
20. Zenova G. M., Zakalyukina Yu. V., Zvyaginsev D. G. Acidotolerant actinomycetes in soils. *Eurasian Soil Science*. 2000; 33 (9): 975–977.
21. Muramatsu H., Murakami R., Ibrahim Z. H., Murakami K., Shahab N., Nagai K. Phylogenetic diversity of acidophilic actinomycetes from Malaysia. *J Antibiot (Tokyo)*. 2011; 64: 621–624. doi: 10.1038/ja.2011.57. Epub 2011 Jul 27.
22. Dorchenkova Yu. A., Gracheva T. A., Lysak L. V. Characteristics of the complexes of actinomycetes in the Pu Hoat Nature Reserve. *Eurasian Soil Science*. 2022; 55 (4): 485–489. doi: 10.1134/S106422932204007X.
23. Kim S. B., Lonsdale J., Seong C.-N., Goodfellow M. *Streptacidiphilus* gen. nov., acidophilic actinomycetes with wall chemotype I and emendation of the family *Streptomycetaceae* (Waksman and Henrici (1943) AL) emend. Rainey et al. 1997. *Antonie van Leeuwenhoek*. 2003; 83: 107–116. doi: 10.1023/a: 1023397724023.
24. Goodfellow M., Kämpfer P., Busse H.-J., Trujillo M. E., Suzuki K., Ludwig W. et al. editors. *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*. 2nd ed. Volume 5: The Actinobacteria. 2012.
25. Закалюкина Ю. В., Зенова Г. М. Антагонистические свойства почвенных ацидофильных актиномицетов. *Известия Российской академии наук. Серия биологическая*. 2007; 4: 402–405. [Zakalyukina Yu. V., Zenova G. M. Antagonisticheskie svoystva pochvennykh acidofil'nykh aktinomycetov. *Izvestiya Rossijskoj akademii nauk. Seriya biologicheskaya*. 2007; 4: 402–405. (in Russian)]
26. Hwang S., Yun Y., Won Hoon Choi W. H., Kim S. B., Shin J., Lee M. J., et al. Acidiphilamides A–E, modified peptides as autophagy inhibitors from an acidophilic actinobacterium, *Streptacidiphilus rugosus*. *J Nat Prod*. 2019; 82 (2): 341–348. doi: 10.1021/acs.jnatprod.8b00828.
27. Eftekhariyash L., Hamed J., Zarrini Gh., Bakhtiari R. Acidophilic and acid tolerant actinobacteria as new sources of antimicrobial agents against *Helicobacter pylori*. *Arch Razi Inst*. 2021; 76 (2): 261–272. doi: 10.22092/ari.2019.128039.1401.
28. Malik A., Kim Y. R., Kim S. B. Genome mining of the genus *Streptacidiphilus* for biosynthetic and biodegradation potential. *Genes (Basel)*. 2020; 11 (10): 1166. doi: 10.3390/genes11101166.
29. Golinska P., Kim B.-Y., Dahm H., Goodfellow M. *Streptacidiphilus hamsterleyensis* sp. nov., isolated from a spruce forest soil. *Antonie van Leeuwenhoek*. 2013; 104: 965–972. doi: 10.1007/s10482-013-0015-1.
30. Zakalyukina Yu. V., Zenova G. M., Zvyaginsev D. G. Peculiarities of growth and morphological differentiation of acidophilic and neutrophilic soil streptomycetes. *Microbiology*. 2004; 73 (1): 89–93. doi: https://doi.org/10.1023/B: MICL.0000016372.52239.dd.
31. Cho S.-H., Han J.-H., Seong C. N., Kim S. B. Phylogenetic diversity of acidophilic sporeactinobacteria isolated from various soils. *J Microbiol*. 2006; 44 (6): 600–606.
32. Nion I., Osada M., Yamamura T., Muramatsu R. Acidophilic and acid-tolerant actinomycetes in an acid tea field soil. *Journal of General and Applied Microbiology*. 1995; 41: 175–180. doi: 10.22092/ari.2019.128039.1401.
