

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Speciální chemicko-biologické obory  
Studijní obor: Molekulární biologie a biochemie organismů



**Jan Volf**

Reakce kmenů rodu *Rhodococcus* na působení těžkých kovů  
Responses of *Rhodococcus* strains to heavy metal stress

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Václav Štěpánek, CSc.

Praha, 2021

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 29. 4. 2021

Podpis

Mockrát děkuji RNDr. Václavu Štěpánkovi, CSc. za jeho trpělivost a ochotu, s nimiž mi dával cenné rady a pomáhal s psaním této práce.

## Seznam zkratek

CHR	přenašeč chromanových iontů	chromate ion transporter
Mpb	milion párů bází	mega base pairs
MFC	mikrobiální palivový článek	microbial fuel cell
PHAs	polyhydroxyalkanoáty	polyhydroxyalkanoates
<i>P.</i>	<i>Pseudomonas</i>	<i>Pseudomonas</i>
<i>R.</i>	<i>Rhodococcus</i>	<i>Rhodococcus</i>
ROS	reaktivní formy kyslíku	reactive oxygen species
RT-qPCR	kvantitativní polymerázová řetězová reakce spojená s reverzní transkripcí	reverse transcription quantitative polymerase chain reaction
SEM	rastrovací elektronový mikroskop	scanning electron microscope
sp.	druh	species
TAGs	triacylglyceroly	triacylglycerols
TEM	transmisní elektronový mikroskop	transmission electron microscope

## Abstrakt

Narůstajícímu znečištění těžkými kovy lze čelit nejen různými fyzikálně-chemickými dekontaminačními procesy, ale i mikrobiální bioremediací, která je k životnímu prostředí podstatně šetrnější. Zástupci rodu *Rhodococcus* díky své značné adaptabilitě a extrémní odolnosti vůči rozličným stresovým podmínkám, za něž lze považovat i přítomnost samotných těžkých kovů či jejich toxických sloučenin, jsou vhodnými adepty pro efektivní mikrobiální eliminaci právě těchto látek. Jednotlivé kmeny rodu *Rhodococcus* jsou podstatně rezistentnější k těžkým kovům než většina ostatních složek mikrobiomu, navíc vykazují i schopnost biotransformovat „těžké kovy“ na jejich méně toxické formy či je alespoň efektivně akumulovat, popř. adsorbovat pomocí produkovaných polysacharidů či specifických povrchově aktivních látek. Jejich bioremediační potenciál je velmi vysoký, a to i přesto, že molekulární mechanismy těchto rezistencí u rhodokoků byly zatím podrobněji studovány jen pro toxické sloučeniny arsenu.

**Klíčová slova:** *Rhodococcus*, těžký kov, stresová reakce, bioremediace, znečištění

## Abstract

Increasing heavy metal pollution can be dealt with not only through physical and chemical decontamination processes but also utilizing microbial bioremediation, a much more environmentally friendly way. Members of genus *Rhodococcus* are suitable candidates for effective bioremediations of heavy metals due to their considerable adaptability and extreme resistance to different stress conditions, including those related to presence of heavy metals or their toxic compounds. Individual rhodococcal strains are more resistant to heavy metals than most of other microorganisms and they are capable of biotransforming them to less toxic forms or at least of accumulating effectively or adsorbing them on produced polysaccharides and specific surface active substances. Their bioremediation potential is very high even though, so far, only molecular mechanisms of rhodococcal resistances to toxic arsenic compounds have been studied more in detail.

**Key words:** *Rhodococcus*, heavy metal, stress response, bioremediation, pollution

## Obsah

<u>1.</u> Úvod .....	1
2. Rod <i>Rhodococcus</i> jako model pro aplikovaný výzkum .....	2
2.1. Morfologie a genetika kmenů rodu <i>Rhodococcus</i> .....	2
2.2. Aplikace kmenů rodu <i>Rhodococcus</i> v biotechnologiích .....	3
2.3. Využití rhodokoků v bioremediacích .....	4
3. Těžké kovy a mikrobiom.....	5
3.1. Rezistence bakterií k těžkým kovům.....	5
3.2. Rod <i>Rhodococcus</i> a těžké kovy .....	6
3.2.1. Reakce bakterií rodu <i>Rhodococcus</i> na působení chromu .....	6
3.2.2. Reakce bakterií rodu <i>Rhodococcus</i> na působení kadmia .....	7
3.2.3. Reakce bakterií rodu <i>Rhodococcus</i> na působení olova .....	8
3.2.4. Reakce bakterií rodu <i>Rhodococcus</i> na působení rtuti.....	10
3.2.5. Reakce bakterií rodu <i>Rhodococcus</i> na působení thallia .....	9
3.2.6. Reakce bakterií rodu <i>Rhodococcus</i> na působení mědi .....	10
3.2.7. Reakce bakterií rodu <i>Rhodococcus</i> na působení antimonu .....	10
3.2.8. Reakce bakterií rodu <i>Rhodococcus</i> na působení arsenu.....	11
3.2.9. Reakce bakterií rodu <i>Rhodococcus</i> na působení selenu a telluru.....	13
3.2.10. Reakce bakterií rodu <i>Rhodococcus</i> na přítomnost radioaktivních kovů ..	14
4. Závěr .....	16
Literatura .....	17

## 1. Úvod

Poslední dobou neustále narůstá znečištění těžkými kovy, k němuž dochází jak přímo při procesech spojených s jejich těžbou a zpracováním, tak loužením odpadu z nejrůznějších odvětví průmyslu nebo při užívání pesticidů a hnojiv (shrnutí v Briffa *et al.* 2020). Vysoká toxicita sloučenin těžkých (polo)kovů – zejména arsenu, olova či rtuti (Nies 1999) – je právě ve spojení s jejich kumulující se koncentrací v životním prostředí navíc hlavním důvodem, proč je řešení problematiky předcházení kontaminací těžkými kovy či alespoň dekontaminace prostředí, které je těžkými kovy již zasaženo, pro společnost tak zásadní. Jelikož jedním ze způsobů, jak šetrně eliminovat těžké kovy z prostředí, jsou různé bioremediační procesy (Verma a Kuila 2019), snahou aplikovaného výzkumu je nalézt mikroorganismy, které by byly schopny tyto procesy efektivně realizovat. Příkladem vhodných adeptů mohou být i zástupci bakteriálních rodů patřících do skupiny Actinobacteria, a to včetně rodu *Rhodococcus* (Alvarez *et al.* 2017).

Kmeny rodu *Rhodococcus* patřící mezi aerobní grampozitivní nepohyblivé bakterie se vyskytují na nejrůznějších stanovištích (včetně např. půdy, hornin, podzemní vody, rostlin či střev živočichů). V biotechnologiích, bioremediace nevyjímaje, nalézají široké uplatnění zejména proto, že díky svému rozsáhlému genomu vynikají jak mimořádnou diverzitou metabolických drah či produkcí nejrůznějších látek (Bell *et al.* 1998), tak i značnou odolností vůči rozličným typům stresorů.

Hlavním cílem této práce je shrnout dosavadní publikované poznatky o reakcích kmenů rodu *Rhodococcus* na toxické těžké (polo)kovy, a to včetně mechanismů rezistence vůči nim. Dále nastínit možnosti, jak by se rhodokoky mohly vyrovnávat s těžkými kovy, jejichž působení na ně dosud nebylo probádáno, a to popisem známých reakcí jiných skupin bakterií, neboť právě k těžkým kovům rezistentní kmeny rhodokoků by mohly mít vysoký bioremediační potenciál.

## 2. Rod *Rhodococcus* jako model pro aplikovaný výzkum

### 2.1. Morfologie a genetika kmenů rodu *Rhodococcus*

Mnohé morfologické znaky a širší genetiky rodu *Rhodococcus* přispívají k tomu, že jsou jeho kmeny velmi vhodnými adepty pro aplikovaný výzkum.

Významným rysem rhodokoků a jim příbuzných rodů *Corynebacterium* či *Mycobacterium* je zastoupení dlouhých větvených řetězců mykolových kyselin na povrchu buněk. Ty po napojení na komplex peptidoglykanů a arabinogalaktanů buněčné stěny tvoří vnější hydrofobní membránu, která má funkci v příjmu hydrofobních látek a v ochraně proti některým toxinům (Pátek *et al.* 2021; Sutcliffe *et al.* 2010).

Genomy kmenů rodu *Rhodococcus* se vyznačují svou značnou velikostí a komplexitou, což úzce souvisí s jejich obrovskými metabolickými možnostmi. Přítomnost velkých katabolických plazmidů i mnoha genů kódujících redundantní biosyntetické dráhy, přispívá k tomu, že genomy některých kmenů rhodokoků mohou dosahovat až 10 Mpb (Cappelletti *et al.* 2019). Kmen s největším známým genomem u rhodokoků (9,7 Mpb) je *R. jostii* RHA1 zkoumaný v souvislosti se schopností transformace polychlorovaných bifenyly. Jde zároveň o první kmen rodu *Rhodococcus* s kompletně sekvenovaným genomem, který je organizován do jednoho lineárního chromosomu a tří lineárních plazmidů (Larkin *et al.* 2010; McLeod *et al.* 2006).

Organizace genomů rhodokoků často zahrnuje lineární i cirkulární plazmidy, přičemž právě ty lineární mnohdy mohou kódovat katabolické dráhy, jako např. výše zmíněný metabolismus bifenyly u *R. jostii* RHA1. Některé menší cirkulární plazmidy byly analyzovány v souvislosti s geny patogenity u *R. equi*, další mají význam v katabolismu, zatímco u jiných není jejich funkce příliš známa (Larkin *et al.* 2010).

Příkladem rhodokoků rezistentních k těžkým kovům se sekvenovaným genomem mohou být *R. erythropolis* NSX2, který je odolný vůči kadmii, s genomem 6,2 Mpb (Egidi *et al.* 2016) či *Rhodococcus* sp. Chr-9 (předběžně 5,35 Mpb) izolovaný z odpadních vod koželužny (Sun *et al.* 2015).

