

УДК 579.088; 158.54

Н.Б. Голуб, В.М. Андруховець

## УМОВИ ФОРМУВАННЯ І СТРУКТУРА МІКРОБНИХ ПЛІВОК

We analyze the conditions (temperature, pH, physical and chemical features of substrates structure, a liquid growth medium, a cell surface, mass-transfer processes) which influence the optimal development of a biofilm, including an anode biofilm formed directly on the anode of a microbial fuel cell (MFC). We define that the quality and properties of the biofilm influence an extracellular polymeric matrix and the presence of quorum-sensing between members of microbial community.

### Вступ

Забруднення навколишнього середовища продуктами спалювання джерел енергії, що видобуваються з надр Землі, та різке зменшення їх запасів зумовлюють необхідність пошуку нових альтернативних технологій одержання енергії. Технології, в яких використовуються мікроорганізми та відходи різного походження як джерело їх живлення, є перспективними і набувають широкого впровадження. В праці [1] показано можливість одержання енергії в мікробному паливному елементі (МПЕ) за використання стічних вод як поживного середовища. Найбільший вихід електричної енергії було одержано у випадку формування біоплівки на аноді за використання угруповань мікроорганізмів [2]. Тому розгляд факторів, які впливають на формування біоплівки на твердій поверхні, є актуальним питанням.

### Постановка задачі

Метою дослідження є аналіз факторів, які впливають на структуру і процес формування біоплівки, а також надання рекомендацій щодо оптимальних умов утворення струмопровідних біоплівок на аноді мікробного паливного елемента.

### Загальні відомості

Біоплівка – складний (найчастіше мульти-видовий) організований шар мікроорганізмів, що характеризується генетичним різноманіттям, складними взаємодіями в межах угруповання і позаклітинною матрицею. Біоплівки існують як у природі, так і в спорудах, створених людиною. Вони виникають на межі поділу фаз: рідина–повітря; рідина–тверде тіло; тверда поверхня–газ; двох рідин, що не змішуються. Біоплівка в природних умовах складається з

багатьох видів мікроорганізмів, поєднаних матрицею з полімерів, які виділені самими мікроорганізмами. Будова її різноманітна, вона може бути пронизана порами, пустотами і ходами, а товщина може досягати кількох сантиметрів. Біоплівки можуть утворюватись в екстремальних умовах: при підвищених солоності і температурі, а також можуть утворюватись як з чистої монокультури, так і з різних видів мікроорганізмів [3, 4].

Позаклітинна матриця, що пов'язує організми, пронизана каналами, по яких циркулюють поживні речовини, продукти життєдіяльності мікроорганізмів, ферменти, метаболіти, кисень тощо. У випадку біоплівки, утвореної з різних видів організмів, усі мікроколонії мають своє мікросередовище, яке може відрізнитись рівнем рН, засвоюванням поживних речовин, концентраціями кисню тощо.

Бактерії в біоплівці взаємодіють між собою за рахунок хімічного подразнення. В біоплівці, порівняно з чистими культурами, по іншому відбуваються фізіологічні процеси, в тому числі продукування метаболітів і біологічно активних речовин. Мікроорганізми у складі біоплівки мають дещо інший фенотип, що виражається в зміні параметрів росту та продукування специфічних генів. Члени мікробного угруповання поєднуються за принципом, який виключає антагонізм, визначає їх харчові (трофічні), енергетичні та інші зв'язки між собою та навколишнім середовищем. Такий зв'язок соціальної поведінки мікроорганізмів одержав спеціальне визначення "відчуття кворуму" (quorum sensing) [5]. Відчуття кворуму – здатність деяких бактерій (можливо, й інших мікроорганізмів) спілкуватися і координувати свою поведінку за рахунок секреції речовин, що є сигналами для координації певної поведінки або взаємодії між бактеріями того ж виду або підвиду залежно від щільності їх росту. Коли концентрація сигнальних речовин, що виділя-

