

УДК 543.068.8:615.077

В.В. Рогожин, Ю.В. Рогожин
V.V. Rogozhin, Yu.V. Rogozhin

ВЛИЯНИЕ НИЗКИХ ПОЛОЖИТЕЛЬНЫХ ТЕМПЕРАТУР НА ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ И ПРОДУКТИВНОСТЬ *MEDUSOMYCES GISEVII*

INFLUENCE OF LOW POSITIVE TEMPERATURES ON THE VIABILITY AND PRODUCTIVITY OF *MEDUSOMYCES GISEVII*

Ключевые слова: *Medusomyces gisevii*, quorum sensing, культуральные среды, симбиотические сообщества, мезоглея, микроорганизмы, электропроводимость, кислотность среды, температура.

Keywords: *Medusomyces gisevii*, quorum sensing, culture media, symbiotic communities, mesogloea, microorganisms, electrical conductivity, medium acidity, temperature.

Изучена продуктивность *Medusomyces gisevii* в экстрактах черного чая и кофе после пребывания симбионта при 8°C в течение 0-240 сут. Показано, что микроорганизмы симбионта в экстракте черного чая при 8°C преимущественно находятся в состоянии вынужденного покоя, сохраняя жизнеспособность, но при их культивировании в благоприятных условиях на кривых продуктивности симбионтов проявлялись лаг-периоды, протяженность которых зависела от времени нахождения симбионта при низкой температуре. В культуральной жидкости с экстрактом кофе при 8°C *Medusomyces gisevii* в первые 30 сут. симбионты находились в состоянии покоя, а затем, несмотря на низкую температуру среды, частично восстанавливали свою продуктивность. После снятия действия низкотемпературного фактора во всех исследуемых образцах наблюдалось восстановление продуктивности симбионтов.

The productivity of *Medusomyces gisevii* in black tea and coffee extracts was studied after the symbiont stayed at 8°C for 0-240 days. It is shown that the symbiont microorganisms in black tea extract at 8°C are predominantly in a state of induced dormancy while maintaining viability, but when cultivated under favorable conditions, lag periods appeared in favorable symbiont productivity curves, the length of which depended on the time of the symbiont stay at low temperature. In the culture liquid with coffee extract at 8°C, *Medusomyces gisevii* during the first 30 days the symbionts were in dormancy, and then, despite the low temperature of the medium, they partially restored their productivity. After the removal of the action of the low-temperature factor, the restoration of the productivity of symbionts was observed in all the samples studied.

Рогожин Василий Васильевич, д.б.н., проф., Якутская государственная сельскохозяйственная академия. E-mail: vrogozhin@mail.ru.

Рогожин Юрий Васильевич, ст. преп., Якутская государственная сельскохозяйственная академия. E-mail: vrogozhin@mail.ru.

Rogozhin Vasily Vasilyevich, Dr. Bio. Sci., Prof., Yakutsk State Agricultural Academy. E-mail: vrogozhin@mail.ru.

Rogozhin Yuriy Vasilyevich, Asst. Prof., Yakutsk State Agricultural Academy. E-mail: vrogozhin@mail.ru.

Введение

Medusomyces gisevii J. Lindau представляет собой симбиотическое сообщество микроорганизмов, в составе которого несколько видов уксуснокислых бактерий и дрожжей [1]. В симбиотическом сообществе протекают взаимосвязанные и

взаимозависимые ферментативные процессы. Микроорганизмы симбионта могут локализоваться в структуре бактериальной целлюлозы (БЦ) или находиться в культуральной жидкости [2-4]. Синтез БЦ осуществляется уксуснокислыми бактериями, которые для ее синтеза используют молекулы глюкозы питательной среды.

Для функционирования симбионта *Medusomyces gisevii* необходимы следующие условия:

1) наличие определенного питательного субстрата в культуральной жидкости при его оптимальной концентрации, что способствует осуществлению последовательной метаболизации субстрата микроорганизмами симбионта и использованию его для синтеза бактериальной целлюлозы;

2) в среде культивирования симбионта должны присутствовать компоненты экстрактов чаев и кофе, выполняющие преимущественно регуляторную роль;

3) сохранение высокой продуктивности симбионта зависит от содержания инокулята в питательной среде;

4) pH среды должна быть нейтральной или слабокислой, так как высокие концентрации уксусной кислоты в культуральной среде ингибируют активность ферментативных систем микроорганизмов;

5) активная деятельность симбионта обычно протекает при оптимальной температуре 25-28°C культуральной жидкости.