Přestože se na rozvoji komplexity genomu a na získávání nových metabolických schopností některých rhodokoků zřejmě podílela jejich schopnost snadno rekombinovat (Larkin *et al.* 2006), analýzy genomu *R. jostii* RHA1 poukázaly na jeho stabilitu, odvozenou z



nálezu relativně nízkých množství nedávných genových duplikací a horizontálně přenesených genů (McLeod *et al.* 2006).

## 2.2. Aplikace kmenů rodu *Rhodococcus* či jejich genových produktů v biotechnologiích

V mnohých odvětvích biotechnologií se kmeny rodu *Rhodococcus* či alespoň jejich genové produkty využívají především pro svou výše zmíněnou diverzitu metabolických drah. Nejdůležitější způsoby aplikace rhodokoků tedy zahrnují zejména ty související s biodegradací, biotransformací či s biosyntézou.

Mezi nejvýznamnější produkty rhodokoků patří povrchově aktivní látky – biosurfaktanty (Cappelletti *et al.* 2020) potenciálně využitelné v zemědělství (shrnuto v Sachdev a Cameotra 2013), bioremediaci (Verma a Kuila 2019), produkci léčiv či v kosmetickém průmyslu (Banat *et al.* 2000), bioflokulanty používané k čištění odpadních vod či v potravinářství (Peng *et al.* 2014), karotenoidy jako potravní aditiva (Cappelletti *et al.* 2020; Takaichi *et al.* 1990; Zheng *et al.* 2013), zásobní triacylglyceroly (TAGs) (Cappelletti *et al.* 2020; Hori *et al.* 2009a; Kurosawa *et al.* 2014) či polyhydroxyalkanoáty (PHAs) (Cappelletti *et al.* 2020; Haywoodt *et al.* 1991; Hori *et al.* 2009b), nanomateriály sloužící k detoxifikaci některých kovů (Cappelletti *et al.* 2020; Presentato *et al.* 2016; Presentato *et al.* 2018a; Presentato *et al.* 2018b) a antimikrobiotika (Cappelletti *et al.* 2020; Kitagawa a Tamura 2008; Nachtigall *et al.* 2010). Vysoký výrobní potenciál má především biosyntéza prvních tří jmenovaných typů sloučenin: povrchově aktivních látek, bioflokulantů a karotenoidů, protože rhodokoky v efektivitě jejich produkce překonávají jiné mikroorganismy a – na rozdíl od alternativ tvořených chemickou cestou – vynikají tyto mikrobiální produkty svou degradovatelností a nižší toxicitou (Cappelletti *et al.* 2020).

Co se týče potenciálních produkčních kmenů, povrchově aktivní látky syntetizují např. *Rhodococcus erythropolis* ATCC 4277 (Ciapina *et al.* 2006), *R. erythropolis* EK-1 (Pirog *et al.* 2008) a *Rhodococcus* sp. SD-74 (Tokumoto *et al.* 2009), bioflokulanty *R. erythropolis* S-1 (Kurane *et al.* 1994) či *R. erythropolis* ACCC 10543 (Peng *et al.* 2014) a různé typy karotenoidů např. *R. rhodochrous* RNMS1 (Takaichi *et al.* 1990) nebo *Rhodococcus* sp. SD-74 (Zheng *et al.* 2013).

### 2.3. Využití rhodokoků v bioremediacích

Bioremediace je dekontaminační proces, při němž jsou využívány schopnosti mikrobů eliminovat znečišťující látky, a to včetně silně toxických pesticidů (Alvarez *et al.* 2017; Odukkathil a Vasudevan 2013) či těžkých kovů (Alvarez *et al.* 2017; Ojuederie a Babalola 2017; Verma a Kuila 2019), z prostředí. Zatímco organické látky mohou mikroorganismy používané k bioremediacím degradovat až na CO<sub>2</sub> a vodu, u těžkých kovů jejich bioremediace spočívá v biotransformacích na méně toxické formy či v imobilizaci a jsou při ní zužitkovány obranné mechanismy mikrobů vůči nim (Alvarez *et al.* 2017; Verma a Kuila 2019).

Některé kmeny rodu *Rhodococcus* mohou být vhodnými adepty pro bioremediaci jak prostředí znečištěného organickými látkami, tak i těžkými kovy. Mnohé z kmenů rezistentních vůči těžkým kovům, a tedy potenciálně využitelných rovněž pro bioremediaci, budou probírány v kapitole 3, a proto zde zmiňme jen *R. aetherivorans* BCP1, který je v různé míře odolný vůči arsenu (Firrincieli *et al.* 2019), selenu (Presentato *et al.* 2018a), telluru (Presentato *et al.* 2016) a dalším těžkým kovům včetně chromu, kadmiu a mědi (Cappelletti *et al.* 2016), navíc i některým druhům antibiotik (Cappelletti *et al.* 2016) či různým toxickým organickým látkám včetně naftenových kyselin (Presentato *et al.* 2018c). Příkladem kmenů potenciálně využitelných pro efektivní bioremediaci organických sloučenin jsou *Rhodococcus* sp. MK1 degradující naftu (Kis *et al.* 2017), *R. opacus* B-4 tolerující vysoké koncentrace benzenu i dalších aromatických a alifatických organických sloučenin (Na *et al.* 2005) či acetonitril degradující *R. pyridinivorans* S85-2 (Kohyama *et al.* 2006). V souvislosti s možnostmi využití rhodokoků pro bioremediace pesticidů byly zkoumány například kmeny *Rhodococcus* sp. BCH2 (Kolekar *et al.* 2014) a *Rhodococcus* sp. MTCC 6716 (Verma *et al.* 2011).

## 3. Těžké kovy a mikrobiom

### 3.1. Rezistence bakterií k těžkým kovům

Pojem *těžký kov* je dosti neurčitý a v literatuře se jeho definice často velmi liší. Jedna z používaných definic například říká, že zahrnují prvky o relativní hustotě větší než 5 (Gadd a Griffiths 1977), další je založena na dělení jednotlivých prvků podle chování jejich Lewisových kyselin, a to konkrétně na základě míry schopnosti deformace jejich elektronových obalů (Duffus 2002), takže i samotný počet těžkých kovů kolísá od přibližně 40 (Gadd a Griffiths 1977) až k 65 (Gadd 1992).

V této práci se zaměřujeme především na ty prvky (kovy i polokovy), které mají vyšší hustotu, a to bez ohledu na zásadní rozdíly v jejich chemických vlastnostech (Duffus 2002), a jejichž toxické sloučeniny kontaminují životní prostředí, tudíž je má smysl zkoumat v souvislosti s možnostmi mikrobiální bioremediace.

Mezi těžké kovy patří prvky esenciální pro mikroorganismy, které jsou však po překročení určité koncentrace již toxické (typické např. pro měď), a také ty bez známých rolí v metabolismu, k nimž patří mj. olovo, kadmium či rtuť (Gadd 2010). Mechanismy toxicity souvisejí se schopností většiny těžkých kovů tvořit komplexní sloučeniny, takže v buňce bakterie mohou například nahradit jiný iont v biologicky aktivní sloučenině a tím ji poškodit, oxidoredukčně reagovat s thiolovými sloučeninami a produkovat reaktivní formy kyslíku (ROS) či narušit funkci membránových transporterů (Prabhakaran *et al.* 2016).

Do buňky bakterie se těžké kovy v podobě iontů dostávají přes cytoplazmatickou membránu nspecifickými přenašeči po chemiosmotickém gradientu (Nies 1999). Mezi možnosti obrany bakterií před toxicitou těžkých kovů obecně patří jejich aktivní transport ATPázovými pumpami (Nies 1995; Nies 2003) jako u systému rezistence vůči arsenu (Tisa a Rosen 1990), kadmium (Hu a Zhao 2007) nebo mědi (Giachino a Waldron 2020), dále oxidačně-redukční přeměna některých iontů na jejich méně toxické formy (Nies 1999), což platí u antimonu (Li *et al.* 2016), chromu (Patra *et al.* 2010) nebo plutonia (Lukšiene *et al.* 2012), či samotná akumulace kovů, a to například jejich adsorpcí na povrch buněk (Gadd a Griffiths 1977) jako u arsenu (Kumari *et al.* 2019), olova (Mohan a Dubey 2013), thoria a uranu (Tsuruta 2004).

## 3.2. Rod *Rhodococcus* a těžké kovy

Jak již bylo naznačeno, zástupci rodu *Rhodococcus* jsou schopní rezistence vůči různým toxickým těžkým (polo)kovům, které znečišťují životní prostředí. V této podkapitole proto budou jednotlivé těžké (polo)kovy stručně představeny, popsán jejich účinek na mikroorganismy a shrnuty známé reakce rhodokoků vůči nim.

### 3.2.1. Reakce bakterií rodu *Rhodococcus* na působení toxických sloučenin chromu

Chrom se běžně vyskytuje ve dvou stabilních formách majících oxidační číslo VI a III, přičemž toxicitější forma Cr(VI) je rozpustná vodě a tím i mobilnější (Nies 1999; Wolińska *et al.* 2013). Do životního prostředí se chrom dostává mimo jiné jako vedlejší antropogenní produkt z koželužství, metalurgie, textilního průmyslu a produkce papíru či barviv (Ayangbenro a Babalola 2017; Jaishankar *et al.* 2014).

Chrom do bakterií proniká systémem pro příjem síranů (Nies a Silver 1989). Jejich obrana vůči toxicitě sloučenin chromu může být založena jak na redukci Cr(VI) na méně toxickou formu Cr(III) (Patra *et al.* 2010), tak na přímé eliminaci z buněk (Nies 1999), přičemž systém pro transport Cr(VI) je nejlépe prostudován u gramnegativní bakterie *Pseudomonas aeruginosa* (Alvarez *et al.* 1999; Reyes-Gallegos *et al.* 2016). Tvoří jej proteiny z rodiny CHR (*chromate ion transporter*), jejichž homology jsou široce rozšířeny mezi bakteriemi a najdeme je také u skupiny Actinobacteria (Díaz-Pérez *et al.* 2007), do níž patří i rhodokoky.