ються, досягає граничного значення, угруповання бактерій починає діяти як єдиний організм. До того ж сигнальні речовини для грамнегативних і грампозитивних мікроорганізмів різні [6]. Наприклад, для мікроорганізму-електрогена *Pseudomonas aeruginosa* сигнальною молекулою кворум-сенсингу є ацил-гомосерин лактон, а біоплівка, утворена цим патогеном, продукує піоціанін, який виконує функції електронного переносника, при генеруванні струму в МПЕ. Піоціаніни, вироблені однією бактерією, можуть бути використані іншими мікроорганізмами для виробництва струму в МПЕ, хоча він також виконує антибіотичну функцію [7].

Реакція мікроорганізмів на зміну умов навколишнього середовища в біоплівці істотно відрізняється від реакції кожного окремого виду в монокультури, що забезпечує її фізіологічну і функціональну стабільність. Мікроорганізми в біоплівці більш стійкі до змін параметрів навколишнього середовища [8]. При переході клітини на стадію росту в біоплівці відбуваються фенотипічні зміни за рахунок зміни експресії генів [9].

### Фактори впливу на процес формування і структуру біоплівки

На формування біоплівки впливають властивості поверхні, на якій формується біоплівка, поживне середовище, властивості поверхні клітини, матриця, гідродинаміка тощо.

**Формування біоплівки.** На рис. 1 зображено початкові стадії утворення біоплівки, формування якої починається з прикріплення вільноплавних мікроорганізмів (так званих планктонних клітин) до поверхні (рис. 1, а) [10]. Ці перші клітини спочатку прикріплюються до поверхні за рахунок слабких Ван-дер-Ваальсівських сил. Потім утворюються так звані додаткові (селективні) центри приєднання до поверхні, що організуються за рахунок поділу клітин або мікроколоній, які приєдналися першими. Перший шар мікроорганізмів полегшує приєднання інших клітин, забезпечуючи для них різні центри адгезії (локалізації). Починається утворення позаклітинної матриці, яка утримує біоплівку (рис. 1, б). Деякі види не можуть прикріплюватися до поверхні самостійно, але можуть прикріплюватися до матриці