33. Kim M. J., Roh S. G., Kim M.-K., Park Ch., Kim S., Kim S. B. *Kitasatospora acidiphila* sp. nov., isolated from pine grove soil, exhibiting antimicrobial potential. *Int J Syst Evol Microbiol*. 2020; 70 (10). doi: 10.1099/ijsem.0.004450.
34. Oyuntsetseg B., Cho S.-H., Jeon S. J., Lee H. B., Shin K.-S., Kim In.-S., et al. *Amycolatopsis acidiphila* sp. nov., a moderately acidophilic species isolated from coal mine soil. *Int J Syst Evol Microbiol*. 2017; 67 (9): 3387–3392. doi: 10.1099/ijsem.0.002126.
35. Poomthongdee N., Duangmal K., Pathom-aree W. Acidophilic actinomycetes from rhizosphere soil: diversity and properties beneficial to plants. *J Antibiot (Tokyo)*. 2015; 68: 106–114. doi: 10.1038/ja.2014.117.
36. Golinska P., Ahmed L., Wang D., Goodfellow M. *Streptacidiphilus durhamensis* sp. nov., isolated from a spruce forest soil. *Antonie van Leeuwenhoek*. 2013; 104: 199–206. doi: 10.1007/s10482-013-9938-9.
37. Гаузе Г. Ф., Преображенская М. А., Терехова Л. П., Максимова Т. С. Определитель актиномицетов. М.: Наука; 1983. [Gauze G. F., Preobrazhenskaya T. P., Sveshnikova M. L., Terekhova L. P., Maksimova T. S. *Opredelitel' aktinomitsetov*. Moscow: Nauka; 1983. (in Russian)]
38. Niyasom C., Boonmak S., Meesri N. Antimicrobial activity of acidophilic actinomycetes isolated from acidic soil. *KMITL Science and Technology Journal*. 2015; 15 (2): 62–69.
39. Golinska P., Zucchi T. D., Silva L., Dahm H., Goodfellow M. *Actinospica durhamensis* sp. nov., isolated from a spruce forest soil. *Antonie van Leeuwenhoek*. 2015; 108: 435–442. doi: 10.1007/s10482-015-0496-1.
40. Busti E., Cavaletti L., Monciardini P., Schumann P., Rohde M., Sosio M. et al. *Catenulispora acidiphila* gen. nov., sp. nov., a novel, mycelium-forming actinomycete, and proposal of *Catenulisporaceae* fam. nov. *Int J Syst Evol Microbiol*. 2006; 56 (8): 1741–1746. doi: 10.1099/ijms.0.63858-0.
41. Cavaletti L., Monciardini P., Schumann P., Rohde M., Bamonite R., Busti E., Sosio M. et al. *Actinospica robiniae* gen. nov., sp. nov. and *Actinospica acidiphila* sp. nov.: proposal for *Actinospicaceae* fam. nov. and *Catenulisporinae* subord. nov. in the order Actinomycetales. *Int J Syst Evol Microbiol*. 2006; 56 (8): 1747–1753. doi: 10.1099/ijms.0.63859-0.
42. Teo W. F. A., Lipun K., Nantana Srisuk N., Duangmal K. *Amycolatopsis acididurans* sp. nov., isolated from peat swamp forest soil in Thailand. *J Antibiot (Tokyo)*. 2021; 74: 199–205. doi: 10.1038/s41429-020-00382-2.
43. Xu C., Wang L., Cui Q., Huang Y., Liu Z., Zheng G., Goodfellow M. Neutrotolerant acidophilic *Streptomyces* species isolated from acidic soils in China: *Streptomyces guanduensis* sp. nov., *Streptomyces paucisporeus* sp. nov., *Streptomyces rubidus* sp. nov. and *Streptomyces yanglinensis* sp. nov. *Int J Syst Evol Microbiol*. 2006; 56: 1109–1115. doi: 10.1099/ijms.0.63959-0.

