

УДК 541.13.620.193.8

Л.М. Пуріш, Л.Г. Асауленко, Д.Р. Абдуліна, В.М. Васильєв, Г.О. Іутинська

Інститут мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України
вул. Академіка Заболотного, 154, Київ ДСП, Д03680, Україна

РОЛЬ ЕКЗОПОЛІМЕРНОГО КОМПЛЕКСУ КОРОЗІЙНО-АГРЕСИВНИХ БАКТЕРІЙ У ФОРМУВАННІ БІОПЛІВКИ НА ПОВЕРХНІ СТАЛІ

Проведено порівняльне дослідження складу екзополімерного комплексу (ЕПК), що синтезується сульфідогенними мікробними асоціаціями та монокультурами *Desulfovibrio sp. 10*, *Bacillus subtilis 36*, *Pseudomonas aeruginosa 27*, за різних моделей росту: біоплівка і планктон.

Встановлено, що екзополімери, які продукувались у біоплівці, мали вищий вміст глюкози та фукози, а планктонні – манози та рамнози. У складі екзополімерів, синтезованих *P. aeruginosa 27* та *B. subtilis 36* за планктонної моделі росту вміст рамнози складає 24 % від загальної кількості вуглеводів.

У складі ЕПК, що синтезували асоціативні культури, наряду з нейтральними вуглеводами, наявні глюкуронова кислота, галактозамін та глюкозамін, а в ЕПК *Desulfovibrio sp.10* виявлено лише галактозамін.

Екзополімери, виділені з біоплівки, сформованої на поверхні сталі *P. aeruginosa 27* містили у 4,6 і 1,6 разів більше гексуронових кислот та гексозамінів, відповідно, ніж екзополімери, синтезовані клітинами планктону.

Обговорюється роль домінуючих членів корозійно-агресивного мікробного угруповання у формуванні біоплівки.

Ключові слова: біоплівка, екзополімерний комплекс, моносахаридний склад, корозійно-агресивні бактерії.

В останнє десятиріччя доведено, що основною стратегією існування бактерій у навколишньому середовищі є біоплівка [12, 15].

В природних екосистемах біоплівка являє собою багатовидове мікробне угруповання, оточене екзополімерним матриксом, що є трьохвимірною структурою, пронизаною каналами, якими циркулюють поживні речовини та видаляються кінцеві продукти метаболізму [15]. Екзополімерний матрикс (ЕПМ) містить ліпідні компоненти, білки, нуклеїнові кислоти, екзополісахариди [15, 16]. Згідно з дослідженнями останніх років екзополімерний матрикс є основним чинником мікробної корозії, так як є осередком перебігу біоелектрохімічного процесу [1, 14].

Слід зазначити що, незважаючи на велику кількість робіт, присвячених дослідженню формування біоплівки, на теперішній час залишається практично невивченим питання щодо структури біоплівки, що утворюється на метали та участі її компонентів у процесі мікробної корозії. Наші попередні дослідження показали, що на сталевих зразках формується біоплівка в складі якої, наряду з сульфатвідновлювальними бактеріями, розвиваються бактерії роду *Bacillus* та *Pseudomonas*, які є сталими асоціантами сульфатредукторів [2]. Крім того, було показано, що монокультура *Desulfovibrio sp. 10* та штучно створені асоціації сульфатвідновлювальних бактерій з гетеротрофними супутниками синтезують різний за складом екзополімерний комплекс [5]. Роль окремих представників корозійно-агресивного угруповання в формуванні біоплівки на сталі не вивчалась.

Метою нашої роботи було визначити структуру екзополімерного комплексу, синтезованого моно- та асоціативними культурами корозійно-агресивного угруповання, та визначити особистий внесок його домінуючих представників у формуванні біоплівки на поверхні сталі.

Матеріали і методи. Для проведення досліджень, згідно з загальноприйнятими методами, з попередньо сформованої на сталевих зразках біоплівки були виділені в чисту культуру сульфатвідновлювальні бактерії та їх сталі асоціанти [2, 5].

