

## ОГЛЯДОВІ ПРАЦІ

DOI: [http://dx.doi.org/10.18524/2307-4663.2021.3\(53\).242877](http://dx.doi.org/10.18524/2307-4663.2021.3(53).242877)

УДК 579.26(0.17.8)

**Б.М. Галкін, М.О. Фіногенова, А.С. Семенець,  
М.Б. Галкін, Т.О. Філіпова**

Одеський національний університет імені І.І. Мечникова,  
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65082, Україна,  
тел.: +380482635761, e-mail: bgalkin@ukr.net

### **БІОСУРФАКТАНТИ МОРСЬКИХ МІКРООРГАНІЗМІВ: І. СТРУКТУРА ТА ФУНКЦІЇ**

*Морські мікроорганізми мають унікальні метаболічні та фізіологічні особливості і є важливим джерелом нових біомолекул, зокрема, таких як поверхнево-активні речовини (Біо-ПАР). Низькомолекулярні біосурфактанти представлені гліколіпідами, фосфоліпідами, жирними кислотами, ліпопептидами та ліпопротеїдами, а високомолекулярні – сумішами гетерополіцукридів, ліпополіцукридів, ліпопротеїдів та білків. Основні роди бактерій, які виробляють Біо-ПАР це *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Acinetobacter*, *Antarctobacter*, *Rhodococcus*, *Halomonas*, *Alcanivorax*, *Pseudoalteromonas* та *Marinobacter*. У огляді розглядаються структура та функції Біо-ПАР, виділених з морських мікроорганізмів.*

*Ключові слова: морські мікроорганізми, Біо-ПАР, гліколіпіди, фосфоліпіди, жирні кислоти, ліпопептиди, ліпопротеїди, гетерополіцукри, ліпополіцукриди*

Морське середовище є величезним джерелом природних сполук, які мають біологічну активність [8, 46]. Морські мікроорганізми мають унікальні метаболічні та фізіологічні властивості, які надають їм можливість виживати в екстремальних умовах: більш високий рівень гідрофобності поверхні клітин, підвищена здатність до адгезії та утворення біоплівки, і, отже, виробляти нові метаболіти, які не синтезуються ґрунтовими та наземними представниками тих самих видів [13, 55]. Отже, морське середовище має великі перспективи щодо пошуку нових біоактивних сполук, включаючи антибіотики, ферменти, вітаміни, ліки та Біо-ПАР (біоповверхневі активні речовини) [8, 54, 59]. Поверхнево-активні сполуки, синтезовані мікроорганізмами, мають різноманітні хімічні структури, включаючи гліколіпіди, ліпопептиди, поліцукридно-білкові комплекси, фосфоліпіди, жирні кислоти та нейтральні ліпіди [24, 55, 59].

Завдяки своїй амфіпатичній природі ПАР (поверхнево-активні речовини) виявляють різноманітну поверхневу активність, що дозволяє застосовувати їх у декількох процесах, пов'язаних з емульгуванням, піноутворенням.

© Б.М. Галкін, М.О. Фіногенова, А.С. Семенець, М.Б. Галкін, Т.О. Філіпова, 2021



Вони є детергентами, та солюбілізують гідрофобні сполуки [5, 39]. Біо-ПАР мають подібні або кращі показники порівняно з синтетичними ПАР. У них нижча токсичність, вища біологічна активність та ефективність за екстремальних температур, солоності та значеннях рН. Все це робить їх альтернативою хімічним сурфактантам. Біо-ПАР використовуються в різних галузях таких як сільське господарство, харчова, косметична або нафтова промисловість, а також у біоремедіації [5, 20, 39, 50, 51]. Крім того, деякі Біо-ПАР проявляють антибактеріальну, протигрибкову, противірусну або протипухлинну активності, що робить їх потенційними альтернативами звичайним терапевтичним засобам. [5, 22, 24, 39, 55]. Мікроорганізми, що виробляють Біо-ПАР мешкають як у воді (море, прісна вода та підземні води), так і у ґрунті, осадах та мулі, а також у середовищах, що характеризуються екстремальними умовами рН, температури або солоності [1, 7, 31, 55, 69]. Завдяки унікальним екологічним умовам морське середовище є хорошим джерелом для виділення нових мікроорганізмів, що виробляють Біо-ПАР. Повідомляється про значну кількість морських мікроорганізмів, здатних продукувати Біо-ПАР з різною структурою. Однак слід враховувати, що переважна більшість морського мікробного різноманіття залишається невивченою, головним чином через труднощі вирощування морських мікроорганізмів в лабораторних умовах [27, 28, 54, 60]. У цьому огляді розглядаються структура та фізіологічні функції біосурфактантів, що виробляються морськими мікроорганізмами.

### Види та хімічні структури Біо-ПАР

Біо-ПАР – це поверхнево-активні амфифільні сполуки, отримані з біологічних джерел (мікроорганізмів, рослин або тварин). Як правило, мікроорганізми, такі як бактерії, дріжджі та археї, є найбільш комерційно перспективними для одержання Біо-ПАР завдяки їх величезному геномному різноманіттю. Ці сполуки можуть зв'язуватися з клітинною стінкою мікроорганізму (наприклад, Біо-ПАР екзополіцукридної природи) або знаходитися у позаклітинній рідині (низькомолекулярні біосурфактанти) [58]. Завдяки своїм амфифільним властивостям Біо-ПАР можуть розчинятися як у полярних, так і в неполярних розчинниках [15]. Ефективність поверхнево-активної речовини визначається її здатністю знижувати поверхневий натяг (ПН) та міжфазний натяг (МФН) між двома фазами, що не змішуються (наприклад, повітря/рідина та неполярні/полярні рідини, відповідно). ПН – це сила, що діє на одиницю довжини лінії, яка обмежує поверхню рідини. За присутності сурфактантів потрібно менше сили для виведення молекули на поверхню, що призводить до зниження коефіцієнта поверхневого натягу. Вважається, що ефективний біосурфактант повинен зменшувати ПН води з 72 до  $< 35$  мН/м, а МФН для води проти н-гексадекану з 40 до 1 мН/м [40]. Іншим показником ефективного Біо-ПАР є низька критична концентрація міцел (ККМ). За визначенням, ККМ є мінімальною концентрацією поверхнево-активної речовини, яка ініціює утворення міцел, і, як правило, корелює з ПМ та МФН [41]. Чим нижче ККМ, тим менше потрібно Біо-ПАР для зменшення ПМ або МФН.

Хімічний склад біосурфактантів різних видів мікроорганізмів є дуже відмінним. Тому Біо-ПАР класифікуються за їх молекулярною масою або за



хімічною структурою. На основі молекулярної маси поверхнево-активні сполуки поділяються на низькомолекулярні, які зменшують поверхневий натяг між двома рідинами, що не змішуються, та високомолекулярні емульгатори, які сприяють утворенню емульсій (олія у воді або вода в олії). Останні також називають полімерними поверхнево-активними речовинами (або біоемульгаторами) і зазвичай вони представлені екзополіцукридами (ЕПС).

Основними хімічними структурами низькомолекулярних Біо-ПАР є гліколіпіди, фосфоліпіди та жирні кислоти, ліпопептиди та ліпопротеїди [6, 38, 56]. Гліколіпіди є найбільш вивченими Біо-ПАР і складаються з різних цукрів пов'язаних з β-гідрокси жирними кислотами (вуглеводна головка та ліпідний хвіст), тоді як ліпопептиди складаються з циклогептапептидів з амінокислотами, пов'язаними з жирними кислотами з різною довжиною ланцюга (рис. 1–7) [64]. Так, рамноліпіди, що синтезуються бактеріями *Pseudomonas aeruginosa*, *Burkholderia thailandensis*, *Marinobacter sp.* штам МСТГ107b, містять один або два залишки рамнози та один або два залишки жирних кислот [17, 23, 62, 63].

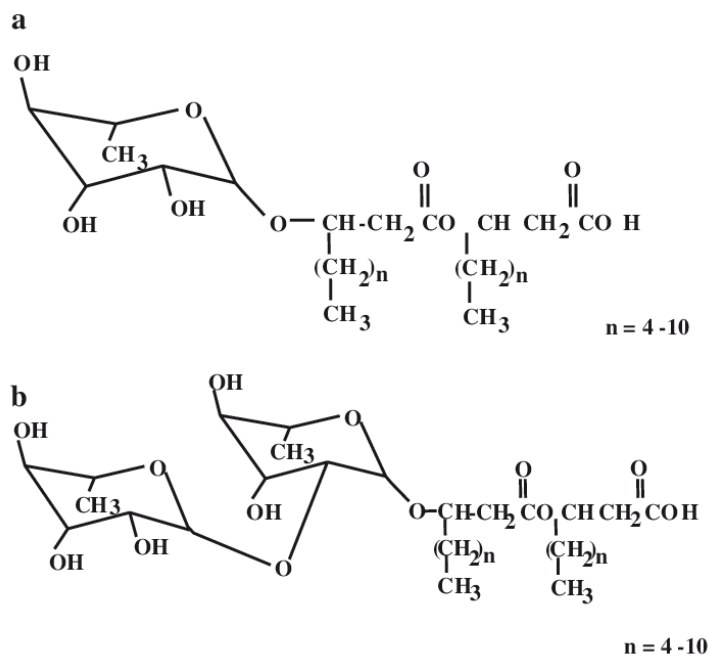


Рис. 1. Хімічна структура рамноліпідів; а - монорамноліпід; б - дирамноліпід [17]

Fig. 1. Chemical structure of rhamnolipids; a - monorhamnolipid; b - diramnolipid [17]

Софороліпіди синтезуються непатогенними видами дріжджів *Candida apicola*, *Rhodotorula bogoriensis*, *Wickerhamiella domercqiae* та *Starmerella bombicola* [65]. Вони складаються з дисахариду софорози і довголанцюгових жирних кислот (C16–C18).