44. Huang Y., Qingfeng Cui Q., Wang L., Carlos Rodriguez C., Quintana E., Goodfellow M., et al. *Streptacidiphilus jiangxiensis* sp. nov., a novel actinomycete isolated from acidic rhizosphere soil in China. *Antonie van Leeuwenhoek*. 2004; 86: 159–165. doi: 10.1023/B: ANTO.0000036124.18820.ae.
45. Kusuma A. B., Putra K. E., Vanggy L. R., Loh J., Imen Nouioui I., Goodfellow M. *Actinospica acidithermotolerans* sp. nov., a novel actinomycete isolated from sediment from an Indonesian hot spring. *Arch Microbiol*. 2022; 204 (518). doi: 10.1007/s00203-022-03058-7.
46. Teo W. F. A., Srisuk N., Duangmal K. *Amycolatopsis acidicola* sp. nov., isolated from peat swamp forest soil. *Int J Syst Evol Microbiol*. 2020; 70 (3): 1547–1554. doi: 10.1099/ijsem.0.003933.
47. Tamura T., Ishida Y., Otaguro M., Suzuki K. *Catenulispora subtropica* sp. nov. and *Catenulispora yoronensis* sp. nov. *Int J Syst Evol Microbiol*. 2008; 58 (7): 1552–1555. doi: 10.1099/ijms.0.65561-0.
48. Guo X., Zhang L., Li X., Gao Y., Ruan J., Huang Y. *Streptomyces rubrisoli* sp. nov., neutrotolerant acidophilic actinomycetes isolated from red soil. *Int J Syst Evol Microbiol*. 2015; 65 (9): 3103–3108. doi: 10.1099/ijms.0.000383.
49. Numan M., Saleem M., Nawaz S., Nosheen S., Sajid I. Acidophilic Actinobacteria: isolation, taxonomic characterization and bioactivity against multidrug resistant pathogens. *Pakistan Journal of Life and Social Sciences*. 2022; 20 (1). doi: 10.57239/PJLSS-2022-20.1.0013.
50. Euanorasert J., Chotboonprasit V., Ngoennamchok W., Thongprathueang S., Promprateep A., Taweessaga S. et al. Isolation and characterization of aerobic actinomycetes with probiotic properties in Nile tilapia. *Journal of Applied Pharmaceutical Science*. 2020; 10 (9): 40–49. doi: 10.7324/JAPS.2020.10905.
51. Veyisoglu A., Tatar D. Screening of acidophilic actinobacteria that show activity against paddy pest fungi. *International Journal of Agriculture, Environment and Food Sciences*. 2021; 5 (3): 425–432. doi: 10.31015/jaefs.2021.3.22.
52. Budhathoki S., Shrestha A. Screening of actinomycetes from soil for antibacterial activity. *Nepal Journal of Biotechnology*. 2020; 8 (3): 102–110. doi: 10.3126/njb.v8i3.33664.
53. Zakalyukina Yu. V., Zenova G. M., Zvyagintsev D. G. Acidophilic soil actinomycetes. *Microbiology*. 2002; 71 (3): 342–345. doi: 10.1023/A: 1015819131117.
54. Golinska P., Wang D., Goodfellow M. *Nocardia aciditolerans* sp. nov., isolated from a spruce forest soil. *Antonie van Leeuwenhoek*. 2013; 103: 1079–1088. doi: 10.1007/s10482-013-9887-3.
55. Cui Q., Wang L., Ying Huang Y., Liu Z., Goodfellow M. *Nocardia jiangxiensis* sp. nov. and *Nocardia miyunensis* sp. nov., isolated from acidic soils. *Int J Syst Evol Microbiol*. 2005; 55: 1921–1925. doi: 10.1099/ijms.0.63644-0.