Основными питательными субстратами *Medusomyces gisevii* служат в основном глюкоза, фруктоза и другие моносахариды, которые первично расщепляются дрожжами до этилового спирта. Последний используется уксуснокислыми бактериями и окисляется до уксусной кислоты, накопление которой в культуральной жидкости обуславливает понижение pH и возрастание электропроводимости среды [5].

Особенностью существования симбионта является способность переносить действие физических факторов среды, в частности, низкой положительной температуры (НПТ). Культивирование *Medusomyces gisevii* при НПТ обычно проявляется в угнетении деятельности микроорганизмов симбионта. Это обусловлено тем, что при низких положительных температурах понижается активность ферментативных систем микроорганизмов, и за счет этого понижается их деятельность, но обычно сохраняется жизнеспособность симбионта [6].

Выживаемость и возможности быстрого восстановления численности популяции бактерий симбионта зависят от наличия в составе сообщества жизнеспособных, но мало активных форм микроорганизмов – персистеров (persister's cell) [7-9]. Последние при комнатных температурах (23-25°C) представляют собой небольшую группу

клеток симбиотического сообщества (1-10%), находящихся во время культивирования в пассивном состоянии, которую в данных условиях можно охарактеризовать как защитно-приспособительную жизненную форму, временно находящуюся в состоянии анабиоза. Однако при низких температурах происходит естественное подавление систем активной жизнедеятельности симбионта, что проявляется в возрастании в культуральной жидкости количества микроорганизмов, переходящих в состояние вынужденного покоя, количественный показатель которых и будет определять возможности восстановления продуктивности *Medusomyces gisevii*.

Целью исследований – изучить влияние низких положительных температур на жизнеспособность микроорганизмов симбионта *Medusomyces gisevii* и установить возможность восстановления их деятельности после устранения действия низкотемпературного фактора.

Материалы и методы исследований

Исследования по определению электропроводимости (W) были выполнены на кондуктометре COM-100, фирмы HM Digital (Южная Корея). pH растворов измеряли на pH-метре OP-211/1 (Венгрия), а массу биопленок – на весах фирмы Ohaus Corporation (США).

В экспериментах использовалась искусственная питательная среда объемом 0,25 л, с содержанием 20% инокулята. В качестве углевода в среду культивирования микроорганизмов добавляли сахар (50 г/л), а также экстракты черного чая (2 г/л) или кофе (2 г/л). Все экстракты были приготовлены на дистиллированной воде. Значения pH и W исходных растворов питательных сред и инокулятов показаны в таблице 1. Для калибровки кондуктометра использовали растворы KCl. В измерениях электропроводимости растворов применяли величины ppm (мг/л).

Таблица 1
Величины pH и электропроводимости (W) исходных растворов и инокулятов

Компонент среды	Исходные растворы		Инокуляты	
	pH	W	pH	W
Черный чай	5,11	56	2,34	532
Кофе	5,06	101	2,39	548

В качестве инокулятов использовались симбиотические культуры *Medusomyces gisevii*, выращенные на сахаре в соответствующем экстрак-

те. Все пробы помещали в холодильник и содержали при 8°C в течение 240 сут. Пробы для анализа извлекали из холодильника через каждые 30 сут. затем культивировали при 23-25°C в течение 30 сут., определяя величины рН и электропроводности. По окончании исследований с поверхности культуральной жидкости извлекали зооглею. Массу влажных зооглей устанавливали путем взвешивания, после удаления с их поверхностей избытка влаги. Массу сухих зооглей определяли после высушивания влажных зооглей до постоянной массы в течение 3-4 сут. при комнатной температуре.

Все биологические эксперименты были выполнены в четырех аналитических повторностях. Статистическую обработку результатов осуществляли с помощью программы «Statistica».

Результаты и их обсуждение

Действие низких температур на биологические системы всегда сопровождается угнетением их метаболизма, которое обычно прекращается после снятия действия физического фактора. При этом непродолжительное действие низкотемпературного фактора на живые организмы обычно проявляется в дальнейшем в более высокой, чем в нормальных условиях, их метаболической и функциональной активности. Тогда как длительное действие низких положительных температур для некоторых живых организмов может завершиться их гибелью. Особенно опасны для живых организмов температуры ниже 4°C. Поэтому мы изучили действие критической низкой температуры (8°C) на жизнеспособность и продуктивность симбионта *Medusomyces gisevii* и исследовали его продуктивность после прекращения действия данной низкой положительной температуры. Культивирование симбионта проводили в экстрактах черного чая (рис. 1-4) и кофе (рис. 5-8), которые содержат биологически активные вещества, влияющие на жизнеспособность и продуктивность *Medusomyces gisevii*. В качестве критериев оценки продуктивности симбионта были выбраны показатели, характеризующие изменения ионного состава среды, в частности, величины рН и электропроводности, которые способны объективно отражать процессы, протекающие в культуральной жидкости. Кроме того, эти показатели в данных исследованиях взаимно дополняют друг друга, характеризуя как процесс генерации протонов в культуральной жидкости, так и насыщения питательной среды заряженными ионами. Поэтому во