Різні типи гліколіпідів, що містять трегалозу, виробляються кількома мікроорганізмами, що належать до *Mycobacterium*, *Rhodococcus*, *Arthrobacter*,



*Nocardia* та *Gordonia*. Трегалозний цукор може бути зв'язаним як з коротко-так і з довголанцюговими жирними кислотами (від C6 до C90). На рис. 3 наведена структура трегалозоліпиду, що синтезується *Rhodococcus erythropolis* [48].

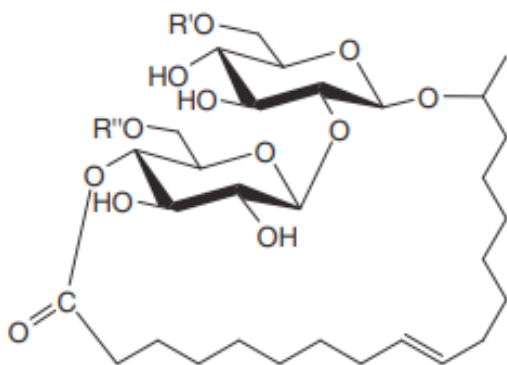


Рис. 2. Хімічна структура софороліпідів, R' і R'' – довголанцюгові жирні кислоти (C16–C18) [65]

Fig. 2. Chemical structure of sophorolipid R' і R'' – long-chain fatty acids (C16 – C18) [65]

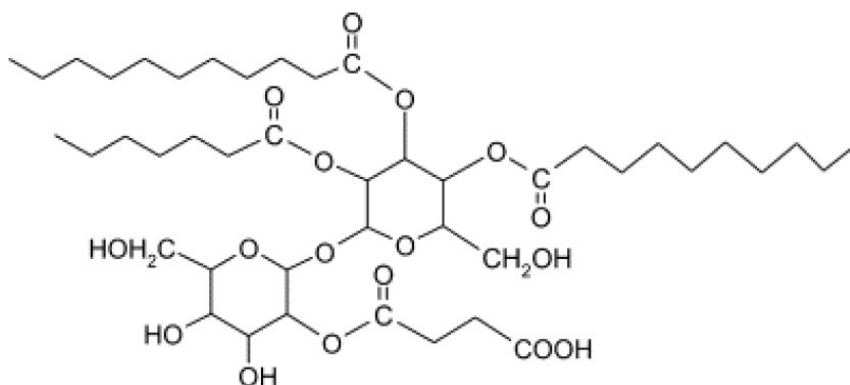


Рис. 3. Хімічна структура трегалозного ліпиду *Rhodococcus erythropolis* [48]

Fig. 3. Chemical structure of trehalose lipid *Rhodococcus erythropolis* [48]

Дріжджі *Candida antarctica* та *Pseudozyma* spp. Синтезують манозилеритрол ліпиди, в яких манопіранозил-мезо-еритритол пов'язаний з довголанцюговими жирними кислотами [3, 45].

Ліпопептидні Біо-ПАР складається з гідрофобного амінокислотного кільця довгого ланцюга жирних кислот [32,67]. Як правило, вони синтезуються представниками роду *Bacillus*. Але віскозіна, подібний до сурфактину, що синтезується *Pseudomonas fluorescens* [19].

Високомолекулярні біоемульгатори є більш складними, ніж біоповірнево-активні речовини з низькою молекулярною масою і складаються з сумішей гетерополіцукридів, ліпополіцукридів, ліпопротеїдів та білків. Подібно

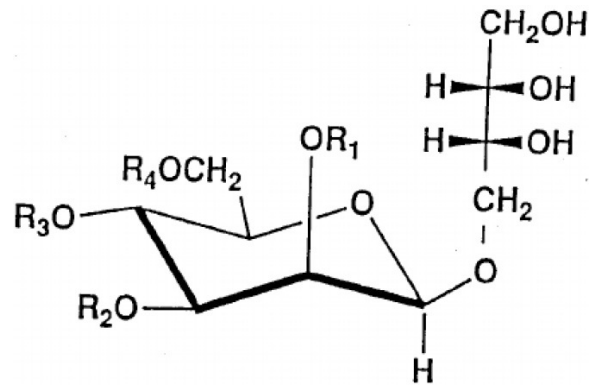


Рис. 4. Хімічна структура манозилеритрол ліпиду [3, 45]

Fig. 4. Chemical structure of mannosylerythritol lipid [3, 45]

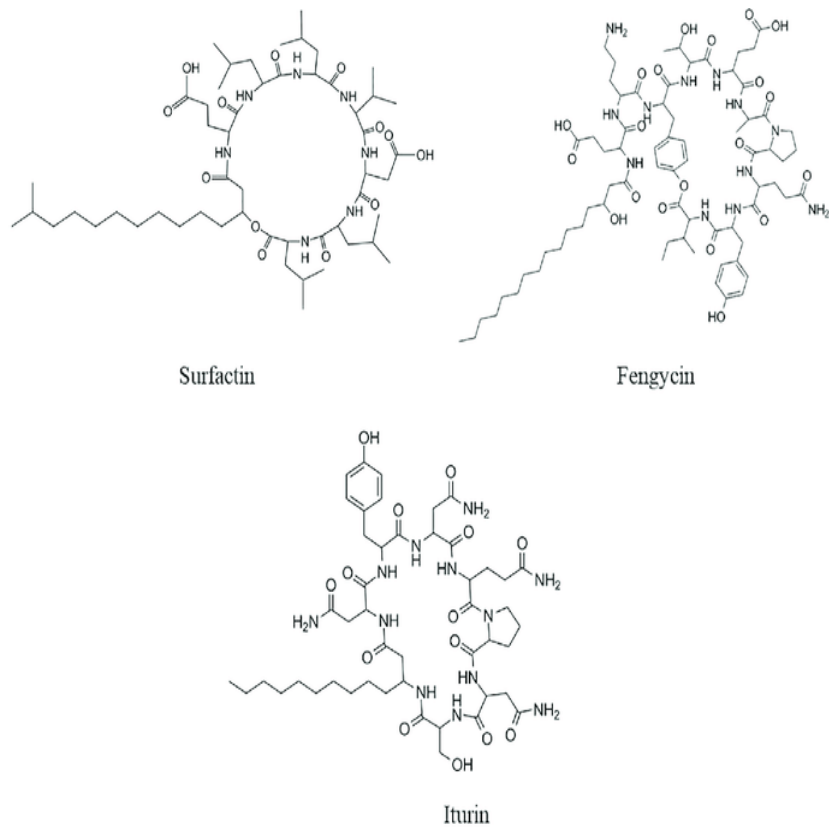


Рис. 5. Хімічні структури ліпопептидів сурфактину, ітуруну та фенгіцину, що синтезуються *Bacillus subtilis*. [32, 67]

Fig. 5. Chemical structure of lipopeptides surfactin, iturin and fengicin are synthesized by *Bacillus subtilis*. [32, 67]



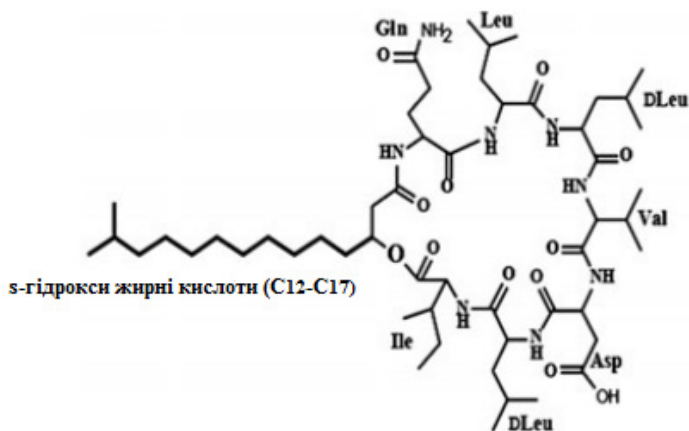


Рис. 6. Хімічна структура лихенізіну, що синтезується *Bacillus lichenformis* [18]

Fig. 6. Chemical structure of lichenysin is synthesized by *Bacillus lichenformis* [18]