U některých zástupců rodu *Rhodococcus* byla zjištěna schopnost odolávat iontům Cr(VI) či Cr(III), konkrétně u druhů *Rhodococcus aetherivorans* (Cappelletti *et al.* 2016), *R. erythropolis* (Banerjee *et al.* 2017; Patra *et al.* 2010) či *R. opacus* (Cappelletti *et al.* 2016). Z prostředí uhelného dolu byl izolován dále nespecifikovaný kmen *Rhodococcus erythropolis*, který dovede odstraňovat chrom z vodného roztoku i při jeho vysoké koncentraci, a to pomocí bioakumulace i biosorpce (Banerjee *et al.* 2017). Sorpční vlastnosti Cr(VI) byly popsány u extracelulárních polymerů produkovaných *R. opacus* 89 UMCS a *R. rhodochrous* 202 DSM (Dobrowolski *et al.* 2017).

Na rozdíl od výše zmíněné bakterie *Pseudomonas aeruginosa*, molekulární podstata těchto procesů u rodu *Rhodococcus* dosud není objasněna. A nejen to, různá míra redukce Cr(VI) při srovnávání několika grampozitivních bakterií včetně *R. erythropolis* MM30

naznačuje, že se u nich mechanismy tohoto procesu liší (Patra *et al.* 2010). Na základě tohoto zjištění, ale i pro hodnotu koncentrace Cr, kterou zkoumaný kmen *Rhodococcus erythropolis* dovede snést (Banerjee *et al.* 2017), se tento druh jeví být vhodným kandidátem pro úspěšnou bioremediaci chromu z prostředí.

### 3.2.2. Reakce bakterií rodu *Rhodococcus* na působení toxických sloučenin kadmia

Kadmium, které se vyskytuje ve formě Cd(II), je uvolňováno zvětráváním hornin, sopečnou aktivitou či lidskou činností, a to např. v koželužství, pokovování či při produkci pesticidů nebo hnojiv (Abbas *et al.* 2018).

Bakterie se brání proti toxicitě kadmia zejména jeho eliminací z buněk (Nies 2003; Prabhakaran *et al.* 2016), přičemž podstata tohoto procesu je prozkoumána např. u gramnegativní bakterie *Pseudomonas putida*, u níž je zprostředkována chemiosmotickými antiportery typu CBA, ATPázami typu P a CDF proteiny (Hu a Zhao 2007).

Dalšími bakteriemi schopnými absorpce a tolerance kadmia jsou však i rhodokoky (Dabir *et al.* 2019), a to konkrétně druhy *R. aetherivorans* (Cappelletti *et al.* 2016), *R. erythropolis* (Egidi *et al.* 2016; Rabia *et al.* 2019), *R. fascians* (Desomer *et al.* 1988), *R. jostii* (Xu *et al.* 2016), *R. opacus* (Cappelletti *et al.* 2016; Dobrowolski *et al.* 2017; Egidi *et al.* 2016; Goswami *et al.* 2017) či *R. rhodochrous* (Dobrowolski *et al.* 2017). Zatímco u *R. jostii* RHA1 podle Xu *et al.* (2016) není jisté, zda by mohly ionty kadmia transportovat rovněž ATPázy typu P, případně přenašeče regulované zinkem či železem nebo proteiny z rodiny Nramp (*natural resistance-associated macrophage protein*), u dalších druhů rodu *Rhodococcus* molekulární podstata rezistence ke kadmiu dosud nebyla většinou ani naznačena.

Studie vysvětlující schopnost *R. qingshengii* BNCC203056 stimulovat extrakci kadmia z kontaminované půdy rostlinami totiž ukázala, že ke změnám dostupnosti kadmia jeho akumulací bakteriemi v tomto případě nedochází a zkoumaný kmen *R. qingshengii* rostlinnou bioremediaci podporuje pouze nepřímo degradací kyseliny abscisové regulující rostlinné přenašeče těžkých kovů (Lu *et al.* 2020). Naproti tomu u extracelulárních polymerů *R. opacus* a *R. rhodochrous* byly studovány sorpční vlastnosti sady těžkých kovů, přičemž největší kapacita byla stanovena vedle Pb(II) právě pro Cd(II) (Dobrowolski *et al.* 2017).

### 3.2.3. Reakce bakterií rodu *Rhodococcus* na působení toxických sloučenin olova

Olovo patří mezi významné těžké kovy znečišťující prostředí. Některými z jeho mnoha antropogenních zdrojů jsou těžba, tavení a výroba barviv, hnojiv, pesticidů či elektrických baterií (Guo a Yu 2014; Jaishankar *et al.* 2014).

Sloučeniny olova většinou nejsou příliš rozpustné, a proto olovo patří mezi méně toxické těžké kovy pro mikroorganismy (Nies 1999). Jeho eliminace z buňky je opět jednou z možností, jak se bakterie brání toxicitě, přičemž olovo je vedle kadmia (Hu a Zhao 2007) či mědi (Giachino a Waldron 2020) dalším těžkým kovem, jehož aktivní transport zprostředkovávají ATPázy typu P (Nies 1999). Další způsoby mohou zahrnovat akumulaci, a to pomocí metalothioneinů či jim podobných proteinů, která byla popsána např. u bakterie *Pseudomonas aeruginosa* (Mohan a Dubey 2013; Naik *et al.* 2012), mimobuněčnou sekvestraci zprostředkovanou exopolysacharidy u *P. marginalis* (Roane 1999), precipitaci v nerozpustné komplexy u *Vibrio harveyi* (Mire *et al.* 2004) a také biosorpci jako u *P. aeruginosa* (Chang *et al.* 1997).

Právě biosorpci Pb(II) patří mezi známé mechanismy rezistence k olovu u rhodokoků, přičemž nejvíce studií bylo zaměřeno na sorpci olova pomocí *R. opacus* (Bueno *et al.* 2011; Dobrowolski *et al.* 2017; Goswami *et al.* 2017; Medina *et al.* 2009). Další se zabývaly sorpcí u *R. rhodochrous* (Dobrowolski *et al.* 2017) či účinností olovo sorbujícího bioflokulantu pocházejícího z *R. erythropolis* (Guo a Yu 2014). Velmi zajímavým kmenem s vysokým bioremediačním potenciálem může být rovněž *Rhodococcus* sp. AM1, který kromě olova dokáže absorbovat také kadmium (Dabir *et al.* 2019).

### 3.2.4. Reakce bakterií rodu *Rhodococcus* na působení toxických sloučenin rtuti

Rtut' se nejčastěji nachází v solích ve formě Hg(II), dále jako Hg(I) a také v organokovových sloučeninách (Boening 2000). Mezi její přírodní zdroje patří zejména zvětrávání minerálu cinabaritu (HgS) a sopečná činnost (Baldi 1997), zatímco mezi antropogenní zdroje mimo jiné spalování fosilních paliv či produkce barev, léčiv, papíru nebo fungicidů (Dash a Das 2012).

Obrana mikrobů vůči rtuti, která byla vyhodnocena jako nejtoxičtější těžký kov pro *Escherichia coli* (Nies 1999), je založena především na redukcí Hg(II) na méně toxickou Hg(0) (Baldi 1997). Tato schopnost je u bakterií běžná a probíhá v jednom či dvou krocích,

příčemž hlavní krok, a to vlastní redukci Hg(II) katalyzuje reduktáza rtuti MerA (Dash *et al.* 2017). U některých bakterií schopných rozkládat organokovové sloučeniny rtuti této redukci navíc předchází štěpení vazby mezi rtutí a uhlíkem pomocí lyáz (Nakamura *et al.* 1999). Strukturní geny kódující tyto proteiny (*merB* kódující lyázu a *merA* reduktázu) jsou součástí operonu *mer* (Dash a Das 2012). Jinou možností rezistence bakterií ke rtuti je produkce thiolů schopných vázat se na sloučeniny rtuti (Dash a Das 2012).

Malý počet studií zmiňujících rezistenci rhodokoků ke rtuti naznačuje, že se jejich Hg-reduktáza neliší od odpovídajících Hg-reduktáz některých dalších grampozitivních bakterií s vysokým obsahem G + C v genomu (Bogdanova a Mindlin 1991), přičemž v genomu sekvenovaného kmene *R. erythropolis* NSX2 izolovaného z prostředí kontaminovaného kadmíem byly identifikovány i geny pro protein MerR sloužící jako transkripční regulátor rezistence vůči rtuti (Egidi *et al.* 2016) aktivující transkripci *mer* operonu v přítomnosti Hg(II) (Dash a Das 2012).

### 3.2.5. Reakce bakterií rodu *Rhodococcus* na působení toxických sloučenin thallia

Thallium se přirozeně vyskytuje pouze v nízkých koncentracích, jejichž zvýšení však může být vedlejším produktem antropogenní činnosti, a to zejména spalování uhlí, výroby cementu či samotné těžby (Karbowska 2016; Rasool a Xiao 2018). Značnou toxicitu Tl(I) způsobuje jeho vysoká mobilita a podobnost jednomocných iontů thallia s biogenními ionty draslíku (Karbowska 2016; Wang *et al.* 2020), přičemž další méně toxickou formou thallia je Tl(III) (Wang *et al.* 2020).

Mezi bakterie, u nichž byla zkoumána schopnost tolerovat thallium, patří např. gramnegativní půdní bakterie *Alsobacter metalidurans* (Bao *et al.* 2014). Zároveň byla studována možnost odstraňování Tl(I) z vodného roztoku pomocí blíže taxonomicky neurčených anaerobních bakterií redukujících sulfát (Zhang *et al.* 2017).

Dosud zřejmě jediná studie zabývající se přímo interakcí rhodokoků s thalliem nastínila možnost efektivního způsobu bioremediace Tl(I) jeho oxidací na méně mobilní Tl(III) pomocí technologie MFCs (*microbial fuel cells*) s využitím blíže nespecifikovaného kmene rodu *Rhodococcus* (Wang *et al.* 2018). Jiná studie zmiňuje i vyšší metabolickou aktivitu *R. aetherivorans* BCP1 v přítomnosti Tl(I) iontů než u *R. opacus* R7 (Cappelletti *et al.* 2016), nicméně další relevantní údaje ohledně Tl-stresu u rhodokoků nemáme.