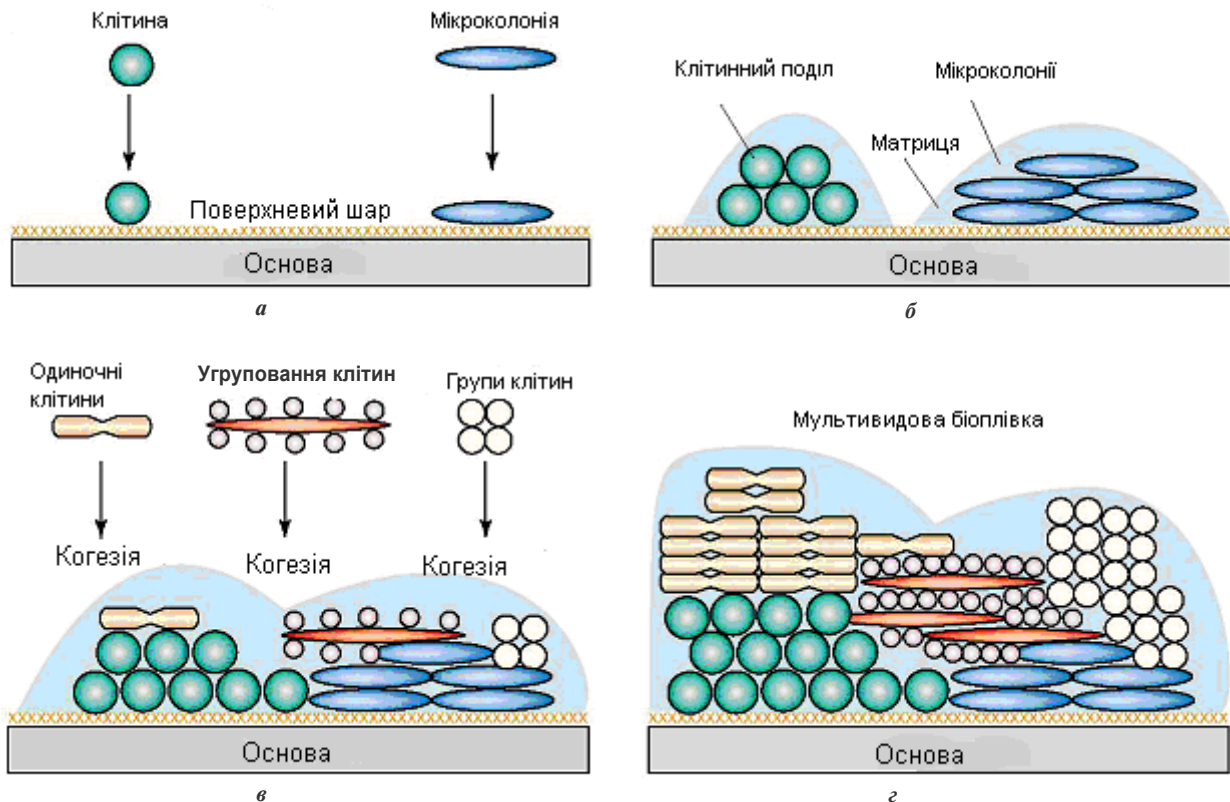


Рис. 1. Початкові етапи утворення біоплівки: а – осадження перших клітин; б – утворення центрів осадження; в – осадження наступних клітин; г – утворення зрілої мультишарової біоплівки

або безпосередньо до перших прикріплених мікроорганізмів. До того ж багато видів мікроорганізмів прикріплюються міцніше за рахунок призначених для цього позаклітинних структур, наприклад ворсинок (пілій). Процес когезії – приєднання наступних мікроорганізмів до матриці та додаткових центрів адгезії – проілюстровано на рис. 1, *а*; на рис.1, *б* зображено процес росту біоплівки за рахунок поділу клітин і зовнішнього поповнення. Зріла плівка має здатність до дисперсії, тобто відбувається розсіювання мікроорганізмів, що дає змогу біоплівці розповсюджуватись та освоювати нові поверхні [11].

**Властивості поверхні.** Встановлено, що на здатність мікроорганізмів формувати шар (приєднуватись до поверхні) впливають фізико-хімічні характеристики поверхні, а саме її гідрофобність або гідрофільність [12]. Полегшене осадження відбувається на гідрофобній поверхні. Також показано [13], що при підвищенні шорсткості поверхні швидкість утворення біоплівки, її щільність та товщина зростають.

**Властивості середовища існування.** Відомо, що поживні речовини для мікроорганізмів біоплівки містяться у розчині, тому склад поживного середовища, іонна сила, рН, температура також впливають на інтенсивність адгезії мікроорганізмів до основи [14]. В середині біоплівки має неоднорідності, і тому існують кисневий градієнт (зменшення концентрації кисню від периферії в глибину), градієнти рН і поживних речовин. Такі градієнти забезпечують фізіологічну варіабельність серед індивідуальних клітин біоплівки – в глибині клітини ростуть повільніше, ніж на периферії плівки, що призводить до фенотипічної стійкості до різкої зміни факторів навколишнього середовища.

Було показано [15] вплив температури на іммобілізацію мікроорганізмів і щільність формування біоплівки. Як зниження, так і підвищення температури вище критичних значень негативно позначаються на життєдіяльності мікроорганізмів і, відповідно, призводять до утворення більш рихлого та менш щільного шару. Зростання іонної сили розчину за рахунок додаткового внесення катіонів натрію, кальцію, калію може впливати на міцність прикріплення клітини до поверхні за рахунок зміни заряду на поверхні клітин, матриці та основи, що призводить до збільшення або зменшення електростатичного бар'єра при адгезії [16]. При зміні рН середовища відбувається зміна заряду на поверхні клітин, що може спричинити загибель

клітин або зміну їх метаболізму, що також впливає на утворення щільних структурованих плівок. На видове різноманіття плівки і її щільність впливає наявність ланцюгів живлення, коли продукти метаболізму одного виду є поживними субстратами для іншого. Також на формування і розвиток біоплівки впливає рівномірне надходження поживних речовин у кількості, достатній для розвитку та розмноження.