В дослідженні використані культури *Desulfovibrio sp. 10*, *B. subtilis 36* та *P. aeruginosa 27*, штучно створена з цих компонентів асоціація бактерій (у співвідношенні 1:1:1) та природна сульфідогенна асоціація бактерій, виділена з феросфери, сформованої на поверхні труби діючого газогона в Карпатах.

© Л.М. Пуріш, Л.Г. Асауленко, Д.Р. Абдуліна, В.М. Васильєв, Г.О. Іутинська, 2011

Досліди проводили в колбах об'ємом 500 мл, заповнених поживним середовищем Постгейта «В» та інокульованим залежно від варіанта досліду моно- або асоціативними культурами бактерій в експоненційній фазі росту (72 год). У колби вносили зразки сталі-3, розміром 5,0 x 1,5 x 0,1 см, після чого герметично закривали гумовими пробками та культивували при температурі 28°C протягом 90 діб. Початковий титр монокультур складав 10^7 кл/мл.

Показниками розвитку бактерій були: накопичення біомаси, що визначалась за вмістом білка у клітинах за методом Лоурі, та продукування сірководню, яке визначалось методом йодометричного титрування [4].

Для одержання екзополімерів (ЕПМ), що продукували клітини біоплівки, металеві зразки виймали із колб та вмішували в фіксований об'єм 0,1М фосфатного буферу (pH 7,0). Біоплівку знімали за допомогою ультразвуку за частоти 22 кГц (30 с) двічі з інтервалом в 30 с на приладі УЗДН 2Т. Отриману суспензію зливали та центрифугували при 15 000g 20°C протягом 40 хв. Надосадову рідину діалізували проти дистильованої води протягом трьох діб. Одержані діалізати випарювали на роторному випарнику для концентрування розчину ЕПМ до об'єму 50 мл, після чого висушували в ліофільній сушарці. Осад клітин, отриманий після центрифугування, використовували для визначення білка. ЕПМ, що продукували планктонні клітини, вилучали з культуральної рідини за вказаною вище методикою. Корозійну агресивність бактерій визначали масометричним методом [1].

Моносахаридний склад ЕПМ, що продукували клітини біоплівки та планктону визначали методом газоріднинної хроматографії. Для проведення аналізу зразки попередньо обробляли відповідно до процедури [6].

Аналіз похідних нейтральних моносахаридів проводили після одержання їх повних ацетатів поліолів на газовому хроматографі 6890N з мас-спектрометричним детектором 5973 inert (Agilent Technologies). Колонка капілярна DB-225ms (J&W Scientific) 30м×0,25мм×0,25мкм. Хроматографічне розділення проводили в ізотермічному режимі при 220 °С, газ-носії гелій, швидкість потоку через колонку 1,0 мл/хв. Температура випаровувача 250 °С, режим split з поділом потоку 1:100, температура ГХ/МС інтерфейсу 280 °С. Детекція в режимі SCAN.

Визначення кислих та основних моносахаридів проводили у вигляді їх ацетилованих метилглікозидів, які аналізували на колонці HP-5MS за наступною температурною програмою: 150 °С – 5 хв, від 150 °С до 250 °С – по 3 °С за хвилину, 250 °С – 10 хв [11].

Результати та їх обговорення. Зважаючи на те, що домінуючу роль у мікробній корозії відіграють сульфатвідновлювальні бактерії [1, 14], наші дослідження були зосереджені на формуванні біоплівки природною сульфідогенною мікробною асоціацією та монокультурами *Desulfovibrio sp.* 10, *B. subtilis* 36, *P. aeruginosa* 27, сталими асоціантами угруповання.