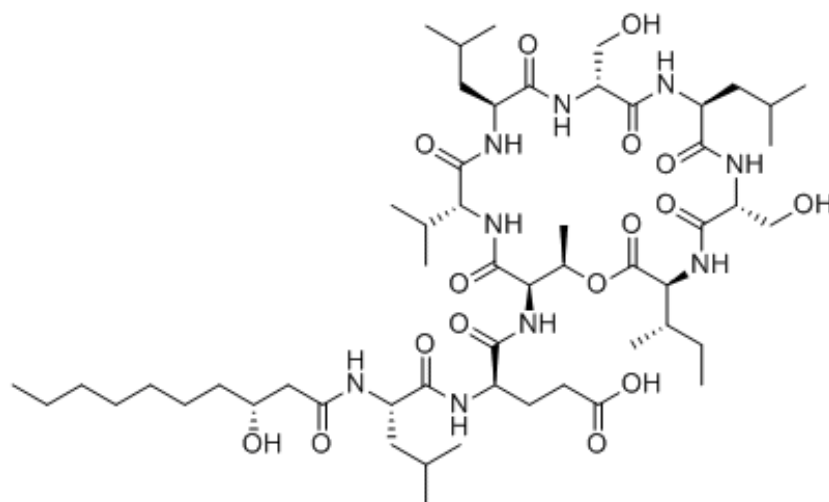


Рис. 7. Хімічна структура віскозіну *Pseudomonas fluorescens*. [19]

Fig. 7. Chemical structure of viscosine *Pseudomonas fluorescens* [19]

до низькомолекулярних біоповірхневих речовин, ці молекули або їх суміші можуть ефективно емульгувати дві рідини, що не змішуються (наприклад, олію та воду), але менш здатні знижувати поверхневий натяг. У забрудненому нафтою середовищі високомолекулярні біоемульгатори щільно зв'язуються з дисперсними вуглеводнями, запобігаючи злипанню та «розриву» крапель нафти. Цей процес відомий як стабілізація емульсії і пояснюється великою кількістю реакційноздатних груп в їх структурах [64]. Найбільш вивченими мікробними високомолекулярними біоемульгаторами є емульсан, аласан, ліпосан, сфінган та ксантанова камедь (рис. 8, 9). Емульсан є комплексом ліпогетерополицукридів (апоемульсан) та білка [64].

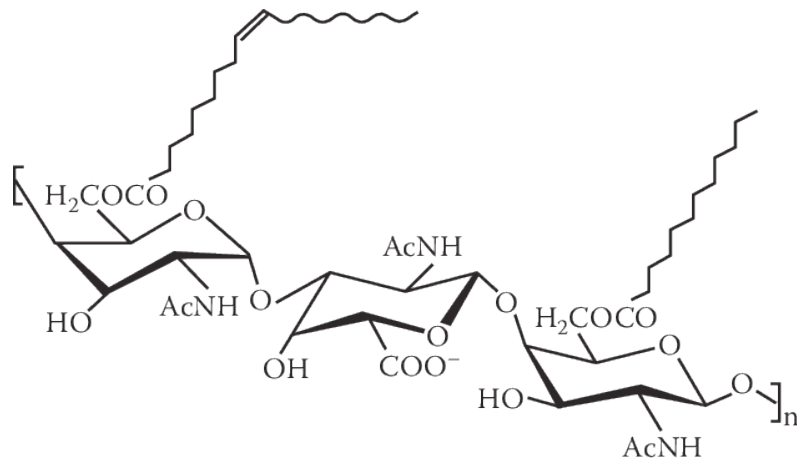


Рис. 8. Хімічна структура емульсану, що синтезується *Acinetobacter calcoaceticus* RAG-1 [64]

Fig. 8. Chemical structure of emulsan, synthesized by *Acinetobacter calcoaceticus* RAG-1 [64]

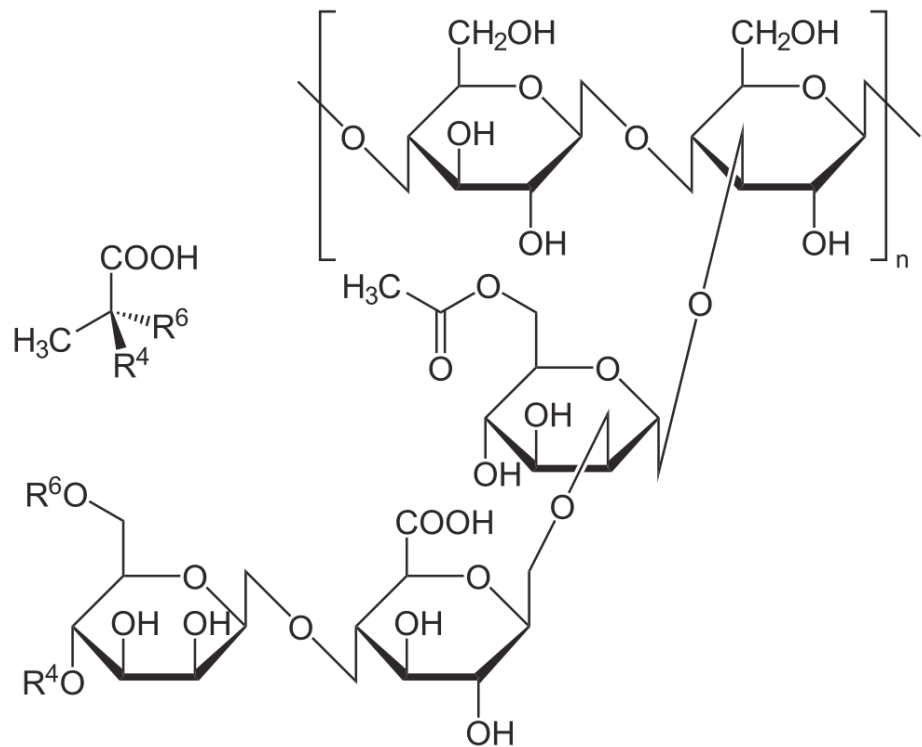


Рис. 9. Хімічна структура ксантанової камеді, що, синтезується *Xanthomonas campestris* [34]

Fig. 9. Chemical structure of xanthan gum, synthesized by *Xanthomonas campestris* [34]





Також існують похідні емульсану, зокрема, аласан, який синтезується *Acinetobacter radioresistens* КА53. За своєю структурою це комплекс аніонних поліцукридів з аланіном та білками з високою молекулярною масою [61] та ліпосан, який синтезується *Candida lipolytica*. За своєю структурою це комплекс гетерополіцукридів та білка [11].

Такий високомолекулярний біосурфактант, як ксантанова камедь містить у структурній одиниці від трьох до восьми моноцукрів. Цей Біо-ПАР синтезується грам-негативною бактерією *Xanthomonas campestris* і є гетерополіцукридом [34].

Відомий також високомолекулярний комплекс, який отримав назву сфінган. Він синтезується *Sphingomonas spp.* За своєю структурою це комплекс лінійного каркасу тетрацукриду (глюкоза-глюкуронова кислота-глюкоза-рамноза/маноза), до якого прикріплені бічні ланцюги глюкозилу, рамнозилу, манозилу або ацетилу [37].

### Морські бактерії, які виробляють Біо-ПАР

З морського середовища була виділена невелика кількість видів бактерій, що синтезують Біо-ПАР, які мають перспективи комерційного використання. Деякі види спочатку були ізольовані із наземного середовища, як у випадку з *Pseudomonas* та *Rhodococcus*, але згодом були виділені і з морського середовища [53,68].

#### PSEUDOMONAS

Представники роду *Pseudomonas*, класу *Gammaproteobacteria*, можуть колонізувати різноманітні середовища існування та виробляти різні молекули Біо-ПАР включаючи гліколіпіди (рамноліпіди) та ліпопептиди (наприклад, віскозин, амфізин, толаазин та сирингоміцин). Більшість ізольованих видів *Pseudomonas* походять з наземних середовищ існування, але представники цього роду поширені і в морському середовищі [9]. Найчастіше досліджується *P. aeruginosa*, яка синтезує багато Біо-ПАР. Вона добре росте на різних вуглеводних та неуглеводних субстратах і синтезує рамноліпіди, які можуть утворювати стійкі емульсії з різними гідрофобними речовинами.

#### BACILLUS

Члени роду *Bacillus* були переважно ізольованими з нафтових пластів або забруднених нафтою ґрунтів і є ефективними виробниками Біо-ПАР. Штам *Bacillus methylotrophicus* USTBa був виділений з нафтового пласта і добре ріс на олії у водному середовищі та синтезував Біо-ПАР гліколіпідного типу [14]. Крім того, біосурфактант був стабільним при різних значеннях рН і високої температури (до 100 °C). Емульгувальна активність Біо-ПАР ліпопептидної природи штаму *B. subtilis* A1 сягала 78% при його вирощуванні на сирій нафті як єдиному джерелі вуглецю [47].