время культивирования симбиота происходит закисление среды, которое сопровождается понижением рН, а накопление ионов способствует возрастанию электропроводности культуральной жидкости. Используя метод корреляционного анализа, ранее нами было установлено, что между величинами рН и электропроводности существует обратная (отрицательная) связь, свидетельствующая о том, что в культуральной среде в результате деятельности микроорганизмов *Medusomyces gisevii* преимущественно накапливаются карбоновые кислоты, концентрация которых проявляется в понижении рН и возрастании величин электропроводности [5].

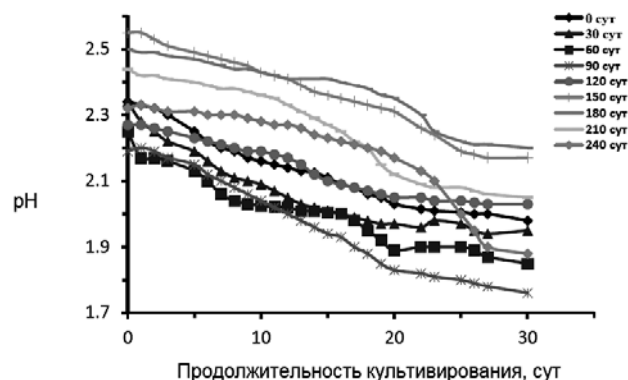


Рис. 1. Динамика рН культуральной жидкости *Medusomyces gisevii* экстракта черного чая от времени культивирования симбионта при 23-25°C, после его пребывания при 8°C в течение 0-240 сут.

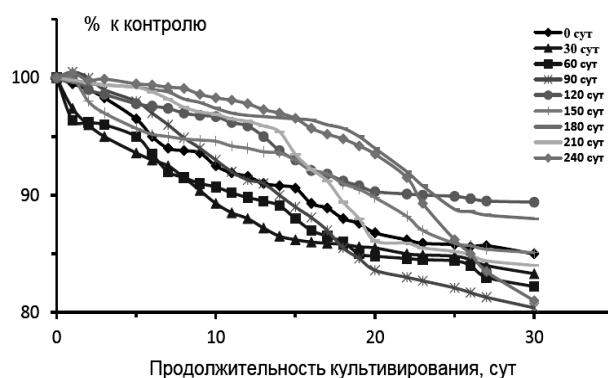


Рис. 2. Динамика процента к контролю величин рН культуральной жидкости *Medusomyces gisevii* экстракта черного чая от времени культивирования симбионта при 23-25°C, после его пребывания при 8°C в течение 0-240 сут.

Из рисунков 1 и 3 видно, что при культивировании *Medusomyces gisevii* в экстрактах черного чая при 23-25°C наблюдается индивидуальное проявление продуктивности симбионта после продолжительного действия низкой температуры,

зависящее от времени нахождения симбионта при 8°C. Динамика кривых продуктивности симбионта имеет периоды, характеризующие состояние покоя и активной деятельности *Medusomyces gisevii*.

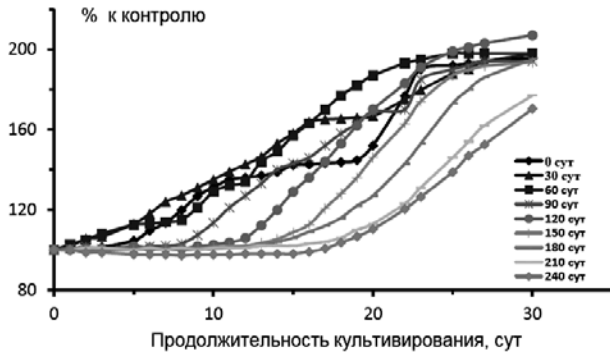


Рис. 3. Динамика электропроводимости культуральной жидкости *Medusomyces gisevii* экстракта черного чая от времени культивирования симбионта при 23-25°C, после его пребывания при 8°C в течение 0-240 сут.