56. George M., Anjumol A., George G., Hatha A. A. M. Distribution and bioactive potential of soil actinomycetes from different ecological habitats. *African Journal of Microbiology Research*. 2012; 6 (10): 2265–2271. doi: https://doi.org/10.5897/AJMR11.856.
57. Monciardini P., Cavaletti L., Ranghetti A., Schumann P., Rohde M., Bamonte R., et al. Novel members of the family *Micromonosporaceae*, *Rugosimonospora acidiphila* gen. nov., sp. nov. and *Rugosimonospora africana* sp. nov. *Int J Syst Evol Microbiol*. 2009; 59 (11): 2752–2758. doi: 10.1099/ijms.0.010231-0.
58. Soledad M., Gurovic V., Muller S., Nicole Domin N., Seccareccia I., Nietzsche S., et al. *Micromonospora schwarzwaldensis* sp. nov., a producer of telomycin, isolated from soil. *Int J Syst Evol Microbiol*. 2013; 63 (10): 3812–3817. doi: 10.1099/ijms.0.051623-0.
59. Zenova G. M., Manucharova N. A., Zvyagintsev D. G. Extremophilic and extremotolerant actinomycetes in different soil types. *Eurasian Soil Science*. 2011; 44 (4): 417–436. doi: 10.1134/S1064229311040132.
60. Cho S.-H., Han J.-H., Ko H.-Y., Kim S. B. *Streptacidiphilus anmyonensis* sp. nov., *Streptacidiphilus rugosus* sp. nov. and *Streptacidiphilus melanogenes* sp. nov., acidophilic actinobacteria isolated from Pinus soils. *Int J Syst Evol Microbiol*. 2008; 58 (7): 1566–1570. doi: 10.1099/ijms.0.65480-0.
61. Roh S. G., Kim M.-K., Park S., Yun B.-R., Park J., Kim M. J., et al. *Streptacidiphilus pinicola* sp. nov., isolated from pine grove soil. *Int J Syst Evol Microbiol*. 2018; 68 (9): 3149–3155. doi: 10.1099/ijsem.0.002957.
62. Swiecimska M., Golinska P., Sangal V., Wachnowicz B., Goodfellow M. *Streptantibioticus silvisoli* sp. nov., acidotolerant actinomycetes from pine litter, reclassification of *Streptomyces cocklensis*, *Streptomyces ferralitis*, *Streptomyces parmotrematis* and *Streptomyces rubrisoli* as *Actinacidiphila cocklensis* comb. nov., *Streptantibioticus ferralitis* comb. nov., *Streptantibioticus parmotrematis* comb. nov. and *Streptantibioticus rubrisoli* comb. nov., and emended descriptions of the genus *Streptantibioticus*, the family *Streptomycetaceae* and *Streptomyces iconiensis*. *Int J Syst Evol Microbiol*. 2023; 73 (7). doi: 10.1099/ijsem.0.005978.
63. Lee H.-J., Han S.-I., Whang K.-S. *Catenulispora graminis* sp. nov., a rhizobacterium from bamboo (*Phyllostachys nigro* var. *henonis*) rhizosphere soil. *Int J Syst Evol Microbiol*. 2012; 62 (11): 2589–2592. doi: 10.1099/ijms.0.035501-0.
64. Huang M.-J., Rao M. P. N., Salam N., Xiao M., Huang H.-Q., Li W.-J. *Allostreptomyces psammosileneae* gen. nov., sp. nov., an endophytic actinobacterium isolated from the roots of *Psammosilene tunicoides* and emended description of the family *Streptomycetaceae* [Waksman and Henrici (1943)AL] emend. Rainey et al. 1997, emend. Kim et al. 2003, emend. Zhi et al. 2009. *Int J Syst Evol Microbiol*. 2017; 67 (2): 288–293. doi: 10.1099/ijsem.0.001617.
65. Omura S., Takahashi Y., Iwai Y., Tanaka H. *Kitasatosporia*, a new genus of the order *Actinomycetales*. *J Antibiot*. 1982; 35: 1013–1019. doi: 10.7164/antibiotics.35.1013.