#### ACINETOBACTER

*Acinetobacter* – рід грамнегативних гаммапротеобактерій, які є облігатними аеробами. Ці бактерії, належать до порядку *Pseudomonadales*. *Acinetobacter* повсюдно поширений рід і його представники часто зустрічаються в морському середовищі. Багато видів цього роду є відомими деградаторами вуглеводнів, які виробляють позаклітинні ЕПС [29]. *A. calcoaceticus* та





*A. radioresitensis* синтезують емульсан та аласан, відповідно [35,42]. Штами *A. calcoaceticus* та *A. oleivorans*, виділені з Північної Атлантики у канадських водах, виробляють біоемульгатори при вирощуванні на нафтових вуглеводнях як єдиному джерелі вуглецю [10]. Враховуючи те, що ці штами пристосовані до холодного морського середовища Північної Атлантики, Біо-ПАР, які вони синтезують, можуть бути ефективними за низьких температур і суворих умов півночі.

#### ANTARCTOBACTER

*Antarctobacter* – рід грамнегативних бактерій (порядок *Rhodobacterales*), які є облигатними аеробними бактеріями. Таксономічно описаний лише один вид, *Antarctobacter heliothermus*, який був виділений в Антарктиді [36]. Штам *Antarctobacter sp.* TG22 був ізольований із гіперсоланої води і встановлено, що він виробляє позаклітинний водорозчинний полімер глікопротеїнового типу (позначений TG22), який утворює стійкі емульсії з різними рослинними оліями при концентрації до 0,02% [25].

#### RHODOCOCCUS

Рід *Rhodococcus* включає різноманітні в метаболічному відношенні види, здатні знаходитися в різних місцях існування [21]. Представники роду вивчалися головним чином на предмет їх здатності розкласти вуглеводні та забруднюючі речовини. *Rhodococcus erythropolis*, *Rhodococcus aurantiacus* та *Rhodococcus ruber* є одними з найвідоміших продуцентів біосурфактантів роду. З морського ґрунту був виділений штам *Rhodococcus erythropolis* 3С-9, який продукував два види поверхнево-активних речовин за присутності н-гексадекану як єдиного джерела вуглецю [48]. Ці Біо-ПАР, як показала тонко-шарова хроматографія та мас-спектрометрія (ГХ-МС), були представлені 12 вільними жирними кислотами з довжиною ланцюга від С9 до С22; та двома гліколіпідами: гліуко- та трегалозоліпіди. Гліколіпіди містили неразголужені жирні кислоти з довжиною ланцюга від С10 до С18. За росту на водорозчинних субстратах *R. erythropolis* 3С-9 не продукував Біо-ПАР.

#### HALOMONAS

*Halomonas* всюдисущий рід *Altreromonadales*. Ці мікроорганізми зустрічаються в різноманітних місцях проживання: морські [10,29] та наземні середовища, гіперсалінні озера [49], ґрунти [4] та гарячі джерела [16]. Ці бактерії синтезують ЕПС з різними властивостями [25]. Екзополіцукрид термофільного штаму *H. nitroreducens* WB1, який був ізольований з гарячого джерела, ефективно емульгував різні рослинні олії ( $E_{24}$  68–85%) та аліфатичні вуглеводні ( $E_{24}$  56–65%). Цей ЕПС здатний також зв'язувати різні метали. Моноцукри в молекулі ЕПС штаму WB1 представлені глюкозою, манозою, галактозою і уроновою кислотою (у слідових кількостях) [16].

#### ALCANIVORAX

*Alcanivorax* – рід грам-негативних облигатно аеробних або мікроаерофільних гамапротеобактерій (порядок *Oceanospirillales*). *Alcanivorax borkumensis* синтезує низькомолекулярний аніонний гліколіпідний Біо-ПАР при вирощуванні на вуглеводнях [57]. Гліколіпід складається з глюкози, пов'язаної з тетрамерним ланцюгом жирних кислот довжиною С6-С10, і може бути позаклітинним або зв'язаним з клітиною [2]. Штам *A. borkumensis*



SK2, який був виділений з морського середовища, при вирощуванні на нафті продукував удвічі більше Біо-ПАР ніж за відсутності вуглеводнів. При використанні важких вуглеводневих фракцій, які використовувалися як єдине джерело вуглецю, синтез Біо-ПАР був найвищий (~ 70 мг/л) у порівнянні з використанням сирової нафти (50±20 мг/л). Однак очищення біоповірхневої речовини було простішим, коли культуру наносили на важку нафтову фракцію, оскільки вона постійно залишалася на поверхні, і, отже, не мала домішок субстрату. Інший вид, штам *A. dieselolei* B-5, є другим у роді, який синтезує Біо-ПАР. Хімічний аналіз Біо-ПАР показав, що за структурою це лінійні ліпопептиди [52].

#### *PSEUDOALTEROMONAS*

*Pseudoalteromonas* – рід порядку *Alteromonadales*, члени яких зазвичай зустрічаються в холодних морських водах та синтезують Біо-ПАР екзополіцукридної природи [43]. Штам *Pseudoalteromonas* sp. SM20310, виділений з арктичного морського льоду, продукував біосурфактант (вихід 567 мг/л), в якому маноза та глюкоза переважали серед вуглеводів. ЕПС також виконує захисну функцію і сприяє виживанню бактерії за високої солоності та низьких температур. Морські *Pseudoalteromonas* (виділені у Антарктиді) синтезували ЕПС, 40% моноцукридів яких складала маноза, глюкоза та галактоза [30].

#### *MARINOBACTER*

*Marinobacter* – рід із порядку *Alteromonadales*. Представники роду, такі як *M. hydrocarbonoclasticus* та *M. algicola* зазвичай виділяють із збагаченого нафтою морського середовища [26]. Хоча *Marinobacter* може використовувати вуглеводні як джерело вуглецю; у ряді досліджень показано, що вони також можуть рости і виробляти біосурфактанти на інших джерелах вуглецю, таких як глюкоза. *Marinobacter* синтезують ЕПС з високою емульгувальною активністю щодо вуглеводнів, яка перевершує комерційні синтетичні ПАР, зокрема, Tween 80 [12]. Штам *Marinobacter* sp. W1-16, ізольований з морських поверхневих вод Антарктики, виробляє ЕПС (молекулярна маса 260 кДа), синтез якого сильно залежить від цукрового субстрату та температури інкубації: оптимальні умови культивування – 2% концентрація глюкози та температура 15 °С. Однак штам був здатний синтезувати ЕПС також при 4 °С, хоча і в менших кількостях. Припускається, що екзополіцукриди мають кризахисні функції [12].

### **Екологія бактерій, які синтезують Біо-ПАР**

Бактерії, що виробляють Біо-ПАР, існують в різних природних умовах: від водних (прісних та морських вод, і підземних вод) до наземних (грунт, осад та мул). Морські середовища характеризуються широким діапазоном температур, рН та тиску, високою солоністю. Мікроорганізми, які існують у цих несприятливих умовах, за допомогою синтезу Біо-ПАР забезпечують клітинну адгезію до різних поверхонь, до потенційних джерел живлення, утримання води, концентрування поживних речовин. Оскільки у природних умовах більше 90% мікроорганізмів знаходиться у складі структурованих консорціумів або біоплівки, біосурфактанти необхідні для їх формування. Так, ЕПС виконують роль матриксу в цих утвореннях, а низькомолекулярні Біо-ПАР



підтримують 3D архітектуру біоплівки і контролюють їх життєвий цикл [44]. Середовище може мати прямий вплив на типи Біо-ПАР, що синтезують мікроорганізми. Наприклад, ЕПС морських мікроорганізмів у порівнянні з не морськими мікробними ПАР містять більші рівні уронових кислот, що надає їм поліаніонні властивості [25]. Бактерії, що пристосовані до холодних вод, у складі Біо-ПАР містять моноцукри манозу та галактозамін [43].

Морські мікроорганізми демонструють широкий спектр обмінних процесів. Продукувати Біо-ПАР можуть як аеробні, так і анаеробні бактерії [66]. У нафтових пластах знайдені мікроорганізми, які виробляють Біо-ПАР шляхом анаеробної біодеградації вуглеводнів за допомогою метаногенезу [33].

Важливими перевагами біосурфактантів, порівняно з синтетичним поверхнево-активними речовинами є низька токсичність і біодеградабельність, завдяки чому вони не чинять шкоди навколишньому середовищу. Особливу увагу слід приділити морським мікроорганізмам, так як їх переважна кількість досить не вивчена, а вони мають унікальні метаболічні та фізіологічні особливості і є важливим джерелом нових біомолекул, зокрема, протипухлинних агентів, які не синтезуються ґрунтовими і прісноводними видами [7, 22].

Біо-ПАР мають величезний потенціал прикладного застосування у численних галузях, які відносяться до різних, так званих, кольорових біотехнологій (рис. 10).