Порівняльне дослідження показало, що як монокультури, так і штучна та природна асоціації розвивались протягом усього терміну експозиції (табл. 1), свідченням чого було накопичення білка. Виявлено, що за розвитку сульфідогенної асоціації та монокультури *Desulfovibrio sp.* 10, біоплівкові клітини синтезували майже на порядок більше білка, ніж планктонні. На нашу думку, таке явище пов'язане із здатністю сульфатвідновлювальних бактерій до хемотаксису, що могло сприяти руху бактерій із рідкого середовища у напрямку до поверхні сталі та адгезії на ній [3]. За культивування монокультур *B. subtilis* 36 та *P. aeruginosa* 27 відмічено значно менше накопичення білка, що свідчить про те, що умови окремого існування культур, попередньо виділених із сульфідогенного угруповання, не є оптимальними для їх розвитку.

Показником розвитку бактерій та їх корозійної агресивності було значне продукування сірководню. Найбільше сірководню продукували *Desulfovibrio sp.* 10 та природна сульфідогенна асоціація, що корелювало з корозійним руйнуванням сталі. Це є доказом того, що біогенний сірководень, який утворюється при відновленні Сульфуру сульфатів середовища ($S^{+6} \rightarrow S^{-2}$), може брати безпосередню участь у корозійному процесі. При взаємодії сірководню з іонами Феруму утворюється сульфід, який відіграє роль катода в даній системі, що може сприяти перебігу анодного процесу, а саме, руйнуванню металу [9, 14]. Монокультури *P. aeruginosa* 27 та *B. subtilis* 36 виявляли незначну корозійну активність. Можливо, корозійний процес за наявності цих бактерій відбувався за іншим механізмом.

Згідно з літературними даними, корозійна агресивність мікробного угруповання визначається здатністю сформованої ним біоплівки каталізувати електрохімічні процеси на поверхні металу, які призводять до його руйнування [9]. Важливим чинником корозії є екзополі-

мерний матрикс біоплівки [9, 14]. Хімічний склад екзополімерного матриксу залежить від умов, в яких формується біоплівка та видів бактерій, які його продукують [16]. Головним компонентом матриксу є екзополісахариди (ЕПС), які відіграють важливу роль у формуванні його структури [8, 16]. Значний вплив на властивості екзополімерного матриксу справляє спосіб, у який мономери екзополісахаридів з'єднуються між собою [8, 16]. Поліаніонні властивості ЕПС, які у більшості випадків визначаються карбоксильними групами, забезпечують зв'язування іонів Феруму з поверхні металу та сприяють закріпленню в біоплівці продуктів корозії. Таким чином, ЕПС підвищують ефективність взаємодії клітин із поверхнею металу, що призводить до зростання рівня корозійних пошкоджень [8]. У той же час ЕПС деяких бактерій здатні утворювати щільну плівку, яка може суттєво пригнічувати корозійний процес на поверхні сталі [1, 10]. Внесок цього явища у загальну картину корозії досі чітко не визначений, тому ми вважали за доцільне виділити з матриксу біоплівки моно- та асоціативних культур екзополімери та дослідити їх моносхаридний склад, а також порівняти його зі складом екзополімерів, синтезованих планктонними клітинами цих бактерій.