### 3.2.6. Reakce bakterií rodu *Rhodococcus* na působení toxických sloučenin mědi

Měď patří mezi prvky esenciální pro bakterie, ale její zvýšená koncentrace ve formě Cu(II) je již toxická (Cervantes a Gutierrez-Corona 1994). V přírodě se měď nachází běžně, i když ke zvýšení její koncentrace dochází nejčastěji až vlivem těžby, průmyslu či zemědělství (Cooksey 1993).

Toxicita mědi pro bakterie spočívá v interakci s membránou (Nies 1999) a produkci peroxidových radikálů (Rodriguez-Montelongo *et al.* 1993). Obecně se jí bakterie brání akumulací nebo přímou eliminací z buněk zpět do vnějšího prostředí (Cooksey 1993), kterou zprostředkovávají ATPázy typu P (Giachino a Waldron 2020).

Je známo, že alespoň některé druhy rodu *Rhodococcus* dovedou úspěšně akumulovat měď, což dokládají studie zkoumající sorpční vlastnosti u blíže nespecifikovaných kmenů *R. erythropolis* (Baltazar *et al.* 2019) a *R. opacus* (Bueno *et al.* 2008) nebo ty zmiňující konkrétní kmene odolné vůči ní, a to *R. aetherivorans* BCP1 (Cappelletti *et al.* 2016), *R. erythropolis* F123 a *R. erythropolis* F125 (Cao *et al.* 2020) nebo *R. opacus* DSM 43205 (Goswami *et al.* 2017) a *R. opacus* R7 (Cappelletti *et al.* 2016). U prvně jmenovaného izolátu kmene *R. erythropolis* z měděného dolu je schopnost akumulace mědi ve srovnání s ostatními zástupci rodu *Rhodococcus* nejen velmi efektivní, ale její míra dokonce nejvyšší známá (Baltazar *et al.* 2019).

V souvislosti s tolerancí mědi navíc nacházejí využití i produkty rhodokoků jako celulóza izolovaná z *Rhodococcus* sp. MI2 účinně adsorbující Cu(II) (Yingkong a Tanskul 2019) nebo biosurfaktanty z kmene *R. ruber* IEGM 231, které umožnily semenům zkoumaných rostlin vyklíčit při vyšší koncentraci mědi, takže tyto povrchově aktivní látky posloužily jako zcela funkční Cu-protektivum (Litvinenko *et al.* 2019).

### 3.2.7. Reakce bakterií rodu *Rhodococcus* na působení toxických sloučenin antimonu

Antimon je jedním z polokovů označovaných za těžký kov. Nejčastěji se vyskytuje ve formách Sb(V) a Sb(III), a to například v sulfidových minerálech, jejichž zvětráváním se dostává do prostředí. Dalším přírodním zdrojem je vulkanická činnost, zatímco mezi ty antropogenní patří zejména těžba nebo produkce zpomalovačů hoření, polovodičů či baterií (Filella *et al.* 2002; Li *et al.* 2016).



Co se týče chemických vlastností, antimon se velmi podobá arsenu, dalšímu polokovu patřícímu do stejné skupiny prvků, který je déle studovaný, a proto mnohem podrobněji prozkoumaný (Filella *et al.* 2007; Nguyen a Lee 2014). Vlivem této podobnosti se transportu Sb z buňky jakožto jednoho z možných mechanismů podílejících se na toleranci antimonu mohou účastnit i ArsB proteiny kódované *ars* operonem známé ze systémů rezistence arsenu (Butcher *et al.* 2000). Proteiny ArsB byly nalezeny jak u gramnegativních (např. u *Escherichia coli*), tak u grampozitivních bakterií (např. u *Bacillus subtilis*) (Li *et al.* 2016), zatímco další rodina permeáz As(III) (Acr3p) schopná u některých druhů rovněž transportovat i Sb (III) byla nalezena především u aktinobakterií, a to včetně rodu *Rhodococcus* (Achour *et al.* 2007).

Mezi mechanismy rezistence k antimonu patří také redukce Sb(V) na snadněji precipitovatelnou formu Sb(III) a metylace Sb(III) mající vliv na mobilitu, toxicitu a možnost jeho bioakumulace, avšak ani jeden z těchto dvou procesů není zcela objasněn, dokonce ani není jisté, zda se jich účastní enzymy z obdobných drah arsenu (Li *et al.* 2016).

Vzhledem k minimálním znalostem interakcí mikrobů s Sb není divu, že totéž platí i pro stresovou odpověď rhodokoků na antimon či možnost jejich využití pro bioremediaci tohoto polokovu. Avšak přítomnost přenašečů Acr3p u blíže nespecifikovaného kmene rodu *Rhodococcus* a zjištěná vyšší minimální inhibiční koncentrace Sb(III) než u některých z dalších bakterií (Achour *et al.* 2007) mohou poukazovat na alespoň slabou rezistenci vůči němu.

### 3.2.8. Reakce bakterií rodu *Rhodococcus* na působení toxických sloučenin arsenu

Arsen patří mezi další polokovy řazené k těžkým kovům. Je součástí mnoha minerálů, jejichž zvětráváním či sopečnou činností se uvolňuje do životního prostředí. Dalšími zdroji znečištění jsou dále spalování fosilních paliv, pesticidy nebo těžba minerálů (Shen *et al.* 2013), a to zejména těch sulfidových (Nordstrom 2002).

Nejčastější formy, v nichž se arsen vyskytuje, jsou As(III) a As(V). Mnohem vyšší toxicita As(III) tkví v jeho schopnosti vázat se na thiolové skupiny proteinů a také v jeho vyšší mobilitě, zatímco za toxicitou As(V) stojí jeho kompetice s P(V), čímž dochází k vytěsňování biogenního fosforu toxickým arsenem, což má negativní vliv na standardní biochemické procesy mikroorganismů (Hughes 2002; Shen *et al.* 2013).

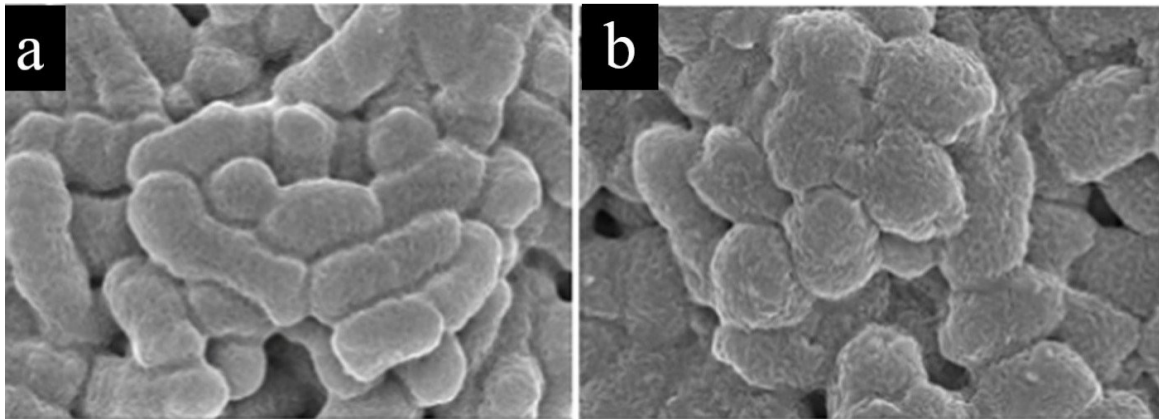
Na této vlastnosti arsenu, a to nižší toxicitě pětimocného As oproti trojmocnému, je založen i jeden z mechanismů obrany mikroorganismů – oxidace As(III) na As(V), přičemž

oxidáza je kódována *aox* geny jako např. u rodů *Agrobacterium* (Chang *et al.* 2010), *Stenotrophomonas* (Bahar *et al.* 2012) či *Pseudomonas* (Chang *et al.* 2010).

Dalším způsobem je aktivní transport As(III) z buňky (Cai *et al.* 2009), přičemž v detoxifikaci arsenu se často uplatňuje komplexní *ars* systém (Yan *et al.* 2019). Základ tohoto systému tvoří membránový komplex dvou proteinů: ArsB fungujícího jako kanál pro As(III) a specifické ATPázy ArsA katalyzující vlastní transport (Tisa a Rosen 1990). Alternativou ArsB přenašečů mohou být proteiny Acr3, které byly nalezeny i u rodu *Rhodococcus* (Achour, Bauda a Billard 2007). Mezi další součásti *ars* operonu, na jehož regulaci se podílí transkripční represor ArsR (Wu a Rosen 1991), mohou patřit geny *arsC* kódující reduktázy arseničnanů (Páez-Espino *et al.* 2009), *arsD*, jehož produkt ArsD má funkci metalochaperonu spolupracujícího s ArsA (Lin *et al.* 2006), a také geny *arsH*, *arsI*, *arsJ*, *arsM* a *arsP* spojené s biotransformací organických sloučenin arsenu či s rezistencí k nim (Fekih *et al.* 2018). Výskyt různých kombinací součástí *ars* systému je mezi bakteriemi odolnými vůči arsenu velmi častý, což lze dokumentovat na koexistenci genů *arsC* a *arsB*, které byly současně detekovány mj. u zástupců rodů *Acinetobacter*, *Arthrobacter*, *Brevundimonas*, *Pseudomonas* či *Rhodococcus* (Paul *et al.* 2015).

Rezistence vůči arsenu byla u bakterií rodu *Rhodococcus* podrobně zkoumána u kmene *R. aetherivorans* BCP1. Byly určeny geny, které se na ní podílejí (výše zmíněné *acr3*, *arsA*, *arsD*, *arsR*, mykothiol dependentní *arsC1* či 2 thiooxidin dependentní *arsC2* a *arsC3*) a pomocí RT-qPCR objasněna i regulace jejich exprese (Firrincieli *et al.* 2019). Zároveň byl nalezen další genový klastr nesoucí vlastní *arsR* a specifický gen *arsI* umožňující demetylovat metylarsenitany, jakož i porovnána organizace *ars* operonů, a to včetně distribuce jednotlivých genů, mezi kmenem *R. aetherivorans* BCP1 a referenčními zástupci dalších druhů rodu *Rhodococcus* či jiných aktinobakterií (Firrincieli *et al.* 2019).