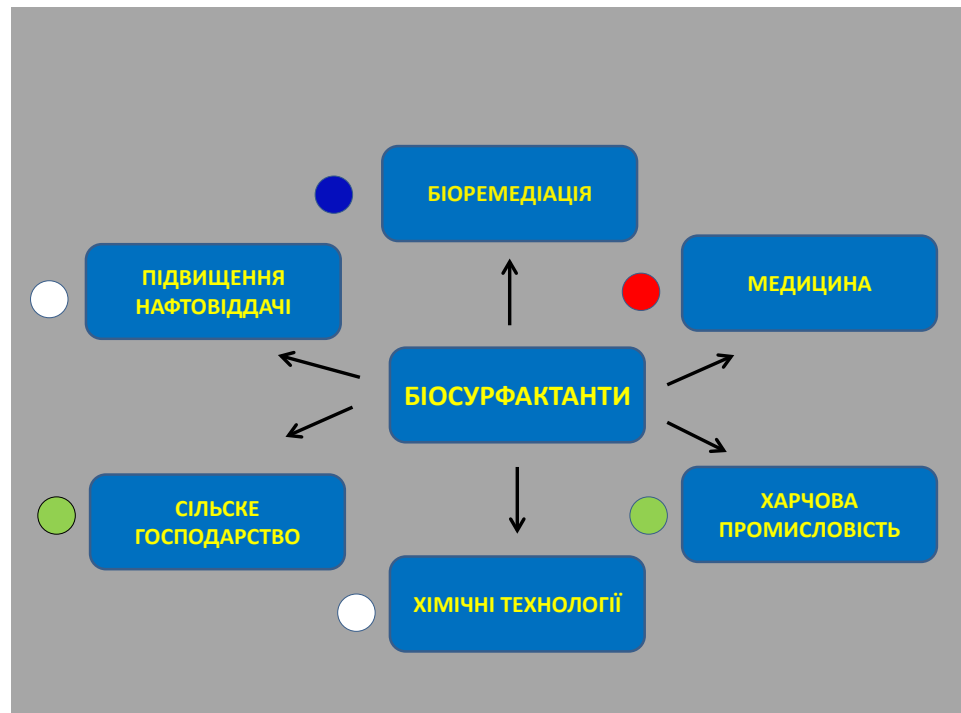


Рис. 10. Галузі використання біосурфактантів

Fig. 10. Areas of use of biosurfactants

Біосурфактанти мають широкий спектр біологічної активності, зокрема, антимікробну та протипухлинну дію, застосовуються у дерматології та косметології. Завдяки високій емульгувальній здатності вони можуть ефективно використовуватися у біоремедіації забруднених ґрунтів, підвищення нафтовіддачі. Біо-ПАВ затребувані також у харчовій і хімічній промисловостях, агровиробництві.

Більш детально прикладні аспекти застосування, в тому числі, механізми їх біологічної дії будуть розглянуті у наступних оглядах.

**Б.Н. Галкин, М.А. Финогорова, А.С. Семенец,  
Н.Б. Галкин, Т.О. Филиппова**

Одесский национальный университет имени И.И. Мечникова,  
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65082, Украина,  
тел.: +380482635761 e-mail: bgalkin@ukr.net

## **БИОСУРФАКТАНТЫ МОРСКИХ МИКРООРГАНИЗМОВ: I. СТРУКТУРА И ФУНКЦИИ**

### **Реферат**

*Морские микроорганизмы имеют уникальные метаболические, физиологические особенности и являются важным источником новых биомолекул, таких, в частности, как поверхностно-активные вещества (Био-ПАВ). Низкомолекулярные ПАВ представлены гликолипидами, фосфолипидами, жирными кислотами, липопептидами и липопротеидами, а высокомолекулярные – смесями гетерополисахаридов, липополисахаридов, липопротеидов и белков. Основными родами бактерий, которые синтезируют Био-ПАВ, являются Pseudomonas, Bacillus, Acinetobacter, Antarcticobacter, Rhodococcus, Halomonas, Alcanivorax, Pseudoalteromonas и Marinobacter. В обзоре рассматривается структура и функции Био-ПАВ, выделенных из морских микроорганизмов.*

*Ключевые слова: морские микроорганизмы, Био-ПАВ, гликолипиды, фосфолипиды, жирные кислоты, липопептиды, липопротеиды, гетерополисахариды, липополисахариды, липопротеиды*

**B.N. Galkin, M.O. Finogenova, A.S. Semenets,  
M.B. Galkin, T.O. Filipova**

Odessa National University named after I. I. Mechnikov,  
st. Dvoryanskaya, 2, Odessa, 65082, Ukraine

## **BIOSURFACTANTS FROM MARINE MICROORGANISMS: I. STRUCTURE AND FUNCTIONS**

### **Summary**

*Marine microorganisms have unique metabolic and physiological characteristics and are an important source of new biomolecules such as biosurfactants. Low molecular weight surfactants are glycolipids, phospholipids, fatty acids, lipo-*



peptides and lipoproteins, and high molecular weight surfactants are mixtures of heteropolysaccharides, lipopolysaccharides, lipoproteins and proteins. The main general of bacteria that synthesize biosurfactants are *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Acinetobacter*, *Antarctobacter*, *Rhodococcus*, *Halomonas*, *Alcanivorax*, *Pseudoalteromonas* and *Marinobacter*. This review examines the structure and function of biosurfactants isolated from marine microorganisms.

*Key words:* marine microorganisms, biosurfactants, glycolipids, phospholipids, fatty acids, lipopeptides, lipoproteins, heteropolysaccharides, lipopolysaccharides, lipoproteins

### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Abraham W.R., Meyer H., Yakimov M. Novel glycine containing glucolipids from the alkane using bacterium *Alcanivorax borkumensi* // Biochim. Biophys. Acta. – 1998. – V. 1393(1). – P. 57–62.
2. Abraham, W.-R., Yakimov, M. M., Golyshin, P. N. et al. *Alcanivorax borkumensis* gen. nov., sp. nov., a new, hydrocarbon-degrading and surfactant-producing marine bacterium // Int. J. Syst. Bacteriol. – 1998. – V. 48(2). – P. 339–348.
3. Adameczak M., Bednarski W. Influence of medium composition anderation on the synthesis of biosurfactants produced by *Candida antarctica* // Biotechnol. Lett. – 2000. – V. 22(4). – P. 313–316.
4. Amjres H., Béjar V., Quesada E. et al. Characterization of haloglycan, an exopolysaccharide produced by *Halomonas stenophila* HK30 // Int. J. Biol. Macromol. – 2015. – V. 72(1). – P. 117–124.
5. Banat I. M. Biosurfactants production and possible uses in microbial enhanced oil recovery and oil pollution remediation: a review // Bioresour. Technol. – 1995. – V. 51(1). – P. 1–12.
6. Banat I.M. The isolation of a thermophilic biosurfactant producing *Bacillus* sp // Biotechnol. Lett. – 1993. – V. 15(4). – P. 591–594.
7. Banat I.M., Makkar R.S., Cameotra S.S. Potential commercial applications of microbial surfactants // Appl. Microbiol. Biotechnol. – 2000. – V. 53(5). – P. 495–508.
8. Bhatnagar I., Kim S.K. Immense essence of excellence: Marine microbial bioactive compounds // Mar. Drugs. – 2010. – V. 8(10). – P. 2673–2701.
9. Bollinger A., Thies S., Katzke N., Jaeger K. E. The biotechnological potential of marine bacteria in the novel lineage of *Pseudomonas pertucinogena* // Microb. Biotechnol. – 2020. – V. 13(1). – P. 19–31.
10. Cai Q., Zhang B., Chen B. et al. Screening of biosurfactant producers from petroleum hydrocarbon contaminated sources in cold marine environments // Mar. Pollut. Bull. – 2014. – V. 86(1-2). – P. 402–410.
11. Campos J.M., Montenegro Stamford T.L., Sarubbo L.A., et al. Microbial biosurfactants as additives for food industries // Biotechnol. Prog. – 2013. – V. 29(5). – P. 1097–1108.
12. Caruso C., Rizzo C., Mangano S. et al. Isolation, characterization and optimization of EPSs produced by a cold-adapted *Marinobacter* isolate from Antarctic seawater // Antarctic Sci. – 2019. – V. 31(1). – P. 69–79.