Таблиця 1

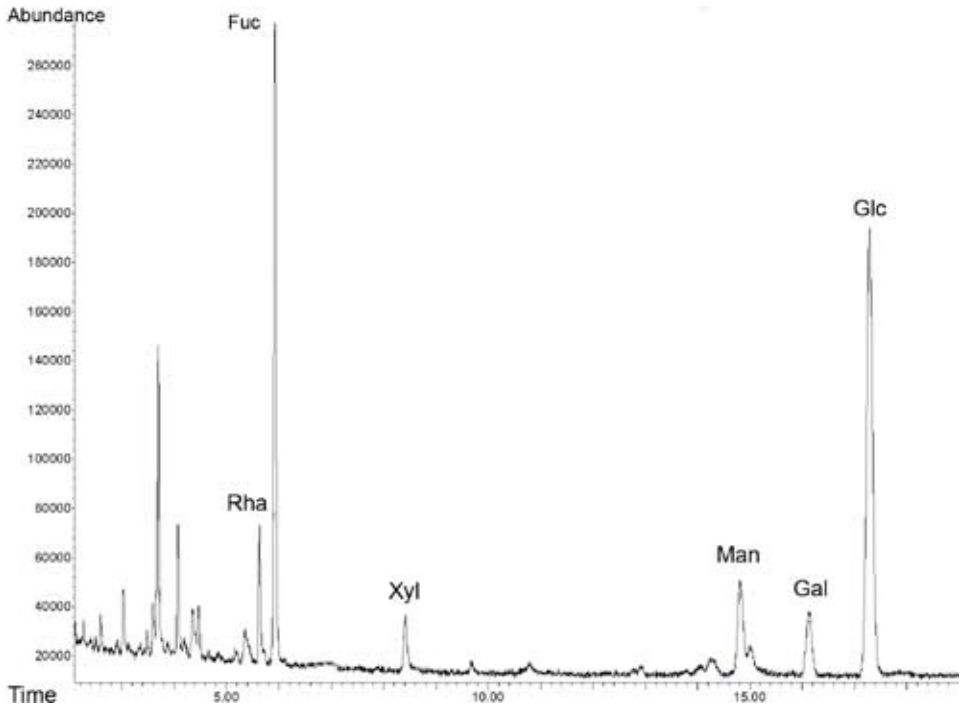
Метаболічна та корозійна активність моно- та асоціативних культур бактерій

№ варіанту	Культура бактерій	Накопичення білка, мкг/мл		Накопичення сірководню, мг/л	Швидкість корозії г×м ² ×год ⁻¹
		біоплівка	планктон		
I	<i>Desulfovibrio sp.</i> 10	230	39	291	0,307
II	<i>P. aeruginosa</i> 27	11	35	сліди	0,086
III	<i>B. subtilis</i> 36	21	42	сліди	0,072
IV	Асоціація штучна	560	46	286	0,178
V	Асоціація природна	1000	92	332,5	0,239

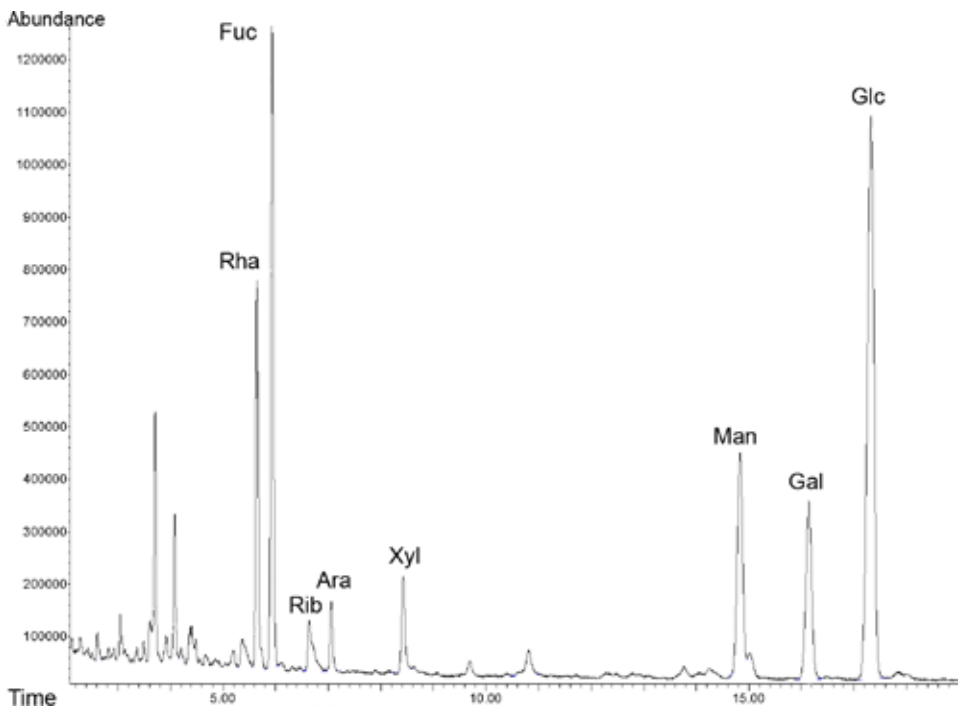
Установлено, що моносхаридний склад екзополімерного комплексу відрізнявся не тільки в різних культурах, але і в межах однієї культури за різних моделей росту (табл. 2). У складі ЕПС, синтезованих досліджуваними культурами визначені гексози (глюкоза, галактоза, маноза), 6-дезоксигексози (рамноза, фукоза), пентози (ксилоза, рибоза, арабіноза), гексуронови кислоти (галактуронова, глюкуронова), гексозаміни (глюкозамін, галактозамін). Полісахариди, синтезовані біоплівковими та планктонними клітинами досліджених культур бактерій, майже не відрізнялись за вмістом нейтральних вуглеводів. В їх складі виявлена глюкоза, галактоза, маноза, рамноза, фукоза, та ксилоза. В ЕПС біоплівки природної сульфидогенної асоціації та монокультур *P. aeruginosa* 27, *B. subtilis* 36, крім вищевказаних вуглеводів, виявлено рибозу та арабінозу. Останні синтезувались лише планктонними клітинами *Desulfovibrio sp.* 10 (рисунок). Можливо трофічні зв'язки між компонентами природної асоціації включають додаткові компоненти, невраховані за умов формування штучної асоціації.