Jiná studie objasňující průběh bioremediace As(III) pomocí kmene *Rhodococcus* sp. MTCC 4400 poukázala na deformaci buněk a další změny morfologie (Obr. 1) včetně zvrásnění jejich povrchu, což způsobuje extracelulární adsorpce arsenu, po níž dochází k příjmu As(III) prostřednictvím akvaglyceroporinu GlpF, jeho akumulaci uvnitř buňky a poté k přeměně na As(V) pomocí oxidáz arsenitanů (Kumari *et al.* 2019).



**Obr. 1:** Změny morfologie buněk *Rhodococcus* sp. MTCC 4400 způsobené adsorpcí arsenu; buňky kontrolní (a) a adsorbující arsen (b); pozorováno v rastrovacím elektronovém mikroskopu (SEM) (Kumari *et al.* 2019, upraveno)

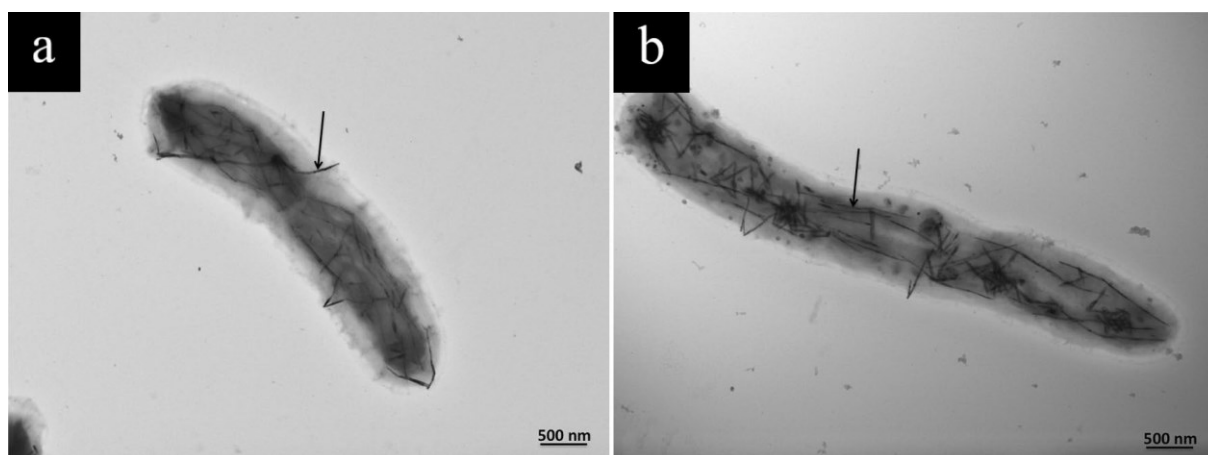
### 3.2.9. Reakce bakterií rodu *Rhodococcus* na působení toxických sloučenin selenu a telluru

Selen a tellur jsou dalšími polokovy, jejichž postupně rostoucí koncentrace v životním prostředí působí problémy. Kvůli využívání těchto polokovů např. v elektronice či slitinách kovů jsou totiž uvolňovány z odpadních systémů, a to včetně jejich nejdostupnějších forem, tj. aniontů  $\text{TeO}_3^{2-}$ ,  $\text{SeO}_3^{2-}$  a  $\text{SeO}_4^{2-}$ , které jsou zároveň i nejtoxičtější (Presentato *et al.* 2016; Presentato *et al.* 2018a).

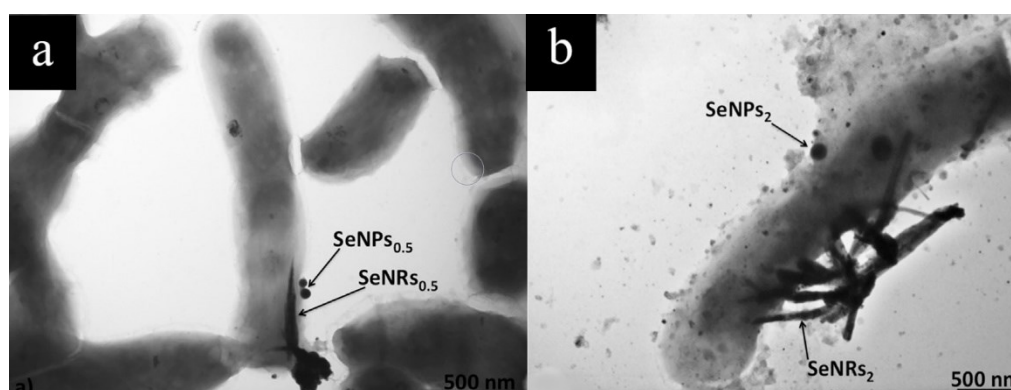
Způsoby, kterými se bakterie vyrovnávají s toxicitou sloučenin těchto polokovů, jsou založeny především na přeměně jejich aniontů na méně toxické formy  $\text{Se}(0)$  a  $\text{Te}(0)$  (Presentato *et al.* 2018a; Tomaso *et al.* 2002). V případě telluru se však na rezistenci zřejmě nepodílí ani jeho prostá eliminace z buňky, ani snižování množství přijatých aniontů (Llyod-Jones *et al.* 1994).

Konkrétní příklad rezistence k těmto oběma polokovům byl však objeven a popsán i u rhodokoků, a to kmene *Rhodococcus aetherivorans* BCP1. Tento kmen totiž dokáže redukovat jejich sloučeniny a vyvářet tak precipitáty v podobě intracelulárních (Te) (Presentato *et al.* 2016; Presentato *et al.* 2018b) (Obr. 2) či na povrchu buňky lokalizovaných (Se) (Obr. 3) elektricky vodivých antimikrobiálních nanostruktur s širokým aplikačním potenciálem (Presentato *et al.* 2018a).

Dalším kmenem rhodokoků s tolerancí vůči oběma polokovům je *R. opacus* R7 (Cappelletti *et al.* 2016), avšak tato schopnost u něj nebyla blíže studována.



**Obr. 2:** Tellurové nanostruktury (znázorněny šipkami) v buňkách *R. aetherivorans* BCP1; pozorováno v transmisním elektronovém mikroskopu (TEM) (Presentato *et al.* 2018b, upraveno).



**Obr. 3:** Dva druhy selenových nanostruktur: SeNPs (nanočástice) a SeNRs (nanorody) vně buněk *R. aetherivorans* BCP1; pozorováno v TEM (Presentato *et al.* 2018a, upraveno).

### 3.2.10. Reakce bakterií rodu *Rhodococcus* na přítomnost radioaktivních kovů

K těžkým kovům bývají řazeny i mnohé prvky bez stabilních izotopů, z nichž k nejvýznamnějším z hlediska jejich role ve znečišťování životního prostředí patří uran, thorium či některé lanthanoidy, které se do něj dostávají při jaderných testech či nehodách v atomových elektrárnách, popř. se mohou uvolňovat z fosforečných hnojiv (Tsuruta 2004).

Přestože studií zabývajících se vztahem rhodokoků a radioaktivních kovů není mnoho, vyšlo najevo, že kmen *Rhodococcus fascians* DPKI-17 ve své biomase úspěšně akumuluje Pu(IV), avšak oproti obdobně testovaným mikroorganismům *Bacillus mycoides* a *Serratia marcescens* již není schopen Pu(IV) efektivně redukovat a tím měnit jeho rozpustnost a mobilitu (Lukšiene *et al.* 2012).

Zároveň bylo zjištěno, že kmen *Rhodococcus erythropolis* IAM1399 dokáže adsorpcí akumulovat thorium i uran, a to dokonce ve značném množství (Tsuruta 2004), a proto se zdá, že by bioremediační potenciál zástupců rodu *Rhodococcus* ohledně eliminace některých těžkých radioaktivních kovů z kontaminovaného prostředí mohl být rovněž vysoký.

## 4. Závěr

Zástupci rodu *Rhodococcus* vykazují velmi dobrou schopnost adaptovat se na extrémní životní podmínky, k nimž lze přiřadit i přítomnost těžkých, často i vysoce toxických, (polo)kovů. Základem této vysoké adaptability rhodokoků je jejich značná metabolická diverzita a komplexnost umožněná podstatně rozsáhlejším genomem, než je u bakterií obvyklé, takže by mohli patřit k vhodným adeptům pro eliminaci těchto (polo)kovů či jejich sloučenin z kontaminovaného prostředí.

Úroveň poznání reakcí kmenů rodu *Rhodococcus* na jednotlivé těžké kovy či toxické polokovy se značně liší. Podrobnější molekulární mechanismy rezistence byly totiž popsány jen pro arsen (geny *acr3*, *arsA*, *arsD*, *arsR*, *arsI*, mykothiol dependentní *arsC1* či 2 thiooxidin dependentní *arsC2* a *arsC3*) a částečně i pro rtuť (potvrzena existence transkripčního regulátoru MerR aktivujícího *mer* operon) a selen či tellur (redukce na samotný kov). Naproti tomu se u ostatních těchto kovů či polokovů studie zaměřovaly hlavně na stanovení míry tolerance či odolnosti jednotlivých rhodokoků vůči nim, bohužel často bez dalšího bližšího vysvětlení či jen s poukazem na to, že jde o velmi efektivní sorpci. Ta je umožněna například i díky produkci pro rhodokoky specifických extracelulárních polymerů, flokulantů či jiných aktivních látek, což platí zejména u chromu, olova, kadmia či mědi.

Ačkoli je pro potřeby optimalizace využití rhodokoků v bioremediacích těžkých kovů nezbytné znát konkrétní mechanismy rezistencí vůči nim, již nyní je zřejmé, že zejména jejich značné sorpční schopnosti mají vysoký bioremediačně-dekontaminační potenciál, a proto je žádoucí věnovat rodu *Rhodococcus* a reakcím jednotlivých kmenů na těžké (polo)kovy i nadále velkou pozornost.