13. *Carvalho C. C., Fernandes P.* Production of metabolites as bacterial responses to the marine environment // *Mar. Drugs*. – 2010. – V. 8(3). – P. 705–727.
14. *Chandankere R., Yao J., Cai M. et al.* Properties and characterization of biosurfactant in crude oil biodegradation by bacterium *Bacillus methylotrophicus* USTBa // *Fuel*. – 2014. – V. 122(1). – P. 140–148.
15. *Chen W. C., Juang R. S., Wei Y. H.* Applications of a lipopeptide biosurfactant, surfactin, produced by microorganisms // *Biochem. Eng. J.* – 2015. – V. 103(1). – P. 158–169.
16. *Chikkanna A., Ghosh D., Kishore A.* Expression and characterization of a potential exopolysaccharide from a newly isolated halophilic thermotolerant bacteria *Halomonas nitroreducens* strain WB1 // *Peer J*. – 2018. – e4684.
17. *Chong H., Li Q.* Microbial production of rhamnolipids: opportunities, challenges and strategies // *Microb. Cell Fact.* – 2017. – V. 16(1). – P. 137.
18. *Coronel-León J., Marqués A.M., Bastida J., Manresa A.* Optimizing the production of the biosurfactant lichenysin and its application in biofilm control // *J. Appl. Microbiol.* – 2016. – V. 120(1). – P. 99–111.
19. *De Bruijn I., Raaijmakers J. M.* Diversity and functional analysis of LuxR-type transcriptional regulators of cyclic lipopeptide biosynthesis in *Pseudomonas fluorescens* // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2009. – V. 75(14). – P. 4753–4761.
20. *Edwards K.R., Lepo J.E., Lewis M.A.* Toxicity comparison of biosurfactants and synthetic surfactants used in oil spill remediation to two estuarine species // *Mar. Pollut. Bull.* – 2003. – 46(10). – P. 1309–1316.
21. *Finnerty W. R.* The genus *Rhodococcus* identification and classification // *Ann. Rev. Microbiol.* – 1992. – V. 46(1). – P. 193–218.
22. *Fracchia L., Cavallo M., Martinotti M.G., Banat I.M.* Biosurfactants and bioemulsifiers biomedical and related applications: Present status and future potentials/ In *Biomedical Science, Engineering and Technology* Ghista, D.N., Ed.; InTech: Rijeka, Croatia, 2012. – P. 325–370.
23. *Funston S.J., Tsaousi K., Rudden M. et al.* Characterising rhamnolipid production in *Burkholderia thailandensis* E264, a non-pathogenic producer // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* – 2016. – V. 100. – P. 7945–7956.
24. *Gudiña E.J., Rangarajan V., Sen R., Rodrigues L.R.* Potential therapeutic applications of biosurfactants // *Trends Pharmacol. Sci.* – 2013. – V. 34(12). – P. 667–675.
25. *Gutiérrez T., Mulloy B., Black K., Green D. H.* Glycoprotein emulsifiers from two marine *Halomonas* species: Chemical and physical characterization // *J. Appl. Microbiol.* – 2007. – V. 103(5). – P. 1716–1727.
26. *Gutierrez T., Singleton D.R., Berry, D. et al.* Hydrocarbon-degrading bacteria enriched by the deepwater horizon oil spill identified by cultivation and DNA-SIP // *ISME J.* – 2013. – V. 7(11). – P. 2091–2104.
27. *Hamed S.B., Smii L., Ghram A., Maaroufi A.* Screening of potential biosurfactant-producing bacteria isolated from seawater biofilm // *Afr. J. Biotechnol.* – 2012. – V. 11(77). – P. 14153–14158.
28. *Harayama S., Kasai Y., Hara A.* Microbial communities in oil-contaminated seawater // *Curr. Opin. Biotechnol.* – 2004. – V. 15(3). – P. 205–214.



29. *Hassanshahian M., Emtiazi G., Cappello S.* Isolation and characterization of crude-oil-degrading bacteria from the Persian Gulf and the Caspian Sea // *Mar. Pollut. Bull.* – 2012. – V. 64(1). – P. 7–12.
30. *Holmström C., Kjelleberg S.* Marine *Pseudoalteromonas* species are associated with higher organisms and produce biologically active extracellular agents // *FEMS Microbiol. Ecol.* – 1999. – V. 30(4). – P. 285–293.
31. *Ibacache-Quiroga C., Ojeda J., Espinoza-Vergara G.* The hydrocarbon-degrading marine bacterium *Cobetia* sp. strain MM1IDA2H-1 produces a bio-surfactant that interferes with quorum sensing of fish pathogens by signal hijacking // *Microb. Biotechnol.* – 2013. – V. 6(4). – P. 394–405.
32. *Inès M., Dhouha G.* Lipopeptide surfactants: production, recovery and pore forming capacity // *Peptides.* – 2015. – V. 71(1). – P. 100–112.
33. *Jones D. M., Head I. M., Gray N. D. et al.* Crude-oil biodegradation via methanogenesis in subsurface petroleum reservoirs // *Nature.* – 2008. – V. 451(7175). – P. 176–180.
34. *Kang Y., Li P., Zeng X. et al.* Biosynthesis, structure and antioxidant activities of xanthan gum from *Xanthomonas campestris* with additional furfural // *Carbohydr. Polym.* – 2019. – V. 216(4). – P. 369–375.
35. *Kaplan N., Rosenberg E., Jann B., Jann K.* Structural studies of the capsular polysaccharide of *Acinetobacter calcoaceticus* BD4 // *Europ. J. Biochem.* – 1985. – V. 152(2). – P. 453–458.
36. *Labrenz M., Collins M.D., Lawson P.A. et al.* *Antarctobacter heliothermus* gen. nov., sp. nov., a budding bacterium from hypersaline and heliothermal Ekho Lak // *Int. J. Syst. Bacteriol.* – 1998. – V. 48(4). – P. 1363–1372.
37. *Li H., Jiao X., Sun Y., et al.* The preparation and characterization of a novel sphinganol WL from marine *Sphingomonas* sp. WG // *Sci. Rep.* – 2016. – V. 6(37899). – P. 1–9.
38. *Makkar R.S., Rockne K.J.* Comparison of synthetic surfactants and biosurfactants in enhancing biodegradation of polycyclic aromatic hydrocarbons // *Environ. Toxicol. Chem.* – 2003. – V. 22(10). – P. 2280–2292.
39. *Marchant R., Banat I.M.* Microbial biosurfactants: Challenges and opportunities for future exploitation // *Trends Biotechnol.* – 2012. – V. 30(11). – P. 558–565.
40. *Mulligan C.N.* Environmental applications for biosurfactants // *Environ. Pollut.* – 2005. – V. 133(2). – P. 183–198.
41. *Mulligan C.N.* Recent advances in the environmental applications of biosurfactants // *Curr. Opin. Colloid Interface Sci.* – 2009. – V. 14(5). – P. 372–378.
42. *Navon-Venezia S., Zosim Z., Gottlieb A. et al.* Alasan, a new bioemulsifier from *Acinetobacter radioresistens* // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1995. – V. 61(21). – P. 3240–3244.
43. *Nichols C.M., Lardièrre S.G., Bowman J. P. et al.* Chemical characterization of exopolysaccharides from Antarctic marine bacteria // *Microb. Ecol.* – 2005. – V. 49(4). – P. 578–589.
44. *Nicolaus B., Kambourova M., Oner E.T.* Exopolysaccharides from extremophiles: from fundamentals to biotechnology // *Environ. Technol.* – 2010. – V. 31(10). – P. 1145–1158.





45. Niu Y., Wu J., Wang W., Chen Q. Production and characterization of a new glycolipid, mannosylerythritol lipid, from waste cooking oil biotransformation by *Pseudozyma aphidis* ZJUDM34 // Food Sci. Nutrit. – 2019. – V. 7(3). – P. 937–948.
46. Nuñez R., Garateix A., Laguna A. et al. Caribbean marine biodiversity as a source of new compounds of biomedical interest and other industrial applications // Pharmacology online. – 2006. – V. 3(1). – P. 111–119.
47. Parthipan P., Preetham E., Machuca L. L. et al. Biosurfactant and degradative enzymes mediated crude oil degradation by bacterium *Bacillus subtilis* A1 // Front. Microbiol. – 2017. – V. 8(1). – P.193.
48. Peng F., Liu Z., Wang L., Shao Z. An oil-degrading bacterium: *Rhodococcus erythropolis* strain 3C-9 and its biosurfactants // J. Appl. Microbiol. – 2007. – V. 102(6). – P. 1603–1611.
49. Poli, A., Moriello, V.S., Esposito, E. et al. Exopolysaccharide production by a new *Halomonas* strain CRSS isolated from saline lake Cape Russell in Antarctica growing on complex and defined media // Biotechnol. Lett. – 2004. – V. 26(21). – P. 1635–1638.
50. Poremba K., Gunkel W., Lang S., Wagner F. Marine biosurfactants, III. Toxicity testing with marine microorganisms and comparison with synthetic detergents // Z. Naturforsch. – 1991. – V. 46. – P. 210–216.
51. Poremba K., Gunkel W., Lang S., Wagner F. Toxicity testing of synthetic and biogenic surfactants on marine microorganisms // Environ. Toxicol. Water Qual. – 1991. – V. 6(2). – P. 157–163.
52. Qiao N., Shao Z. Isolation and characterization of a novel biosurfactant produced by hydrocarbon-degrading bacterium *Alcanivorax dieselolei* B-5 // J. Appl. Microbiol. – 2010. – V. 108(4). – P. 1207–1216.
53. Ramaprasad E. V. V., Mahidhara G., Sasikala Ch., Ramana Ch. V. *Rhodococcus electrodiphilus* sp. nov., a marine electro active actinobacterium isolated from coral reef // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2018. – V. 68(8). – P. 2644–2649.
54. Ramiah N. Facets and opportunities / In Marine Microbiology Ed. National Institute of Oceanography: Goa, India, 2005. – P. 1–6.
55. Satpute S.K., Banpurkar A.G., Dhakephalkar P. K. et al. Methods for investigating biosurfactants and bioemulsifiers: a review // Crit. Rev. Biotechnol. – 2010. – V. 30(1). – P. 127–144.
56. Satpute S.K., Banat I.M., Dhakephalkar P.K. et al. Biosurfactants, bioemulsifiers and exopolysaccharides from marine microorganisms // Biotechnol. Adv. – 2010. – V. 28(4). – P. 436–450.
57. Schneiker, S., Martins dos Santos, V. et al. Genome sequence of the ubiquitous hydrocarbon-degrading marine bacterium *Alcanivorax borkumensis* // Nat. Biotechnol. – 2006. – V. 24(8). – P. 997–1004.
58. Shahaliyan F., Safahieh A., Abyar H. Evaluation of emulsification index in marine bacteria *Pseudomonas* sp. and *Bacillus* sp // Arab. J. Sci. Eng. – 2015. – V. 40(7). – P. 1849–1854.
59. Shekhar S., Sundaramanickam A, Balasubramanian T. Biosurfactant produc-