При порівнянні складу ЕПС, синтезованих бактеріями за різних моделей росту, установлено, що біоплівкові клітини синтезували полімер в моносхаридному складі якого більше глюкози та фукози, а планктонні – манози та рамнози. Такі відмінності в складі екзополімерів, синтезованих за різних моделей росту, можуть бути пов'язані з тим, що структура матриксу біоплівки стабілізується переважно за рахунок полісахаридів, мономерами яких найчастіше є гексози, зокрема глюкоза. Крім того, такі зміни можуть виникати у зв'язку з метаболічною спрямованістю клітин біоплівки на синтез гексозовмісних полісахаридних ланцюгів, що сприяє утворенню щільного матриксу біоплівки [8, 10].

Особливої уваги заслуговує вміст в ЕПС рамнози. Як в моно-, так і в асоціативних культурах кількість рамнози, синтезованої планктонними клітинами була значно вищою. Найбільше рамнози (до 24 %) продукували *P. aeruginosa* 27, *B. subtilis* 36 за планктонної моделі росту. Вважають, що рамноза може входити до складу гліколіпідів і в такому вигляді відігравати значну роль у формуванні архітектоніки біоплівки [7]. З огляду на це можна припустити, що саме процес утворення рамноліпиду призвів до зменшення кількості рамнози в ЕПС біоплівки. Таке пояснення виявляється вірогідним, враховуючи дані дослідників щодо синтезу рамноліпідів *P. aeruginosa* [13].



a)



б)

Рис. Хромотограма моносахаридного складу екзополімерів біоплівки *Desulfovibrio sp.* 10 (а) та природної асоціації (б)

Структура біоплівки значною мірою залежить від складу бокових замісників полісахаридів, а саме уринових кислот (галактуринової, глюкуронової), а також гексозамінів (галактозаміну та глюкозаміну) [9, 16]. Тому особливу увагу ми звернули на вміст в ЕПС саме цих