66. Zhang Z., Wang Y., Ruan J. A proposal to revive the genus *Kitasatospora* (Omura, Takahashi, Iwai, and Tanaka 1982). *Int J Syst Bacteriol*. 1997; 47: 1048–1054. doi: 10.1099/00207713-47-4-1048.
67. Madhaiyan M., Saravanan V. S., See-Too W.-S., Volpiano C. G., Sant'Anna F. H., da Mota F. F. et al. Genomic and phylogenomic insights into the family *Streptomycetaceae* lead to the proposal of six novel genera. *Int J Syst Evol Microbiol*. 2022; 72 (10). doi: 10.1099/ijsem.0.005570.
68. Yu B., Han C., Zhao J., Zhang Y., Shan Q., Wu Y., et al. *Streptacidiphilus fuscans* sp. nov., a novel actinobacterium isolated from the root of pumpkin (*Cucurbita moschata*). *Int J Syst Evol Microbiol*. 2021; 71 (6). doi: 10.1099/ijsem.0.004824.
69. Song W., Duan L., Jin L., Zhao J., Jiang S., Sun T. et al. *Streptacidiphilus monticola* sp. nov., a novel actinomycetes isolated from soil. *Int J Syst Evol Microbiol*. 2018; 68: 1757–1761. doi: 10.1099/ijsem.0.002751.
70. Wang L., Huang Y., Liu Z., Goodfellow M., Rodriguez C. *Streptacidiphilus oryzae* sp. nov., an actinomycetes isolated from rice-field soil in Thailand. *Int J Syst Evol Microbiol*. 2006; 56: 1257–1261. doi: 10.1099/ijms.0.64165-0.
71. Golinska P., Dahm H., Goodfellow M. *Streptacidiphilus toruniensis* sp. nov., isolated from a pine forest soil. *Antonie van Leeuwenhoek*. 2016; 109: 1583–1591. doi: 10.1007/s10482-016-0759-5.
72. Kim B.-Y., Zucchi T. D., Fiedler H.-P., Goodfellow M. *Streptomyces cocklensis* sp. nov., a dioxamycin producing actinomycetes. *Int J Syst Evol Microbiol*. 2012; 62: 279–283. doi: 10.1099/ijms.0.029983-0.
73. Li C., Cao P., Jiang M., Sun T., Shen Y., Xiang W., et al. *Streptomyces oryziradicis* sp. nov., a novel actinomycete isolated from rhizosphere soil of rice (*Oryza sativa* L.). *Int J Syst Evol Microbiol*. 2020; 70: 465–472. doi: 10.1099/ijsem.0.003777.
74. Kim S. B., Seong C. N., Jeon S. J., Bae K. S., Goodfellow M. Taxonomic study of neutrotolerant acidophilic actinomycetes isolated from soil and description of *Streptomyces yeochonensis* sp. nov. *Int J Syst Evol Microbiol*. 2004; 54: 211–214. doi: 10.1099/ijms.0.02519-0.
75. Chantavorakit T., Klayasubun C., Duangmal K. *Streptomyces acididurans* sp. nov., isolated from peat swamp forest soil. *Int J Syst Evol Microbiol*. 2021; 71 (7). doi: 10.1099/ijsem.0.004849.
76. Somphong A., Poengsungnoen V., Buaruang K., Suriyachadkun C., Sripreechakap P., Tanasupawat S., Phongsopitnun W. Diversity of the culturable lichen-derived *Actinobacteria* and the taxonomy of *Streptomyces parmotrematis* sp. nov. *Antonie van Leeuwenhoek*. 2022; 115: 911–920. doi: 10.1007/s10482-022-01744-6.
77. Liu Z., Rodriguez C., Wang L., Qingfeng Cui Q., Huang Y., Quintana E. T. et al. *Kitasatospora viridis* sp. nov., a novel actinomycete from soil. *Int J Syst Evol Microbiol*. 2005; 55: 707–711. doi: 10.1099/ijms.0.63329-0.