- ing microbes and their potential applications: A review // *Crit. Rev. Environ. Sci. Technol.* – 2015. – V. 45(14). – P. 1522–1554.
60. Stein J.L., Marsh T.L., Wu K.Y. et al. Characterization of uncultivated prokaryotes Isolation and analysis of a 40-kilobase-pair genome fragment from a planktonic marine archaeon // *J. Bacteriol.* – 1996. – V. 178(3). – P. 591–599.
  61. Toren A., Navon-Venezia S., Ron E. Z., Rosenberg E. Emulsifying activities of purified alasin proteins from *Acinetobacter radioresistens* KA53 // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2001. – V. 67(3). – P. 1102–1106.
  62. Tripathi L., Twigg M.S., Zompra A. et al. Biosynthesis of rhamnolipid by a *Marinobacter* species expands the paradigm of biosurfactant synthesis to a new genus of the marine microflora // *Microb. Cell Fact.* – 2019. – V. 18(1). – P. 1–12.
  63. Twigg M.S., Tripathi L., Zompra A. et al. Identification and characterisation of short chain rhamnolipid production in a previously uninvestigated, non-pathogenic marine pseudomonad // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* – 2018. – V. 102(19). – P. 8537–8549.
  64. Uzoigwe C., Burgess J.G., Ennis C.J., Rahman P.K.S.M. Bioemulsifiers are not biosurfactants and require different screening approaches // *Front. Microbiol.* – 2015. – V. 6. – P. 245.
  65. Van Bogaert I.N.A., Saerens K., De Muynck C. et al. Microbial production and application of sophorolipids // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* – 2007. – V. 76(1). – P. 23–34.
  66. Van Fossen A.L., Lewis D.L., Nichols J.D., Kelly R.M. Polysaccharide degradation and synthesis by extremely thermophilic anaerobes // *Ann. N. Y. Acad. Sci.* – 2008. – V. 1125(3). – P. 322–337.
  67. Vanittanakom N., Loeffler W., Koch U., Jung G. Fengycin—a novel antifungal lipopeptide antibiotic produced by *Bacillus subtilis* F-29-3 // *J. Antibiot.* – 1986. – V. 39(3). – P. 888–901.
  68. Xia W. J., Luo Z. B., Dong H. P., Yu L. Studies of biosurfactant for microbial enhanced oil recovery by using bacteria isolated from the formation water of a petroleum reservoir // *Pet. Sci. Technol.* – 2013. – V. 31(21). – P. 2311–2317.
  69. Yan X., Sims J., Wang B., Hamann, M.T. Marine actinomycete *Streptomyces* sp. ISP2–49E, a new source of rhamnolipid // *Biochem. Syst. Ecol.* – 2014. – V. 55. – P. 292–295.

## REFERENCES

1. Abraham WR, Meyer H, Yakimov M. Novel glycine containing glucolipids from the alkane using bacterium *Alcanivorax borkumensis*. *Biochim Biophys Acta.* 1998;1393(1):57–62.
2. Abraham W-R, Yakimov MM, Golyshin, PN et al. *Alcanivorax borkumensis* gen. nov., sp. nov., a new, hydrocarbon-degrading and surfactant-producing marine bacterium. *Int J Syst Bacteriol.* 1998;48(2):339–348.
3. Adamczak M, Bednarski W. Influence of medium composition and aeration on the synthesis of biosurfactants produced by *Candida Antarctica*. *Biotechnol Lett.* 2000;22 (4):313–316.



4. Amjres H, Béjar V, Quesada E et al. Characterization of haloglycan, an exopolysaccharide produced by *Halomonas stenophila* HK30. *Int J Biol Macromol.* 2015;72 (1):117–124.
5. Banat IM, Makkar RS, Cameotra SS. Potential commercial applications of microbial surfactants. *Appl Microbiol Biotechnol.* 2000;53(5):495–508.
6. Banat IM. Biosurfactants production and possible uses in microbial enhanced oil recovery and oil pollution remediation: a review. *Bioresour Technol.* 1995; 51(1):1–12.
7. Banat IM. The isolation of a thermophilic biosurfactant producing *Bacillus* sp. *Biotechnol Lett.* 1993;15(4):591–594.
8. Bhatnagar I, Kim SK. Immense essence of excellence: Marine microbial bioactive compounds. *Mar Drugs.* 2010;8(10):2673–2701.
9. Bollinger A, Thies S, Katzke N, Jaeger KE. The biotechnological potential of marine bacteria in the novel lineage of *Pseudomonas pertucinogena*. *Microb Biotechnol.* 2020;13(1):19–31.
10. Cai Q, Zhang B, Chen B et al. Screening of biosurfactant producers from petroleum hydrocarbon contaminated sources in cold marine environments. *Mar Pollut Bull.* 2014;86(1-2):402– 410.
11. Campos JM, Montenegro Stamford TL, Sarubbo LA et al. Microbial biosurfactants as additives for food industries. *Biotechnol Prog.* 2013;29(5):1097–1108.
12. Caruso C, Rizzo C, Mangano S et al. Isolation, characterization and optimization of EPSs produced by a cold-adapted *Marinobacter* isolate from Antarctic seawater. *Antarctic Sci.* 2019;31(1):69–79.
13. Carvalho CC, Fernandes P. Production of metabolites as bacterial responses to the marine environment. *Mar Drugs.* 2010;8(3):705–727.
14. Chandankere R, Yao J, Cai M et al. Properties and characterization of biosurfactant in crude oil biodegradation by bacterium *Bacillus methylotrophicus* USTBa. *Fuel.* 2014;122(1):140–148.
15. Chen WC, Juang RS, Wei YH. Applications of a lipopeptide biosurfactant, surfactin, produced by microorganisms. *Biochem Eng J.* 2015;103(1):158–169.
16. Chikkanna A, Ghosh D, Kishore A. Expression and characterization of a potential exopolysaccharide from a newly isolated halophilic thermotolerant bacteria *Halomonas nitroreducens* strain WB1. *Peer J.* 2018;e4684.
17. Chong H, Li Q. Microbial production of rhamnolipids: opportunities, challenges and strategies. *Microb Cell Fact.* 2017;16.(1):137.
18. Coronel-León J, Marqués AM, Bastida J, Manresa A. Optimizing the production of the biosurfactant lichenysin and its application in biofilm control. *J Appl Microbiol.* 2016;120(1):99–111.
19. De Bruijn I, Raaijmakers JM. Diversity and functional analysis of LuxR-type transcriptional regulators of cyclic lipopeptide biosynthesis in *Pseudomonas fluorescens*. *Appl Environ Microbiol.* 2009;75(14):4753–4761.
20. Edwards KR, Lepo JE, Lewis MA. Toxicity comparison of biosurfactants and synthetic surfactants used in oil spill remediation to two estuarine species. *Mar Pollut Bull.* 2003;46(10):1309–1316.