## Literatura

- Abbas, S. Z., M. Rafatullah, K. Hossain, N. Ismail, H. A. Tajarudin a H. P. S. Abdul Khalil. 2018. „A review on mechanism and future perspectives of cadmium-resistant bacteria". *International Journal of Environmental Science and Technology* 15 (1): 243–262.
- Achour, A. R., P. Bauda a P. Billard. 2007. „Diversity of arsenite transporter genes from arsenic-resistant soil bacteria". *Research in Microbiology* 158 (2): 128–137.
- Alvarez, A. H., R. Moreno-Sánchez a C. Cervantes. 1999. „Chromate efflux by means of the ChrA chromate resistance protein from *Pseudomonas aeruginosa*". *Journal of Bacteriology* 181 (23): 7398–7400.
- Alvarez, A., J. M. Saez, J. S. D. Costa, V. L. Colin, M. S. Fuentes, S. A. Cuozzo, C. S. Benimeli, M. A. Polti a M. J. Amoroso. 2017. „Actinobacteria: Current research and perspectives for bioremediation of pesticides and heavy metals". *Chemosphere* 166: 41–62.
- Ayangbenro, A. S. a O. O. Babalola. 2017. „A new strategy for heavy metal polluted environments: A review of microbial biosorbents". *International Journal of Environmental Research and Public Health* 14 (1): 94.
- Bahar, M. M., M. Megharaj a R. Naidu. 2012. „Arsenic bioremediation potential of a new arsenite-oxidizing bacterium *Stenotrophomonas* sp. MM-7 isolated from soil". *Biodegradation* 23 (6): 803–812.
- Baldi, F. 1997. „Microbial transformation of mercury species and their importance in the biogeochemical cycle of mercury." *Metal Ions in Biological Systems* 34: 213–257.
- Baltazar, M. d. P. G., L. H. Gracioso, I. R. Avanzi, B. Karolski, J. A. S. Tenório, C. A. O. do Nascimento a E. A. Perpetuo. 2019. „Copper biosorption by *Rhodococcus erythropolis* isolated from the Sossego Mine - PA - Brazil". *Journal of Materials Research and Technology* 8 (1): 475–483.
- Banat, I. M., R. S. Makkar a S. S. Cameotra. 2000. „Potential commercial applications of microbial surfactants". *Applied Microbiology and Biotechnology* 53 (5): 495–508.
- Banerjee, S., S. R. Joshi, T. Mandal a G. Halder. 2017. „Insight into Cr<sup>6+</sup> reduction efficiency of *Rhodococcus erythropolis* isolated from coalmine waste water". *Chemosphere* 167: 269–281.
- Bao, Z., Y. Sato, R. Fujimura a H. Ohta. 2014. „*Alsobacter metallidurans* gen. nov., sp. nov., a thallium-tolerant soil bacterium in the order Rhizobiales". *International Journal of*

- Systematic and Evolutionary Microbiology* 64 (3): 775–780.
- Bell, K. S., J. C. Philp, D. W. J. Aw a N. Christofi. 1998. „A review: The genus *Rhodococcus*". *Journal of Applied Microbiology* 85 (2): 195–210.
- Boening, D. W. 2000. „Ecological effects, transport, and fate of mercury: A general review". *Chemosphere* 40 (12): 1335–1351.
- Bogdanova, E. S. a S. Z. Mindlin. 1991. „Occurrence of two structural types of mercury reductases among Gram-positive bacteria". *FEMS Microbiology Letters* 78 (2–3): 277–280.
- Briffa, J., E. Sinagra a R. Blundell. 2020. „Heavy metal pollution in the environment and their toxicological effects on humans". *Heliyon* 6 (9): E04691.
- Bueno, B. Y. M., M. L. Torem, F. Molina a L. M. S. de Mesquita. 2008. „Biosorption of lead(II), chromium(III) and copper(II) by *R. opacus*: equilibrium and kinetic studies". *Minerals Engineering* 21: 65–75.
- Bueno, B. Y. Y. M., M. L. Torem, R.J. de Carvalho, G. A. H. Pino a L. M. S. de Mesquita. 2011. „Fundamental aspects of biosorption of lead (II) ions onto a *Rhodococcus opacus* strain for environmental applications". *Minerals Engineering* 24 (14): 1619–1624.
- Butcher, B. G., S. M. Deane a D. E. Rawlings. 2000. „The chromosomal arsenic resistance genes of *Thiobacillus ferrooxidans* have an unusual srrangement and confer increased arsenic and antimony resistance to *Escherichia coli*". *Applied and Environmental Microbiology* 66 (5): 1826–1833.
- Cai, L., G. Liu, C. Rensing a G. Wang. 2009. „Genes involved in arsenic transformation and resistance associated with different levels of arsenic-contaminated soils". *BMC Microbiology* 9 (4).
- Cao, J., F. Kalensee, P. M. Günther a J. M. Köhler. 2020. „Microsegmented flow-assisted miniaturized culturing for isolation and characterization of heavy metal-tolerant bacteria". *International Journal of Environmental Science and Technology* 17 (1): 1–16.
- Cappelletti, M., S. Fedi, J. Zampolli, A. Di Canito, P. D’Ursi, A. Orro, C. Viti, L. Milanesi, D. Zannoni a P. Di Gennaro. 2016. „Phenotype microarray analysis may unravel genetic determinants of the stress response by *Rhodococcus aetherivorans* BCP1 and *Rhodococcus opacus* R7". *Research in Microbiology* 167 (9–10): 766–773.
- Cappelletti, M., A. Presentato, E. Piacenza, A. Firrincieli, R. J. Turner a D. Zannoni. 2020. „Biotechnology of *Rhodococcus* for the production of valuable compounds". *Applied Microbiology and Biotechnology* 104 (20): 8567–8594.
- Cappelletti, M., J. Zampolli, P. Di Gennaro a D. Zannoni. 2019. „Genomics of *Rhodococcus*".



- In *Biology of Rhodococcus*, editor H. M. Alvarez, 23–60. Cham: Springer International Publishing.
- Cervantes, C. a F. Gutierrez-Corona. 1994. „Copper resistance mechanisms in bacteria and fungi". *FEMS Microbiology Reviews* 14 (2): 121–137.
- Ciapina, E. M. P., W. C. Melo, L. M. M. Santa Anna, A. S. Santos, D. M. G Freire a N. Jr. Pereira. 2006. „Biosurfactant production by *Rhodococcus erythropolis* grown on glycerol as sole carbon source". *Applied Biochemistry and Biotechnology* 129 (2): 880–886.
- Cooksey, D. A. 1993. „Copper uptake and resistance in bacteria". *Molecular Microbiology* 7 (1): 1–5.
- Dabir, A., P. Heidari, H. Ghorbani a A. Ebrahimi. 2019. „Cadmium and lead removal by new bacterial isolates from coal and aluminum mines". *International Journal of Environmental Science and Technology* 16 (12): 8297–8304.
- Dash, H. R. a S. Das. 2012. „Bioremediation of mercury and the importance of bacterial mer genes". *International Biodeterioration and Biodegradation* 75: 207–213
- Dash, H. R., M. Sahu, B. Mallick a S. Das. 2017. „Functional efficiency of MerA protein among diverse mercury resistant bacteria for efficient use in bioremediation of inorganic mercury". *Biochimie* 142: 207–215.
- Desomer, J., P. Dhaese a M. Van Montagu. 1988. „Conjugative transfer of cadmium resistance plasmids in *Rhodococcus fascians* strains." *Journal of Bacteriology* 170 (5): 2401–2405.
- Díaz-Pérez, C., C. Cervantes, J. Campos-García, A. Julián-Sánchez a H. Riveros-Rosas. 2007. „Phylogenetic analysis of the chromate ion transporter (CHR) superfamily". *FEBS Journal* 274 (23): 6215–6227.
- Dobrowolski, R., A. Szczeń, M. Czemińska a A. Jarosz-Wikołazka. 2017. „Studies of cadmium(II), lead(II), nickel(II), cobalt(II) and chromium(VI) sorption on extracellular polymeric substances produced by *Rhodococcus opacus* and *Rhodococcus rhodochrous*". *Bioresource Technology* 225: 113–120.
- Duffus, J. H. 2002. „„Heavy metals’ - A meaningless term? (IUPAC technical report)". *Pure and Applied Chemistry* 74 (5): 793–807.
- Egidi, E., J. L. Wood, E. M. Fox, W. Liu a A. E. Franks. 2016. „Draft genome sequence of *Rhodococcus erythropolis* NSX2, an actinobacterium isolated from a cadmium-contaminated environment". *Genome Announcements* 4 (5): 2015–2016.
- Fekih, I. B., C. Zhang, Y. P. Li a Y. Zhao. 2018. „Distribution of arsenic resistance genes in prokaryotes". *Frontiers in Microbiology* 9: 1–11.