78. Kim J.-J., Marjerrison C. E., Shartau S. L. C., Brady A. L., Sharp C. E., Rijpstra W. I. C., et al. *Actinocrinis puniceicyclus* gen. nov., sp. nov., an actinobacterium isolated from an acidic spring. *Int J Syst Evol Microbiol*. 2017; 67: 602–609. doi: 10.1099/ijsem.0.001667.
79. Swiecimska M., Golinska P., Wypija M., Goodfellow M. Genomic-based classification of *Catenulispora pinisilvae* sp. nov., novella ctenobacteria isolated from a pine forest soil in Poland and emended description of *Catenulispora rubra*. *Systematic and Applied Microbiology*. 2021; 44 (1): 126164. doi: 10.1016/j.syapm.2020.126164.
80. Tamura T., Ishida Y., Sakane T., Suzuki K.-I. *Catenulispora rubra* sp. nov., an acidophilic actinomycete isolated from forest soil. *Int J Syst Evol Microbiol*. 2007; 57 (10): 2272–2274. doi: 10.1099/ijms.0.65056-0.
81. Lee H.-J., Whang K.-S. *Catenulispora fulva* sp. nov., isolated from forest soil. *Int J Syst Evol Microbiol*. 2016; 66 (1): 271–275. doi: 10.1099/ijsem.0.000711.
82. Nie G.-X., Ming H., Li S., Zhou E.-M., Cheng J., Tang X. et al. *Amycolatopsis dongchuanensis* sp. nov., an actinobacterium isolated from soil. *Int J Syst Evol Microbiol*. 2012; 62: 2650–2656. doi: 10.1099/ijms.0.038125-0.
83. Yallop C. A., Edwards C., Williams S. T. Isolation and growth physiology of novel thermoactinomycetes. *J Appl Microbiol*. 1997; 83: 685–692. doi: 10.1046/j.1365-2672.1997.00282.x.
84. Rapoport D., Sagova-Mareckova M., Sedlacek I., Provaznik J., Kralova S., Pavlinic D., et al. *Trebonia kvetii* gen. nov., sp. nov., an acidophilic actinobacterium, and proposal of the new actinobacterial family *Treboniaceae*

- fam. nov. Int J Syst Evol Microbiol. 2020; 70: 5106–5114. doi: 10.1099/ijsem.0.004388.
85. Zakalyukina Yu. V., Zenova G. M. Antagonistic Activity of soil acidophilic actinomycetes. Izv Akad Nauk Ser Biol. 2007; 4: 402–405.
 86. Busti E., Monciardini P., Cavaletti L., Bamonte R., Lazzarini A., Sosio M. et al. Antibiotic-producing ability by representatives of a newly discovered lineage of actinomycetes. Microbiology. 2006; 152: 675–683. doi: 10.1099/mic.0.28335-0.
 87. Elham B., Sevdal H. Antagonistic activity of actinomycetes isolated from Azerbaijan's soils. J Eco Heal Env. 2016. 4 (3): 111–114. doi: 10.18576/jehe/040302.
 88. Swiecimska M., Golinska P., Goodfellow M. Generation of a high quality library of bioactive filamentous actinomycetes from extreme biomes using a culture-based bioprospecting strategy. Front Microbiol. 2023; 13: 1054384. doi: 10.3389/fmicb.2022.1054384.
 89. Basilio A., Gonzalez I., Vicente M. F., Gorrochategui J., Cabello A., Gonzalez A., et al. Patterns of antimicrobial activities from soil actinomycetes isolated under different conditions of pH and salinity. J Appl Microbiol. 2003; 95: 814–823. doi: 10.1046/j.1365-2672.2003.02049.x.
 90. Rousk J., Brookes P. C., Baath E. Contrasting soil pH effects on fungal and bacterial growth suggest functional redundancy in carbon mineralization. Appl Environ Microbiol. 2009; 75 (6): 1589–1596. doi: 10.1128/AEM.02775-08.