21. Finnerty WR. The genus *Rhodococcus* identification and classification. *Ann Rev Microbiol.* 1992;46 (1):193–218.
22. Fracchia L, Cavallo M, Martinotti MG, Banat IM. Biosurfactants and bio-emulsifiers biomedical and related applications: Present status and future potentials/ In *Biomedical Science, Engineering and Technology Ghista, D.N.*, Eds InTech: Rijeka, Croatia, 2012:325–370.
23. Funston SJ, Tsaousi K, Rudden M et al. Characterising rhamnolipid production in *Burkholderia thailandensis* E264, a non-pathogenic producer. *Appl Microbiol Biotechnol.* 2016;100:7945–7956.
24. Gudiña EJ, Rangarajan V, Sen R, Rodrigues LR. Potential therapeutic applications of biosurfactants. *Trends Pharmacol. Sci.* 2013;34(12):667–675.
25. Gutiérrez T, Mulloy B, Black K, Green DH. Glycoprotein emulsifiers from two marine *Halomonas* species: Chemical and physical characterization. *J Appl Microbiol.* 2007;103(5):1716–1727.
26. Gutierrez T, Singleton DR, Berry D et al. Hydrocarbon-degrading bacteria enriched by the deepwater horizon oil spill identified by cultivation and DNA-SIP. *ISME J.* 2013;7(11):2091–2104.
27. Hamed SB, Smii L, Ghram A, Maaroufi A. Screening of potential biosurfactant-producing bacteria isolated from seawater biofilm. *Afr J Biotechnol.* 2012;11(77):14153–14158.
28. Harayama S, Kasai Y, Hara A. Microbial communities in oil-contaminated seawater. *Curr Opin Biotechnol.* 2004;15(3):205–214.
29. Hassanshahian M, Emtiazi G, Cappello S. Isolation and characterization of crude-oil-degrading bacteria from the Persian Gulf and the Caspian Sea. *Mar Pollut Bull.* 2012;64 (1):7–12.
30. Holmström C, Kjelleberg S. Marine *Pseudoalteromonas* species are associated with higher organisms and produce biologically active extracellular agents. *FEMS Microbiol Ecol.* 1999;30(4):285–293.
31. Ibacache-Quiroga C, Ojeda J, Espinoza-Vergara G. The hydrocarbon-degrading marine bacterium *Cobetia* sp. strain MM1IDA2H-1 produces a biosurfactant that interferes with quorum sensing of fish pathogens by signal hijacking. *Microb Biotechnol.* 2013;6(4):394–405.
32. Inès M, Dhouha G. Lipopeptide surfactants: production, recovery and pore forming capacity. *Peptides.* 2015;71(1):100–112.
33. Jones DM, Head IM, Gray ND et al. Crude-oil biodegradation via methanogenesis in subsurface petroleum reservoirs. *Nature.* 2008;451(7175):176–180.
34. Kang Y, Li P, Zeng X et al. Biosynthesis, structure and antioxidant activities of xanthan gum from *Xanthomonas campestris* with additional furfural. *Carbohydr Polym.* 2019;216(4):369–375.
35. Kaplan N, Rosenberg E, Jann B, Jann K. Structural studies of the capsular polysaccharide of *Acinetobacter calcoaceticus* BD4. *Europ J Biochem.* 1985;152(2):453–458.
36. Labrenz M, Collins MD, Lawson PA et al. *Antarctobacter heliothermus* gen. nov., sp. nov., a budding bacterium from hypersaline and heliothermal Ekho Lak. *Int J Syst Bacteriol.* 1998;48(4):1363–1372.



37. Li H, Jiao X, Sun Y et al. The preparation and characterization of a novel sphinganol WL from marine *Sphingomonas* sp. WG. *Sci Rep.* 2016;6(37899):1–9.
38. Makkar RS, Rockne KJ. Comparison of synthetic surfactants and biosurfactants in enhancing biodegradation of polycyclic aromatic hydrocarbons. *Environ Toxicol Chem.* 2003;22(10):2280–2292.
39. Marchant R, Banat IM. Microbial biosurfactants: Challenges and opportunities for future exploitation. *Trends Biotechnol.* 2012;30(11):558–565.
40. Mulligan CN. Environmental applications for biosurfactants. *Environ Pollut.* 2005;133(2):183–198.
41. Mulligan CN. Recent advances in the environmental applications of biosurfactants. *Curr Opin Colloid Interface Sci.* 2009;14 (5):372–378.
42. Navon-Venezia S, Zosim Z, Gottlieb A et al. Alasan, a new bioemulsifier from *Acinetobacter radioresistens*. *Appl Environ Microbiol.* 1995;61(21):3240–3244.
43. Nichols CM, Lardièrè SG, Bowman JP et al. Chemical characterization of exopolysaccharides from Antarctic marine bacteria. *Microb Ecol.* 2005;49(4):578–589.
44. Nicolaus B, Kambourova M, Oner ET. Exopolysaccharides from extremophiles: from fundamentals to biotechnology *Environ Technol.* 2010;31(10):1145–1158.
45. Niu Y, Wu J, Wang W, Chen Q. Production and characterization of a new glycolipid, mannosylerythritol lipid, from waste cooking oil biotransformation by *Pseudozyma aphidis* ZJUDM34. *Food Sci Nutr.* 2019;7(3):937–948.
46. Nuñez R, Garateix A, Laguna A et al. Caribbean marine biodiversity as a source of new compounds of biomedical interest and other industrial applications. *Pharmacology online.* 2006;3(1):111–119.
47. Parthipan P, Preetham E, Machuca LL. et al. Biosurfactant and degradative enzymes mediated crude oil degradation by bacterium *Bacillus subtilis* A1. *Front Microbiol.* 2017;8(1):193.
48. Peng F, Liu Z, Wang L, Shao Z. An oil-degrading bacterium: *Rhodococcus erythropolis* strain 3C-9 and its biosurfactants. *J Appl Microbiol.* 2007;102(6):1603–1611.
49. Poli A, Moriello VS, Esposito E et al. Exopolysaccharide production by a new *Halomonas* strain CRSS isolated from saline lake Cape Russell in Antarctica growing on complex and defined media. *Biotechnol Lett.* 2004;26(21):1635–1638.
50. Poremba K, Gunkel W, Lang S, Wagner F. Marine biosurfactants, III. Toxicity testing with marine microorganisms and comparison with synthetic detergents. *Z Naturforsch.* 1991;46:210–216.
51. Poremba K, Gunkel W, Lang S, Wagner F. Toxicity testing of synthetic and biogenic surfactants on marine microorganisms. *Environ Toxicol Water Qual.* 1991;6(2):157–163.
52. Qiao N, Shao Z. Isolation and characterization of a novel biosurfactant produced by hydrocarbon-degrading bacterium *Alcanivorax dieselolei* B-5. *J Appl Microbiol.* 2010;108(4):1207–1216.
53. Ramaprasad EVV, Mahidhara G, Sasikala Ch, Ramana ChV. *Rhodococcus*





- electrodiphilus* sp. nov., a marine electro active actinobacterium isolated from coral reef. *Int J Sys. Evol Microbiol.* 2018;68(8):2644–2649.
54. Ramiah N. Facets and opportunities/ In: *Marine Microbiology* Eds National Institute of Oceanography: Goa, India, 2005:1–6.
  55. Satpute SK, Banat IM, Dhakephalkar PK et al. Biosurfactants, bioemulsifiers and exopolysaccharides from marine microorganisms. *Biotechnol Adv* 2010; 28(4):436–450.
  56. Satpute SK, Banpurkar AG, Dhakephalkar PK et al. Methods for investigating biosurfactants and bioemulsifiers: a review. *Crit Rev Biotechnol.* 2010;30(1): 127–144.
  57. Schneiker S, Martins dos Santos V et al. Genome sequence of the ubiquitous hydrocarbon-degrading marine bacterium *Alcanivorax borkumensis*. *Nat Biotechnol.* 2006;24(8):997–1004.
  58. Shahaliyan F, Safahieh A, Abyar H. Evaluation of emulsification index in marine bacteria *Pseudomonas sp.* and *Bacillus sp.* *Arab J Sci Eng.* 2015;40 (7):1849–1854.
  59. Shekhar S, Sundaramanickam A, Balasubramanian T. Biosurfactant producing microbes and their potential applications: A review. *Crit Rev Environ Sci Technol.* 2015;45(14):1522–1554.
  60. Stein JL, Marsh TL, Wu KY. et al. Characterization of uncultivated prokaryotes. Isolation and analysis of a 40-kilobase-pair genome fragment from a planktonic marine archaeon. *J Bacteriol.* 1996;178(3):591–599.
  61. Toren A, Navon-Venezia S, Ron EZ, Rosenberg E. Emulsifying activities of purified alasin proteins from *Acinetobacter radioresistens* KA53. *Appl Environ Microbiol.* 2001;67(3):1102–1106.
  62. Tripathi L, Twigg MS, Zompra A et al. Biosynthesis of rhamnolipid by a Marinobacter species expands the paradigm of biosurfactant synthesis to a new genus of the marine microflora. *Microb Cell Fact.* 2019;18(1):1–12.
  63. Twigg MS, Tripathi L, Zompra A et al. Identification and characterisation of short chain rhamnolipid production in a previously uninvestigated, non-pathogenic marine pseudomonad. *Appl Microbiol Biotechnol.* 2018;102(19):8537–8549.
  64. Uzoigwe C, Burgess JG, Ennis CJ, Rahman P. KSM. Bioemulsifiers are not biosurfactants and require different screening approaches. *Front Microbiol.* 2015;6:245.
  65. Van Bogaert INA, Saerens K, De Muynck C et al. Microbial production and application of sophorolipids. *Appl Microbiol Biotechnol.* 2007;76(1):23–34.
  66. VanFossen AL, Lewis DL, Nichols JD, Kelly RM. Polysaccharide degradation and synthesis by extremely thermophilic anaerobes. *Ann NY Acad Sci.* 2008;1125 (3):322–337.
  67. Vanittanakom N, Loeffler W, Koch U, Jung G. Fengycin-a novel antifungal lipopeptide antibiotic produced by *Bacillus subtilis* F-29-3. *J Antibiot.* 1986;39(3):888–901.
  68. Xia WJ, Luo ZB, Dong HP, Yu L. Studies of biosurfactant for microbial enhanced oil recovery by using bacteria isolated from the formation water of a petroleum reservoir. *Pet Sci Technol.* 2013;31(21):2311–2317.



69. Yan X, Sims J, Wang B, Hamann MT. Marine actinomycete *Streptomyces* sp. ISP2–49E, a new source of rhamnolipid. *Biochem Syst Ecol.* 2014;55:292–295.

Стаття надійшла до редакції 10.10.2021 р.