мономерів. Найбільша різноманітність уронових кислот та гексозамінів виявлена в складі ЕПС *P. aeruginosa* 27, *B. subtilis* 36. Глюкуронова кислота, галактозамін та глюкозамін є також в складі ЕПС асоціативних культур. В складі ЕПС *Desulfovibrio sp.*10 виявлено лише галактозамін. Слід зауважити, що в складі ЕПС, що синтезуються біоплівковими клітинами значно вищий загальний вміст уронових кислот та гексозамінів, ніж в ЕПС планктону: так загальний вміст уронових кислот в ЕПС біоплівки *P. aeruginosa* у 4,6 рази вищий, ніж в планктоні, а гексозамінів, відповідно, у 1,6. Біоплівкові клітини *B. subtilis* та природної асоціації також продукували уронові кислоти, у той час, як в складі екзополімерів планктону вони були відсутні, що стосується ЕПС асоціацій, то в них переважали гексозаміни. Ми вважаємо, що це є доказом того, що саме уронові кислоти та гексозаміни, які за рахунок карбоксильних та аміногруп, можуть взаємодіяти з іншими складовими екзополімерів, сприяють зміцненню структури біоплівки.

При порівнянні моносахаридного складу ЕПС біоплівки монокультури *Desulfovibrio sp.* 10, *P. aeruginosa* 27 та *B. subtilis* 36 очевидно, що гетеротрофні супутники сульфатвідновлювальних бактерій продукують полісахариди, в складі яких виявлено найбільше різноманіття як нейтральних вуглеводів, так і уронових кислот та глюкозамінів (табл. 2). Тому ми припускаємо, що саме гетеротрофні асоціанти сульфатредукторів відіграють важливу роль як в адгезії, так і в формуванні архітектури біоплівки. Відомо, що в природних умовах у змішаній біоплівці присутність навіть одного виду бактерій, здатного синтезувати полісахариди, може сприяти утворенню та стабілізації біоплівки. Є дані, що екзополісахариди, утворені псевдомонадами, формують стійкі гелі, що сприяє зміцненню структури біоплівки [13].

Зважаючи на те, що архітектура будь-якої біоплівки залежить від оточуючого середовища, в якому вона розвивається, структурна складність окремої біоплівки буде неповторною, залежно від мікрооточення та мікроорганізмів, які входять до її складу. Можливо, всередині біоплівки різні субпопуляції бактерій можуть мати змішані відмінні мікросередовища, що може призводити до продукування сумішей полісахаридів. На нашу думку, взаємодіючи між собою, всі члени сульфідогенного угруповання вносять певний вклад в формування структури біоплівки і, як наслідок, стимулюють корозійний процес.

Наші дослідження формування біоплівки сульфідогенним мікробним угрупованням, є початковим етапом моделювання мікробної корозії в природних умовах.

Таблиця 2

Моносахаридний склад екзополімерів моно- та асоціативних культур

Культура бактерій	Модель росту	Моносахариди, % від загальної суми площ піків на хроматограмі											
		гексози			дезоксигексози		пентози			гексуронові кислоти		гексозаміни	
		глюкоза	галактоза	маноза	рамноза	фукоза	ксилоза	рибоза	арабіноза	галактуронова	глюкуронова	галактозамін	глюкозамін
<i>Desulfovibrio sp. 10</i>	БП	34,17	4,76	4,95	3,83	19,16	2,46	-	-	-	-	2,66	-
	ПЛ	25,19	17,41	26,99	9,76	5,92	2,31	2,90	1,24	-	-	8,40	-
<i>P.aeruginosa 27</i>	БП	33,03	9,33	11,49	7,50	17,02	2,63	0,57	0,23	3,03	4,17	9,28	10,07
	ПЛ	25,21	8,59	20,79	23,72	7,54	2,39	1,17	1,68	1,56	-	10,60	1,25
<i>B. subtilis 36</i>	БП	25,19	6,50	6,79	14,76	18,21	2,92	2,33	1,39	8,42	1,44	5,66	-
	ПЛ	17,47	17,89	30,91	24,12	8,02	2,11	1,20	-	-	-	9,59	0,09
Асоціація штучна	БП	36,40	3,47	5,89	3,21	20,39	2,15	-	-	-	7,42	3,27	-
	ПЛ	19,63	17,99	16,81	8,77	14,46	3,32	4,22	-	-	-	14,73	1,32
Асоціація природна	БП	33,41	8,79	9,51	8,20	14,56	2,62	2,20	1,67	-	-	10,40	4,79
	ПЛ	31,36	9,28	15,75	13,42	17,29	3,89	3,74	-	-	-	11,32	-