**Властивості мікробних клітин.** На формування біоплівки та міцність її адгезії до поверхні впливають гідрофобні властивості поверхні мікроорганізмів, наявність на ній ворсинок і джгутиків. Більшість бактерій мають негативно заряджену поверхню, в якій містяться гідрофобні зовнішні компоненти, за рахунок яких відбувається гідрофобна взаємодія з основою [17]. Наявність на поверхні полісахаридів або протеїнів, які допомагають клітинам приєднуватись до поверхні, забезпечує конкурентну перевагу у формуванні плівок для певного організму в складі асоціацій. Також на структуру плівки впливає наявність в її складі мікроорганізмів, що в процесі своєї життєдіяльності виробляють газові продукти метаболізму. Це призводить до зменшення щільності плівки та нерівномірного надходження поживних речовин.

**Позаклітинна полімерна матриця.** Біоплівки, крім мікробних клітин, містять позаклітинну полімерну матрицю. Матриця утворена з полісахаридів, які можуть бути нейтральними або поліаніонними за рахунок наявності урнових кислот, як у випадку грамнегативних бактерій. При поліаніонній будові матриці можливий зв'язок з двовалентними катіонами кальцію та магнію, що забезпечує більшу силу зв'язку в біоплівці, яка розвивається. Хімічний склад матриці може мати катіоноактивні властивості для деяких грампозитивних бактерій, наприклад стафілококів. Матриці можуть бути як гідрофільними, так і гідрофобними, також вони мають здатність до зміни своєї розчинності [18]. В більшості випадків матриці гідратовані внаслідок включення у структуру води за рахунок водневих зв'язків, що запобігає висушуванню деяких природних біоплівок. Позаклітинна матриця також сприяє антимікробному опору біоплівок, перешкоджаючи масовому транспорту ксенобіотиків через біоплівку за рахунок безпосереднього зв'язку з цими агентами [19].

**Вплив гідродинаміки.** Клітини входять до складу рідини, і швидкість їх осадження та міц-

ність взаємодії із поверхнею залежать від її гідродинамічних характеристик. Товщина гідродинамічного приграничного шару залежить від лінійної швидкості рідини: чим більша швидкість, тим тонший приграничний шар. Швидкість рідини залежить від інтенсивності перемішування і в області поза межами приграничного шару характеризується турбулентністю. В режимі ламінарного або сповільненого турбулентного потоку гідродинамічний приграничний шар істотно впливає на взаємодію основа–клітина. При дуже низьких лінійних швидкостях клітинам необхідно перетнути досить великий гідродинамічний приграничний шар, і їх приєднання до поверхні буде залежати від розмірів та рухливості самої мікробної клітини. При збільшенні лінійних швидкостей зменшується приграничний шар, що сприяє переміщенню та приєднанню клітин, але одночасно на клітини мікроорганізмів буде впливати швидкість потоку, який буде відносити їх від поверхні. При підвищенні лінійної швидкості рідини спостерігатиметься збільшення швидкості осідання клітин на поверхню основи доти, поки швидкість потоку не підвищиться настільки, що його сила буде відокремлювати від поверхні прикріплені клітини [20, 21].

У таблиці підсумовано чинники, важливі для прикріплення мікроорганізмів і розвитку біоплівки.