- Filella, M., N. Belzile a Y. W. Chen. 2002. „Antimony in the environment: A review focused on natural waters I. Occurrence". *Earth-Science Reviews* 57 (1–2): 125–176.
- Filella, M., N. Belzile a M.C. Lett. 2007. „Antimony in the environment: A review focused on natural waters. III. Microbiota relevant interactions". *Earth-Science Reviews* 80 (3–4): 195–217.
- Firringioli, A., A. Presentato, G. Favoino, R. Marabottini, E. Allevato, S. R. Stazi, G. S. Mugnozza, A. Harfouche, M. Petruccioli, R. J. Turner, D. Zannoni a M. Cappelletti. 2019. „Identification of resistance genes and response to arsenic in *Rhodococcus aetherivorans* BCP1". *Frontiers in Microbiology* 10: 1–13.
- Gadd, G. M. 1992. „Metals and microorganisms: A problem of definition". *FEMS Microbiology Letters* 100 (1–3): 197–203.
- Gadd, G. M. 2010. „Metals, minerals and microbes: Geomicrobiology and bioremediation". *Microbiology* 156 (3): 609–643.
- Gadd, G. M. a A. J. Griffiths. 1977. „Microorganisms and heavy metal toxicity". *Microbial Ecology* 4 (4): 303–317.
- Giachino, A. a K. J. Waldron. 2020. „Copper tolerance in bacteria requires the activation of multiple accessory pathways". *Molecular Microbiology* 114 (3): 377–390.
- Goswami, L., A. N. Manikandan, K. Pakshirajan a G. Pugazhenthii. 2017. „Simultaneous heavy metal removal and anthracene biodegradation by the oleaginous bacteria *Rhodococcus opacus*". *3 Biotech* 7 (1): 1–9.
- Guo, J. a J. Yu. 2014. „Sorption characteristics and mechanisms of Pb(II) from aqueous solution by using bioflocculant MBFR10543". *Applied Microbiology and Biotechnology* 98 (14): 6431–6441.
- Haywoodt, G. W., A. J. Anderson, D. R. Williams, E. A. Dawes a D. F. Ewing. 1991. „Accumulation of a poly(hydroxyalkanoate) copolymer containing primarily 3-hydroxyvalerate from simple carbohydrate substrates by *Rhodococcus* sp. NCIMB 40126". *International Journal of Biological Macromolecules* 13: 83–88.
- Hori, K., M. Abe a H. Unno. 2009a. „Production of triacylglycerol and poly(3-hydroxybutyrate-co-3-hydroxyvalerate) by the toluene-degrading bacterium *Rhodococcus aetherivorans* IAR1". *Journal of Bioscience and Bioengineering* 108 (4): 319–324.
- Hori, K., A. Kobayashi, H. Ikeda a H. Unno. 2009b. „*Rhodococcus aetherivorans* IAR1, a new bacterial strain synthesizing poly(3-hydroxybutyrate-co-3-hydroxyvalerate) from toluene". *Journal of Bioscience and Bioengineering* 107 (2): 145–150.

- Hu, N. a B. Zhao. 2007. „Key genes involved in heavy-metal resistance in *Pseudomonas putida* CD2". *FEMS Microbiology Letters* 267 (1): 17–22.
- Hughes, M. F. 2002. „Arsenic toxicity and potential mechanisms of action". *Toxicology Letters* 133 (1): 1–16.
- Chang, J., R. Law a C. Chang. 1997. „Biosorption of lead, copper and cadmium by biomass of *Pseudomonas aeruginosa* PU21". *Water Research* 31 (7): 1651–1658.
- Chang, J. S., I. H. Yoon, J. H. Lee, K. R. Kim, J. An a K. W. Kim. 2010. „Arsenic detoxification potential of aox genes in arsenite-oxidizing bacteria isolated from natural and constructed wetlands in the Republic of Korea". *Environmental Geochemistry and Health* 32 (2): 95–105.
- Jaishankar, M., T. Tseten, N. Anbalagan, B. B. Mathew a K. N. Beeregowda. 2014. „Toxicity, mechanism and health effects of some heavy metals". *Interdisciplinary Toxicology* 7 (2): 60–72.
- Karbowska, B. 2016. „Presence of thallium in the environment: sources of contaminations, distribution and monitoring methods". *Environmental Monitoring and Assessment* 188 (11): 640.
- Kis, Á. E., K. Laczi, S. Zsíros, P. Kós, R. Tengölics, N. Bounedjoun, T. Kovács, G. Rákhely a K. Perei. 2017. „Characterization of the *Rhodococcus* sp. MK1 strain and its pilot application for bioremediation of diesel oil-contaminated soil". *Acta Microbiologica et Immunologica Hungarica* 64 (4): 463–482.
- Kitagawa, W. a T. Tamura. 2008. „Three types of antibiotics produced from *Rhodococcus erythropolis* strains". *Microbes and Environment* 23 (2): 167–171.
- Kohyama, E., A. Yoshimura, D. Aoshima, T. Yoshida, H. Kawamoto a T. Nagasawa. 2006. „Convenient treatment of acetonitrile-containing wastes using the tandem combination of nitrile hydratase and amidase-producing microorganisms". *Applied Microbiology and Biotechnology* 72 (3): 600–606.
- Kolekar, P. D., S. S. Phugare a J. P. Jadhav. 2014. „Biodegradation of atrazine by *Rhodococcus* sp. BCH2 to N-isopropylammelide with subsequent assessment of toxicity of biodegraded metabolites". *Environmental Science and Pollution Research* 21 (3): 2334–2345.
- Kumari, N., A. Rana a S. Jagadevan. 2019. „Arsenite biotransformation by *Rhodococcus* sp.: Characterization, optimization using response surface methodology and mechanistic studies". *Science of the Total Environment* 687: 577–589.
- Kurane, R., K. Hatamochi, T. Kakuno, M. Kiyohara, M. Hirano a Y. Taniguchi. 1994.

- „Production of a bioflocculant by *Rhodococcus erythropolis* S-1 grown on alcohols". *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry* 58 (2): 428–429.
- Kurosawa, K., S. J. Wewetzer a A. J. Sinskey. 2014. „Triacylglycerol production from corn stover using a xylose-fermenting *Rhodococcus opacus* strain for lignocellulosic biofuels". *Journal of Microbial & Biochemical Technology* 6 (5): 254–259.
- Larkin, M. J., L. A. Kulakov a C. C. R. Allen. 2006. „Biodegradation by members of the genus *Rhodococcus*: Biochemistry, physiology, and genetic adaptation". *Advances in Applied Microbiology* 59 (6): 1–29
- Larkin, M. J., L. A. Kulakov a C. C. R. Allen. 2010. „Genomes and plasmids in *Rhodococcus*". In *Biology of Rhodococcus*, editor H. M. Alvarez, 29–71. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg
- Li, J., Q. W., R. S. Oremland, T. R. Kulp, C. Rensing a G. Wang. 2016. „Microbial antimony biogeochemistry: Enzymes, regulation, and related metabolic pathways". *Applied and Environmental Microbiology* 82 (18): 5482–5495.
- Lin, Y., A. R. Walmsley a B. P. Rosen. 2006. „An arsenic metallochaperone for an arsenic detoxification pump". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103 (42): 15617–15622.
- Litvinenko, L. V., A. V. Tishchenko a I. B. Ivshina. 2019. „Reduction of copper ion phytotoxicity using *Rhodococcus*-biosurfactants". *Biology Bulletin* 46 (10): 1333–1338.
- Llyod-Jones, G., A. M. Osborn, D. A. Ritchie, P. Strike, J. L. Hobman, N. L. Brown a D. A. Rouch. 1994. „Accumulation and intracellular fate of tellurite in tellurite-resistant *Escherichia coli*: A model for the mechanism of resistance". *FEMS Microbiology Letters* 118 (1–2): 113–119.
- Lu, Q., Y. Weng, Y. You, Q. Xu, H. Li, Y. Li, H. Liu a S. Du. 2020. „Inoculation with abscisic acid (ABA)-catabolizing bacteria can improve phytoextraction of heavy metal in contaminated soil". *Environmental Pollution* 257 (1-3): 113497.
- Lukšienė, B., R. Druteikiene, D. Pečiulyte, D. Baltrunas, V. Remeikis a A. Paškevičius. 2012. „Effect of microorganisms on the plutonium oxidation states". *Applied Radiation and Isotopes* 70 (3): 442–449.
- McLeod, M. P., R. L. Warren, W. W. L. Hsiao, N. Araki, M. Myhre, C. Fernandes, D. Miyazawa *et al.* 2006. „The complete genome of *Rhodococcus* sp. RHA1 provides insights into a catabolic powerhouse". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103 (42): 15582–15587.
- Medina, B. B., F. F. Molina, M. L. Torem, L. M. Souza de Mesquita a G. A. Huamán Pino.

2009. „Removal of Pb(II) from aqueous solutions by biosorption with *R. opacus*". *Revista Escola de Minas* 62 (4): 487–494.
- Mire, C. E., J. A. Tourjee, W. F. O. Brien, K. V. Ramanujachary a G. B. Hecht. 2004. „Lead precipitation by *Vibrio harveyi*: evidence for novel quorum-sensing interactions". *Applied and Environmental Microbiology* 70 (2): 855–864.
- Mohan, M. a S. K. Dubey. 2013. „Lead resistant bacteria: Lead resistance mechanisms, their applications in lead bioremediation and biomonitoring". *Ecotoxicology and Environmental Safety* 98: 1–7.
- Na, K., A. Kuroda, N. Takiguchi, T. Ikeda, H. Ohtake a J. Kato. 2005. „Isolation and characterization of benzene-tolerant *Rhodococcus opacus* strains". *Journal of Bioscience and Bioengineering* 99 (4): 378–382.
- Nachtigall, J., K. Schneider, G. Nicholson, M. Goodfellow, H. Zinecker, J. F. Imhoff, R. D. Süssmuth a H. P. Fiedler. 2010. „Two new aurachins from *Rhodococcus* sp. Acta 2259". *Journal of Antibiotics* 63 (9): 567–569.
- Naik, M. M., A. Pandey a S. K. Dubey. 2012. „*Pseudomonas aeruginosa* strain WI-1 from Mandovi estuary possesses metallothionein to alleviate lead toxicity and promotes plant growth". *Ecotoxicology and Environmental Safety* 79: 129–133.
- Nakamura, K., M. Hagimine, M. Sakai a K. Furukawa. 1999. „Removal of mercury from mercury-contaminated sediments using a combined method of chemical leaching and volatilization of mercury by bacteria". *Biodegradation* 10 (6): 443–447.
- Nguyen, V. K. a J. U. Lee. 2014. „Isolation and characterization of antimony-reducing bacteria from sediments collected in the vicinity of an antimony factory". *Geomicrobiology Journal* 31 (10): 855–861.
- Nies, D. H. 1995. „The cobalt, zinc, and cadmium efflux system CzcABC from *Alcaligenes eutrophus* functions as a cation-proton antiporter in *Escherichia coli*". *Journal of Bacteriology* 177 (10): 2707–2712.
- Nies, D. H. 1999. „Microbial heavy-metal resistance". *Applied Microbiology and Biotechnology* 51 (6): 730–750.
- Nies, D. H. 2003. „Efflux-mediated heavy metal resistance in prokaryotes". *FEMS Microbiology Reviews* 27 (2-3): 313–339
- Nies, D. H. a S. Silver. 1989. „Metal ion uptake by a plasmid-free metal-sensitive *Alcaligenes eutrophus* strain". *Journal of Bacteriology* 171 (7): 4073–4075.
- Nordstrom, D. K. 2002. „Worldwide occurrences of arsenic in ground water". *Science* 296 (June): 2143–2145.