Позначення: БП – біоплівкова модель росту, ПЛ – планктонна модель росту, « - » не виявлено вуглеводів

Л.М. Пуриш, Л.Г. Асауленко, Д.Р. Абдулина, В.Н. Васильев, Г.А. Иутинская

Институт микробиологии и вирусологии им. Д.К. Заболотного НАН Украины, Киев

РОЛЬ ЭКЗОПОЛИМЕРНОГО КОМПЛЕКСА КОРОЗИОННО-АГРЕССИВНЫХ БАКТЕРИЙ В ФОРМИРОВАНИИ БИОПЛЕНКИ НА ПОВЕРХНОСТИ СТАЛИ

Р е з ю м е

Проведено сравнительное исследование состава экзополимерного комплекса (ЭПК), синтезируемого сульфидогенным микробным сообществом и монокультурами *Desulfovibrio sp. 10*, *Bacillus subtilis 36*, *Pseudomonas aeruginosa 27* при разных моделях роста: биопленка и планктон.

Установлено, что экзополимеры, продуцируемые в биопленке содержат больше глюкозы и фукозы, а в планктоне – маннозы и рамнозы. В экзополимерах, синтезируемых *B. subtilis 36*, *P. aeruginosa 27* при планктонной модели роста количество рамнозы достигало 24 % от общего количества углеводов.

В составе ЭПК, синтезируемого ассоциативными культурами, наряду с нейтральными углеводами, выявлены глюкуроновая кислота, галактозамин и глюкозамин, а в ЭПК *Desulfovibrio sp. 10* – только галактозамин.

В биопленке, сформированной на поверхности стали *P. aeruginosa 27* содержалось в 4,6 и 1,6 раз больше гексуроновых кислот и гексозаминов, соответственно, по сравнению с экзополимерами планктона.

Обсуждается роль доминантных членов коррозионно-агрессивного микробного сообщества в формировании биопленки.

Ключевые слова: биопленка, экзополимерный комплекс, моносахаридный состав, коррозионно-агрессивные бактерии.

L.M. Purish, L.G. Asaulenko, D.R. Abdulina, V.M. Vasyliev, G.O. Iutynska

*Zabolotny Institute of Microbiology and Virology,
National Academy of Sciences of Ukraine*

ROLE OF EXOPOLYMERIC SUBSTANCES OF CORROSION-AGGRESSIVE BACTERIA IN THE BIOFILM FORMATION ON THE STEEL SURFACE

S u m m a r y

It had been done the comparative study of the exopolymeric substances (EPS) synthesized by the sulfidogenic microbial community and monocultures of *Desulfovibrio sp. 10*, *Bacillus subtilis 36* and *Pseudomonas aeruginosa 27* under various growth models as biofilm and plankton was performed. It was established that biofilm-produced exopolymers contained increased amount of glucose and fucose, while planktonic ones had more amount of mannose and rhamnose. The amount of rhamnose was 24% of the total amount of carbohydrates in the planktonic-produced exopolymers synthesized by *Pseudomonas aeruginosa 27* and *Bacillus subtilis 36*.

Glucuronic acid, galactosamine and glucosamine along with neutral carbohydrates were found in the composition of EPS synthesized by associative cultures, while only galactosamine was found in EPS synthesized by *Desulfovibrio sp. 10*. The amount of hexuronic acids and hexozamines was, respectively, 4.6 and 1.6 times higher in the biofilm formed by *Pseudomonas aeruginosa 27* on the steel surface, than in the planktonic exopolymers.

It is discussed the role in the biofilm formation of dominative members of the corrosion-aggressive microbial community.

The paper is presented in Ukrainian.

К е у w o r d s: biofilm, exopolymeric substances, monosaccharide composition, corrosion-aggressive bacteria.