**Таблиця.** Фактори впливу на розвиток біоплівки

Властивості поверхні основи	Властивості середовища	Властивості клітини
Текстура або шорсткість	Швидкість потоку рідини або перемішування	Наявність поверхневих структур
Гідрофобність	pH, іонна сила розчину, наявність вільних іонів	Гідрофобність або гідрофільність поверхні клітини, наявність заряду на поверхні клітини
Наявність додаткових центрів адгезії мікроорганізмів	Наявність ксенобіотиків	Наявність клітин, що продукують газові продукти метаболізму
Хімічні властивості	Температура	Полімерна позаклітинна матриця

### Біоплівки в мікробному паливному елементі

Продуктування електричного струму в мікробних паливних елементах із одночасним очищенням стічних вод – один із найперспективніших шляхів використання таких біологічних об'єктів, як мікробні біоплівки. Формування та розвиток мікробних плівок на анодах мікробних паливних елементів вимагає дотримання параметрів, які впливають на утворення структури плівки, її приріст та продуктування мікроорганізмами електричної енергії значної густини з одиниці площі або об'єму анода. Продуктування електричного струму залежить від якісного і кількісного складу угруповання мікроорганізмів, що утворюють біоплівку, та від її структури, оскільки якість електронної передачі залежить від відстані, яку необхідно подолати електронам, щоб досягти акцептора (електрода). Відомо [22], що утворена на аноді біоплівка зі змішаних культур мікроорганізмів (*Geobacter sulfurreducens* і *Enterococcus faecium*) продукує електричний струм у 1,9 мА, а при використанні чистої культури (*Geobacter sulfurreducens*) – тільки 1,1 мА. Така різниця у величинах струму пояснюється можливістю як створення кворум-сенсингу між членами мікробного угруповання, так і передачі електронів різними способами (через нанопроводи, з використанням переносників, через поверхневі цитохроми) за наявності в біоплівці різних електротрогенів.

*Rhodospirillum rubrum*, *Shewanella putrefaciens* містять специфічні цитохроми на зовнішній поверхні цитоплазматичної мембрани [23]. В таких системах електрони переносяться мікроорганізмами на анод за допомогою мембранних десятигемових цитохромів С-типу. *Shewanella oneidensis*, *Pelotomaculum thermopropionicum* і *Methanothermobacter thermoautotrophicus* мають електропровідні пілії – так звані “нанодроги” (nanowires) діаметром 50–150 нм і довжиною кілька десятків мікрон. Нанодроги можуть поєднувати бактерії різних родів при сумісному культивуванні. В праці [24] було доведено, що багато з цих електрохімічно активних родів здатні продукувати електропровідні пілії (нанодроги), які сприяють прямому перенесенню електронів до поверхні електрода на деякій відстані від поверхні. Тобто навіть у багатошаровій біоплівці забезпечується надійний зв'язок мікроорганізмів з поверхнею електрода за рахунок нанодротів.

Значної питомої потужності в мікробному паливному елементі (МПЕ) можна досягти при збагаченні анода інокулюмом з широким спектром бактерій, таких як в стічних водах чи анаеробному активному мулі. З використанням однокамерного МПЕ було показано [24], що угруповання мікроорганізмів, збагачене чистою культурою *Geobacter sulfurreducens*, виробляє на 22 % більше електричної енергії ( $0,576 \text{ Вт/м}^2$ ) порівняно з чистою культурою *G. sulfurreducens* ( $0,461 \text{ Вт/м}^2$ ).

Також густина струму залежить від структури основи та конструкції мікробного паливного елемента [25]. Так, наприклад, *Geobacter sulfurreducens* може продукувати електричний струм густиною  $65,4 \text{ мА/м}^2$  при культивуванні у двокамерній Н-подібній комірці, в якій анодом є графітовий стержень (катод – графітовий стержень у  $50 \text{ мМ}$ -овому розчині  $\text{K}_3[\text{Fe}(\text{CN})_6]$ ). А під час культивування у двокамерній компактній комірці, в якій анодом є вуглецеві волокна (катод – вуглецеві волокна у  $50 \text{ мМ}$ -овому розчині  $\text{K}_3[\text{Fe}(\text{CN})_6]$ ), та ж сама чиста культура

продукує струм густиною  $4,6 \text{ А/м}^2$ . Різницю в отриманих значеннях можна пояснити різницею в структурі основи, на якій формується біоплівка мікроорганізму-електрогена. Використання волокон призводить до збільшення корисної поверхні електрода, на якій можуть іммобілізуватись мікроорганізми, при цьому формується більш щільна біоплівка. На густина струму впливає відстань між катодом і анодом, яка за використання протонпровідної мембрани значно зменшується.