 91. Kim Y. R., Park S., Kim T.-S., Kim M.-K., Han J.-H., Joung Y. et al. Draft genome sequence of *Streptacidiphilus oryzae* TH49T, an acidophilic actinobacterium isolated from soil. Genome Announc. 2015; 3 (3): e00703–15. doi: 10.1128/genomeA.00703-15.
 92. Majer H. M., Ehrlich R. L., Ahmed A., Earl J. P., Ehrlich G. D., Beld J. Whole genome sequencing of *Streptomyces actuosus* ISP-5337, *Streptomyces sioyaensis* B-5408, and *Actinospica acidiphila* B-2296 reveals secondary metabolomes with antibiotic potential. Biotechnol Rep (Amst). 2021; 29 e00596. doi: 10.1016/j.btre.2021.e00596.
 93. Malik A., Kim Y. R., Jang I.H., Hwang S., Oh D.-C., Kim S. B. Genome-based analysis for the bioactive potential of *Streptomyces yeochonensis* CN732, an acidophilic filamentous soil actinobacterium. BMC Genomics. 2020; 21 (1): 118. doi: 10.1186/s12864-020-6468-5.
 94. Buszewski B., Railean-Plugaru V., Pomastowski P., Rafinska K., Szultka-Mlynska M., Golinska P. et al. Antimicrobial activity of biosilver nanoparticles produced by a novel *Streptacidiphilus durhamensis* strain. J Microbiol Immunol Infect. 2018; 51 (1): 45–54. doi: 10.1016/j.jmii.2016.03.002.
 95. Skladanowski M., Wypij M., Laskowski D., Golin'ska P., Dahm H., Rai M. Silver and gold nanoparticles synthesized from *Streptomyces* sp. isolated from acid forest soil with special reference to its antibacterial activity against pathogens. J Clust Sci. 2017; 28: 59–79. doi: 10.1007/s10876-016-1043-6.
 96. Railean-Plugaru V., Pomastowski P., Wypij M., Szultka-Mlynska M., Rafinska K., Golinska P. et al. Study of silver nanoparticles synthesized by acidophilic strain of Actinobacteria isolated from the of *Picea sitchensis* forest soil. J Appl Microbiol. 2016; 120 (5): 1250–1263. doi: 10.1111/jam.13093.
 97. Golinska P., Wypij M., Rathod D., Tikar S., Dahm H., Rai M. Synthesis of silver nanoparticles from two acidophilic strains of *Pilimelia columellifera* subsp. pallida and their antibacterial activities. J Basic Microbiol. 2016; 56: 541–556. doi: 10.1002/jobm.201500516.

Поступила / Received 13.08.2024

Принята в печать / Accepted 15.09.2024

Информация об авторах

Чумак Анастасия Владимировна — аспирант, инженер лаборатории таксономического изучения и коллекции культур микроорганизмов ФГБНУ Научно-исследовательского института по изысканию новых антибиотиков им. Г. Ф. Гаузе, Москва, Россия. ORCID: 0009-0001-6715-8166

Синёва Ольга Николаевна — к. б. н., научный сотрудник лаборатории таксономического изучения и коллекции культур микроорганизмов ФГБНУ Научно-исследовательского института по изысканию новых антибиотиков им. Г. Ф. Гаузе, Москва, Россия. ORCID: 0000-0002-0063-4922

About the authors

Anastasia V. Chumak — graduate student, engineer at the Department of Taxonomic Research and Culture Collection of Microorganisms, Gause Institute of New Antibiotics, Moscow, Russia. ORCID: 0009-0001-6715-8166

Olga N. Sineva — Ph. D. in Biology, Researcher at the Department of Taxonomic Research and Culture Collection of Microorganisms, Gause Institute of New Antibiotics, Moscow, Russia. ORCID: 0000-0002-0063-4922