The authors address: Purish L.M., Zabolotny Institute of Microbiology and Virology, National Academy of Sciences of Ukraine; 154 Acad. Zabolotny St., Kyiv, MSP, D03680, Ukraine.

1. Андреев К.И., Козлова И.П., Коптсва Ж.П. та інші. Мікробна корозія підземних споруд. – Київ: Наукова думка, 2005. – 258 с.
2. Асауленко Л.Г., Абдуліна Д.Р., Пуриш Л.М. Таксономічне положення окремих представників сульфідогенного корозійно-агресивного мікробного угруповання // Мікробіол. журн. – 2010. – 72, № 4. – С. 3-10.
3. Асауленко Л.Г., Пуриш Л.М., Козлова И.П. Етапи формування біоплівки сульфатвідновлювальними бактеріями // Мікробіол. журн. – 2004. – 66, № 3. – С. 72-79.
4. Лурье Ю. Ю. Унифицированные методы анализа вод. – Москва: Химия. 1971. – 194с.
5. Пуриш Л.М., Асауленко Л.Г., Остапчук А.М. Особливості розвитку моно- й асоціативних культур сульфатвідновлювальних бактерій та утворення екзополімерного комплексу // Мікробіол. журн. – 2009. – 71, № 2. – С. 20-26.
6. Albersheim P., Nevis D.J., English P.D., Karr A. A method for analyses of sugars in plant cell-wall polysaccharides by gas-liquid chromatography // Carbohydr. Res. – 1976. – 5, N 3. – P. 340-345.
7. Battin T.J., Kaplan L.A., Newbold J.D., Cheng X., Hansen C. Effects of Current Velocity on the Nascent Architecture of Stream Microbial Biofilms // Appl. Environ. Microbiol. – 2003. – 69, N9. – P.5443-5452.
8. Beech I., Hanjagsit L., Kalaji M., Neal a., Zinkevich V. Chemical and structural characterization of exopolymers produced by *Pseudomonas sp.* NCIMB 2021 in continuous culture // Microbiology. – 1999. – 145.- P.1491-1497.
9. Beech I., Zinkevich V., Tapper R., Gubner R., Avci R. Study of interaction of sulphate-reducing bacteria exopolymers with iron using X-ray photoelectron spectroscopy and time-of-flight secondary ionisation mass spectrometry // J. Microbiol. Methods. – 1999. – 36, N 1-2. – P. 3-10.
10. Christensen, B.E. The role of extracellular polysaccharides in biofilms // J. Biotechnol. – 1987. – 10. – P. 181-202.
11. Corsaro M.M., Lanzetta R., Parrilli E., Parrilli M., Tutino M.L. Structural investigation on the lipooligosaccharide fraction of psychrophilic *Pseudoalteromonas haloplanktis* TAC 125 bacterium // Eur. J. Biochem. – 2001. – 268, N 19. – P. 5092-5097.
12. Costerton J. W., Lewandowski Z., Caldwell D. E., Korber D. R., Lappin-Scott H. M. Microbial Biofilms // Ann. Rev. Microbiol. – 1995. – 49. – P. 711-745.
13. Davey M. E., Caiazza N. C., O'Toole G. A. Rhamnolipid Surfactant Production Affects Biofilm Architecture in *Pseudomonas aeruginosa* PAO1 // J. Bacteriol. – 2003. – 185, N 3. – P. 1027-1036.
14. Hamilton W. A. Sulfate-reducing bacteria and anaerobic corrosion // Ann. Rev. Microbiol. – 1985. – 39. – P. 195-217.
15. Lewandowski Z. Structure and Function of Biofilms // Biofilms: Recent Advances in Their Study and Control/ Ed by L.V. Evans. – Harwood Academic Publishers, 2000. – P. 1-17.
16. Sutherland I. W. Biofilm exopolysaccharides: a strong and sticky framework // Microbiology. – 2001. – 147. – P. 3-9.

Отримано 11.03.2010