На рис. 2 і 3 наведено фотографії біоплівок мікроорганізмів-електрогенів на різних поверхнях (ілюстративний матеріал взято з [26] і [3] відповідно), зроблені за допомогою скануючого електронного мікроскопа.

Як видно з рисунків, утворені біоплівки мікроорганізмів різняться залежно від складу культури мікроорганізмів-електрогенів і умов культивування. У випадку використання чистих культур біоплівка має більш щільну структуру, а за використання змішаної культури мікроорганізмів з активного мулу плівка менш щільна, але складається з більшої кількості різноманітних мікроорганізмів і має включення крупнодисперсних частинок (рис. 2). На рис. 3 проілюстровано зміни в структурі мікробної плівки залежно від часу культивування: плівка з часом стає менш щільною, що можна пояснити відсутністю додаткових внесень поживних речовин.

Попередня обробка графітової тканини високотемпературним газоподібним аміаком створює на поверхні електрода позитивний заряд, що призводить до більшої адсорбції мікроорганізмів. Підвищення потужності спостерігалось при обробці графітової тканини кислотою ( $1,1 \text{ Вт/м}^2$ ), високою температурою ( $1,28 \text{ Вт/м}^2$ ), кислотою і температурою одночасно ( $1,37 \text{ Вт/м}^2$ ). Сумісна обробка дає приріст потужності на 34 % порівняно з контрольним зразком ( $1,02 \text{ Вт/м}^2$ ), у той час як обробка кислотою – тільки на 25 % [27].

Постійне оновлення складу електроліту (проточна систе-

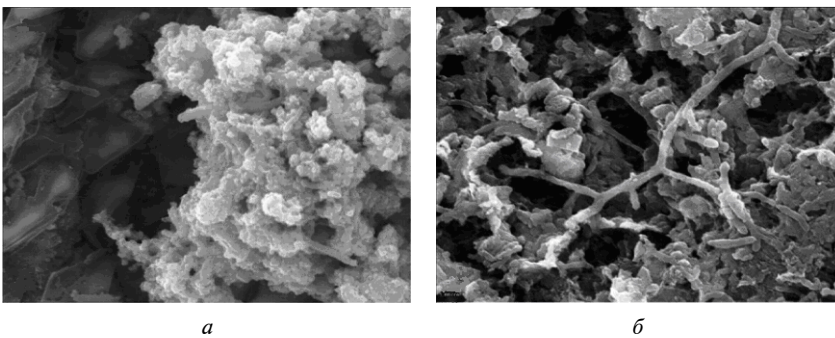


Рис. 2. Анодні біоплівки бінарної культури: а – мікроорганізмів родів *C. cellulolyticum* і *G. sulfurreducens*; б – змішаної культури з активного мулу,  $\times 5000$