- Odukkathil, G. a N. Vasudevan. 2013. „Toxicity and bioremediation of pesticides in agricultural soil". *Reviews in Environmental Science and Biotechnology* 12 (4): 421–444.
- Ojuederie, O. B. a O. O. Babalola. 2017. „Microbial and plant-assisted bioremediation of heavy metal polluted environments: A review". *International Journal of Environmental Research and Public Health* 14 (12): 1504.
- Páez-Espino, D., J. Tamames, V. de Lorenzo a D. Cánovas. 2009. „Microbial responses to environmental arsenic". *BioMetals* 22 (1): 117–130.
- Pátek, M., M. Grulich a J. Nešvera. 2021. „Stress response in *Rhodococcus* strains". *Biotechnology Advances*, in press, DOI: 10.1016/j.biotechadv.2021.107698.
- Patra, R. C., S. Malik, M. Beer, M. Megharaj a R. Naidu. 2010. „Molecular characterization of chromium (VI) reducing potential in Gram positive bacteria isolated from contaminated sites". *Soil Biology and Biochemistry* 42 (10): 1857–1863.
- Paul, D., S. K. Kazy, A. K. Gupta, T. Pal a P. Sar. 2015. „Diversity, metabolic properties and arsenic mobilization potential of indigenous bacteria in arsenic contaminated groundwater of West Bengal, India". *PLOS One* 10 (3): e0118735.
- Peng, L., C. Yang, G. Zeng, L. Wang, C. Dai, Z. Long, H. Liu a Y. Zhong. 2014. „Characterization and application of bioflocculant prepared by *Rhodococcus erythropolis* using sludge and livestock wastewater as cheap culture media". *Applied Microbiology and Biotechnology* 98 (15): 6847–6858.
- Pirog, T. P., Y. V. Korzh, T. A. Shevchuk a D. A. Tarasenko. 2008. „Peculiarities of C2 metabolism and intensification of the synthesis of surface-active substances in *Rhodococcus erythropolis* EK-1 grown in ethanol". *Microbiology* 77 (6): 749–757.
- Prabhakaran, P., M. A. Ashraf a W. S. Aqma. 2016. „Microbial stress response to heavy metals in the environment". *RSC Advances* 6 (111): 109862-109877
- Presentato, A., M. Cappelletti, A. Sansone, C. Ferreri, E. Piacenza, M. A. Demeter, S. Crognale, M. Peruccioli, G. Milazzo, S. Fedi, A. Steinbuchel, R. J. Turner a D. Zannoni. 2018c. „Aerobic growth of *Rhodococcus aetherivorans* BCP1 using selected naphthenic acids as the sole carbon and energy sources". *Frontiers in Microbiology* 9 (APR): 1–15.
- Presentato, A., E. Piacenza, M. Anikovskiy, M. Cappelletti, D. Zannoni a R. J. Turner. 2016. „*Rhodococcus aetherivorans* BCP1 as cell factory for the production of intracellular tellurium nanorods under aerobic conditions". *Microbial Cell Factories* 15 (1): 1–14.
- Presentato, A., E. Piacenza, M. Anikovskiy, M. Cappelletti, D. Zannoni a R. J. Turner. 2018a. „Biosynthesis of selenium-nanoparticles and -nanorods as a product of selenite bioconversion by the aerobic bacterium *Rhodococcus aetherivorans*". *New*

- Biotechnology* 41 (May): 1–8.
- Presentato, A., E. Piacenza, A. Darbandi, M. Anikovskiy, M. Cappelletti, D. Zannoni a R. J. Turner. 2018b. „Assembly, growth and conductive properties of tellurium nanorods produced by *Rhodococcus aetherivorans* BCP1". *Scientific Reports* 8 (1): 2–11.
- Rabia, H., M. O. Hamou, K. Kasperkiewicz, J. Brożek a M. Augustyniak. 2019. „Adhesion abilities and biosorption of Cd and Mg by microorganisms - first step for eco-friendly beneficiation of phosphate ore". *Scientific Reports* 9 (1): 1–14.
- Rasool, A. a T. Xiao. 2018. „Response of microbial communities to elevated thallium contamination in river sediments". *Geomicrobiology Journal* 35 (10): 854–868.
- Reyes-Gallegos, R. I., M. I. Ramírez-Díaz a C. Cervantes. 2016. „*chr* genes from adaptive replicons are responsible for chromate resistance by *Burkholderia xenovorans* LB400". *World Journal of Microbiology and Biotechnology* 32 (3): 1–5.
- Roane, T. M. 1999. „Lead resistance in two bacterial isolates from heavy metal-contaminated soils". *Microbial Ecology* 37 (3): 218–224.
- Rodriguez-Montelongo, L., L. C. de la Cruz-Rodriguez, R. N. Farías a E. M. Massa. 1993. „Membrane-associated redox cycling of copper mediates hydroperoxide toxicity in *Escherichia coli*". *BBA - Bioenergetics* 1144 (1): 77–84.
- Sachdev, D. P. a S. S. Cameotra. 2013. „Biosurfactants in agriculture". *Applied Microbiology and Biotechnology* 97 (3): 1005–1016.
- Shen, S., X. F. Li, W. R. Cullen, M. Weinfeld a X. C. Le. 2013. „Arsenic binding to proteins". *Chemical Reviews* 113 (10): 7769–7792.
- Sun, J., L. Xu, L. Wang a X. Wu. 2015. „Draft genome sequence of a *Rhodococcus* strain isolated from tannery wastewater treatment sludge". *Genome Announcements* 3 (1): 9–10.
- Sutcliffe, I. C., A. K. Brown a L. G. Dover. 2010. „The rhodococcal cell envelope: Composition, organisation and biosynthesis". In *Biology of Rhodococcus*, editor H. M. Alvarez, 29–71. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Takaichi, S., J. Ishitsu, T. Seki a S. Fukada. 1990. „Carotenoid pigments from *Rhodococcus rhodochrous* RNMS1: Two monocyclic carotenoids, a carotenoid monoglycoside and carotenoid glycoside monoesters". *Agricultural and Biological Chemistry* 54 (8): 1931–1937.
- Tisa, L. S. a B. P. Rosen. 1990. „Molecular characterization of an anion pump. The ArsB protein is the membrane anchor for the ArsA protein." *The Journal of Biological Chemistry* 265 (1): 190–94.

- Tokumoto, Y., N. Nomura, H. Uchiyama, T. Imura, T. Morita, T. Fukuoka a D. Kitamoto. 2009. „Structural characterization and surface-active properties of a succinoyl trehalose lipid produced by *Rhodococcus* sp. SD-74". *Journal of Oleo Science* 102 (2): 97–102.
- Tomaso, G. Di, S. Fedi, M. Carnevali, M. Manegatti, C. Taddei a D. Zannoni. 2002. „The membrane-bound respiratory chain of *Pseudomonas pseudoalcaligenes* KF707 cells grown in the presence or absence of potassium tellurite". *Microbiology* 148 (6): 1699–1708.
- Tsuruta, T. 2004. „Cell-associated adsorption of thorium or uranium from aqueous system using various microorganisms". *Water, Air & Soil Pollution* 159: 35–47.
- Verma, A., D. Ali, M. Farooq, A. B. Pant, R. S. Ray a R. K. Hans. 2011. „Expression and inducibility of endosulfan metabolizing gene in *Rhodococcus* strain isolated from earthworm gut microflora for its application in bioremediation". *Bioresource Technology* 102 (3): 2979–2984.
- Verma, S. a A. Kuila. 2019. „Bioremediation of heavy metals by microbial process". *Environmental Technology and Innovation* 14: 100369.
- Wang, J., J. She, Y. Zhou, D. C. W. Tsang, J. Beiyuan, T. Xiao, X. Dong, Y. Chen, J. Liu, M. Yin a L. Wang. 2020. „Microbial insights into the biogeochemical features of thallium occurrence: A case study from polluted river sediments". *Science of the Total Environment* 739: 139957.
- Wang, Z., B. Zhang, Y. Jiang, Y. Li a C. He. 2018. „Spontaneous thallium (I) oxidation with electricity generation in single-chamber microbial fuel cells". *Applied Energy* 209 (October): 33–42.
- Wolińska, A., Z. Stępniewska a R. Włosek. 2013. „The influence of old leather tannery district on chromium contamination of soils, water and plants". *Natural Science* 5 (2): 253–258.
- Wu, J. a B. P. Rosen. 1991. „The ArsR protein is a trans-acting regulatory protein". *Molecular Microbiology* 5 (6): 1331–1336.
- Xu, S., Z. B. Wei, L. H. Wang, R. Ji, L. Y. Yan a A. J. Miao. 2016. „Cadmium accumulation kinetics in *Rhodococcus jostii* RHA1 and potential effects of brominated flame retardants". *Water, Air & Soil Pollution* 227 (5): 1–11.
- Yan, G., X. Chen, S. Du, Z. Deng, L. Wang a S. Chen. 2019. „Genetic mechanisms of arsenic detoxification and metabolism in bacteria". *Current Genetics* 65 (2): 329–338.
- Yingkong, P. a S. Tanskul. 2019. „Adsorption of iron(III) and copper(II) by bacterial cellulose from *Rhodococcus* sp. MI 2". *Journal of Polymers and the Environment* 27 (9):



1948–1958.

Zhang, H., M. Li, B. Pang, Y. Wu, Y. Sun, D. Chen a Y. Chen. 2017. „Bioremoval of Tl (I) by PVA-immobilized sulfate-reducing bacteria". *Polish Journal of Environmental Studies* 26 (4): 1865–1873.

Zheng, Y. T., M. Toyofuku, N. Nomura a S. Shigeto. 2013. „Correlation of carotenoid accumulation with aggregation and biofilm development in *Rhodococcus* sp. SD-74". *Analytical Chemistry* 85 (15): 7295–7301.