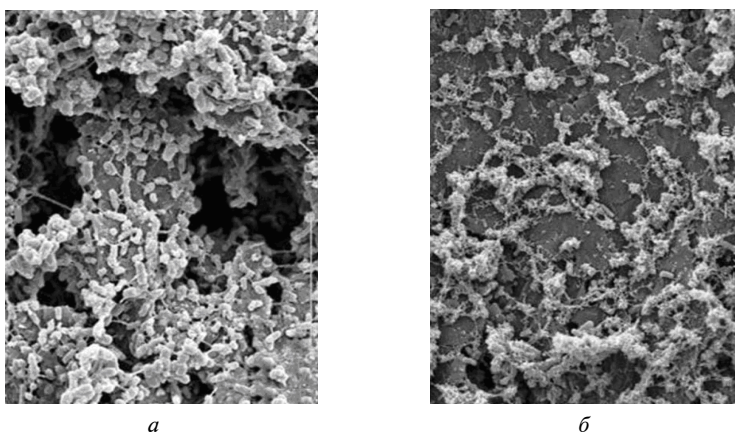


Рис. 3. Біоплівки *P. aeruginosa*, графітовий електрод. Структура біоплівки: а – після 72 год росту культури; б – після 144 год безперервного культивування,  $\times 3000$

ма) також призводить до збільшення потужності. Показано [28], що постійно оновлюваний електроліт в анодному відділенні підвищує питому потужність МПЕ від 0,811 до 1,540 Вт/м<sup>2</sup>.

Таким чином, вдосконалення анодної поверхні МПЕ є основним напрямом розвитку технології біоелектрохімічного продукування електрики.

### Висновки

На формування біоплівки в мікробному паливному елементі впливають структура та хімічний склад поверхні основи електрода. Для одержання щільних провідних біоплівок осадження мікроорганізмів потрібно проводити на жорсткій розвиненій поверхні, яку необхідно

попередньо модифікувати для утворення на ній заряду з метою підвищення адсорбції мікроорганізмів.

Для утворення рівномірної біоплівки необхідними є безперервне постачання поживними речовинами та створення оптимальних гідродинамічних умов, що досягається проведенням процесу формування біоплівки в проточному режимі.

Для збільшення потужності мікробного паливного елемента необхідно формувати біоплівку з використанням суміші як мікроорганізмів-електрогенів, так і інших видів бактерій.

У перспективі планується розробити методику формування мікробних струмопродуруючих біоплівок безпосередньо на аноді мікробних паливних елементів.

1. Liu H., Ramnarayanan R., Logan B. Production of electricity during wastewater treatment using a single chamber microbial fuel cell // *Environmental Science Technology*. – 2004. – **38**, N 7. – P. 2281–2285.
2. Read S., Dutta P., Rabaey K. Initial development and structure of biofilm on microbial fuel cell anode // *BMC Microbiology*. – 2010. – **10**, N 98. – P. 867–878.
3. Donlan R.M. Biofilm: life on surfaces // *Emerging Infectious Diseases*. – 2002. – **8**, N 9. – P. 881–890.
4. Korber D.R., Lawrence J.R., Lappin-Scott H.M., Costerton J.W. Growth of microorganisms on surfaces // *Microbial biofilms*. – Cambridge: Cambridge University Press, 1995. – P. 15–45.
5. Грузина В.Д. Коммуникативные сигналы бактерий // *Антибиотики и химиотерапия*. – 2003. – № 48 (10). – С. 32–39.
6. Greenberg E., Winans S., Fuqua C. Quorum-sensing by bacteria // *Ann. Rev. Microbiol.* – 1996. – **50**. – P. 727–751.
7. Hall-Stoodley L., Costerton J.W., Stoodley P. Bacterial biofilms: from the natural environment to infectious diseases // *Nature Reviews. Microbiology*. – 2004. – **2**, N 2. – P. 95–108.
8. Dietrich L.E., Price-Whelan A., Petersen A. The phenazine pyocyanin is a terminal signalling factor in the quorum sensing network of *Pseudomonas aeruginosa* // *Mol. Microbiology*. – 2006. – **61**. – P. 1308–1321.
9. An D., Parsek M.R. The promise and peril of transcriptional profiling in biofilm communities // *Current Opinion in Microbiology*. – 2007. – **10**, N 3. – P. 292–296.
10. Karatan E., Watnick P. Signals, regulatory networks, and materials that build and break bacterial biofilms // *Microbiology and Molecular Biology Reviews*. – 2009. – **73**, N 2. – P. 310–347.
11. Spoering A.L., Lewis K. Biofilms and planktonic cells of *Pseudomonas aeruginosa* have similar resistance to killing by antimicrobials // *J. of Bacteriology*. – 2001. – **183**, N 23. – P. 6746–6751.
12. Pringle J.H., Fletcher M. Influence of substratum wettability on attachment of freshwater bacteria to solid surfaces // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1983. – N 45. – P. 811–817.
13. Bendinger B., Rijnaarts H., Altendorf K., Zehnder A. Physicochemical cell surface and adhesive properties of coryneform bacteria related to the presence and chain length of mycolic acids // *Ibid.* – 1993. – N 59. – P. 3973–3977.
14. Loeb G.I., Neihof R.A. Marine conditioning films // *Advances in Chemistry*. – 1975. – **145**. – P. 319–335.
15. Fera P., Siebel M.A., Characklis W.G., Prieur D. Seasonal variations in bacterial colonization of stainless steel, aluminum, and polycarbonate surfaces in a seawater flow system // *Biofouling*. – 1989. – **1**. – P. 251–261.
16. Fletcher M. The applications of interference reflection microscopy to the study of bacterial adhesion to solid surfaces // *Biodeterioration. Elsevier Applied Science*. – 1988. – P. 31–35.
17. Rosenberg M., Kjelleberg S. Hydrophobic interactions in bacterial adhesion // *Advances in Microbial Ecology*. – 1986. – **9**. – P. 3353–3393.
18. Sutherland I.W. Biofilm exopolysaccharides: a strong and sticky framework // *Microbiology*. – 2001. – N 47. – P. 3–9.
19. Donlan R.M. Role of biofilms in antimicrobial resistance // *ASAIO Journal*. – 2000. – **46**. – P. 47–52.
20. Rijnaarts H.H., Norde W., Brouwer E.J., Lyklema J. Bacterial adhesion under static and dynamic conditions // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1993. – N 59. – P. 3255–3265.
21. Zheng D., Taylor G.A., Gyananath G. Influence of laminar flow velocity and nutrient concentration on attachment of



- marine bacterioplankton // *Biofouling*. – 1994. – **8**. – P. 107–120.
22. *Read S.T., Dutta P., Bond Ph.L. et al.* Initial development and structure of biofilms on microbial fuel cell anodes // *BMC Microbiology*. – 2010. – **10**, N 98. – P. 457–468.
23. *Roller S.D., Bennetto H.P., Delaney G.M. et al.* Electron-transfer coupling in microbial fuel cells // *Chem. Technol. Biotechnol.* – 1984. – N 34. – P. 13–27.
24. *Reguera G., McCarthy K.D., Mehta T. et al.* Extracellular electron transfer via microbial nanowires // *Nature*. – 2005. – **435**. – P. 1098–1101.
25. *Nevin K.P., Richter H., Covalla F., Johnson J.P.* Power output and coulombic efficiencies from biofilms of *Geobacter sulfurreducens* comparable to mixed community microbial fuel cells // *Environ. Microbiology*. – 2008. – **10**, N 10. – P. 2505–2514.
26. *Gren Zh., Ward T., Regan J.* Electricity production from cellulose in a microbial fuel cell using a defined binary culture // *Environ. Sci. Technol.* – 2007. – **41**. – P. 4781–4786.
27. *Logan B.E.* Exoelectrogenic bacteria that power microbial fuel cells // *Nature Reviews. Microbiology*. – 2009. – **7**. – P. 375–381.
28. *Bretschger O., Obraztsova A., Sturm C.A. et al.* Current production and metal oxide reduction by *Shewanella oneidensis* MR-1 wild type and mutants // *Appl. Environ. Microbiology*. – 2007. – **73**, N 21. – P. 7003–7012.

Рекомендована Радою  
факультету біотехнології і біотехніки  
НТУУ "КПІ"

Надійшла до редакції  
10 березня 2011 року