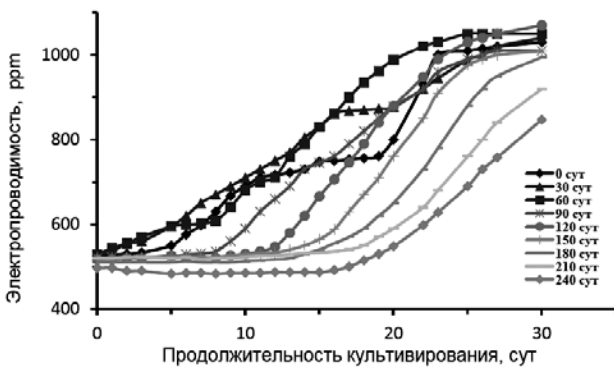


Рис. 4. Динамика процента к контролю величин электропроводимости культуральной жидкости *Medusomyces gisevii* экстракта черного чая от времени культивирования симбионта при 23-25°C, после его пребывания при 8°C в течение 0-240 сут.

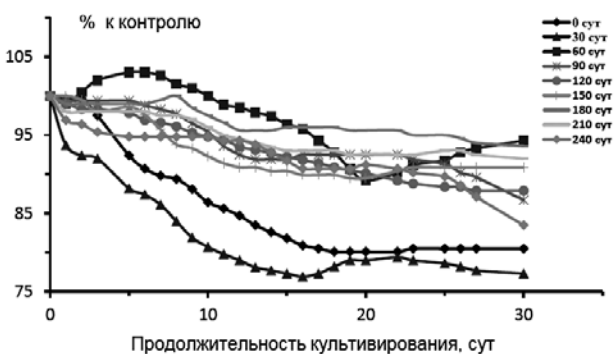


Рис. 5. Динамика pH культуральной жидкости *Medusomyces gisevii* экстракта кофе от времени культивирования симбионта при 23-25°C, после его пребывания при 8°C в течение 0-240 сут.

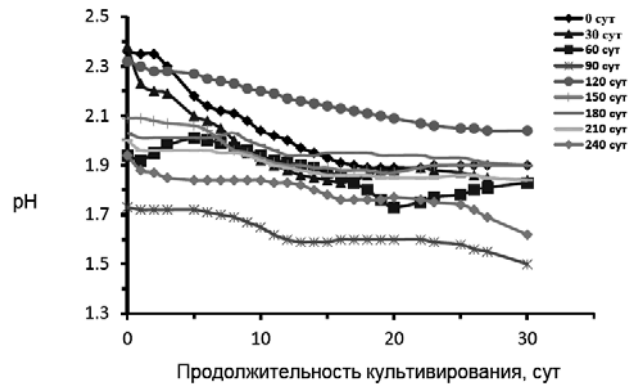


Рис. 6. Динамика процента к контролю величин pH культуральной жидкости *Medusomyces gisevii* экстракта кофе от времени культивирования симбионта при 23-25°C, после его пребывания при 8°C в течение 0-240 сут.

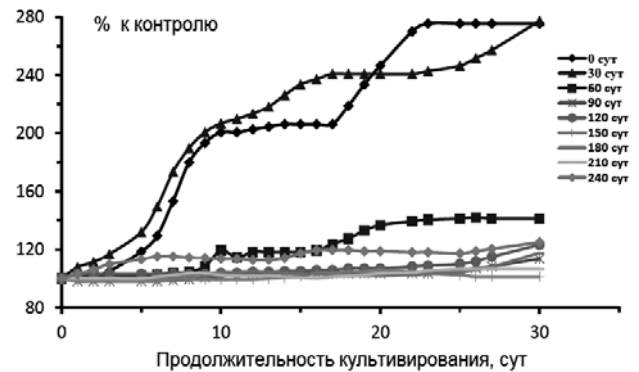


Рис. 7. Динамика электропроводимости культуральной жидкости *Medusomyces gisevii* экстракта кофе от времени культивирования симбионта при 23-25°C, после его пребывания при 8°C в течение 0-240 сут.

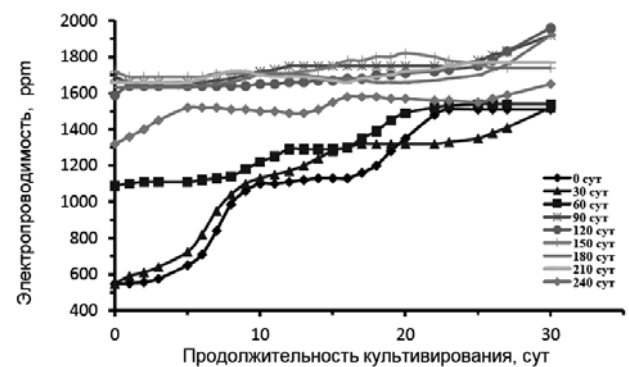


Рис. 8. Динамика процента к контролю величин электропроводимости культуральной жидкости *Medusomyces gisevii* экстракта кофе от времени культивирования симбионта при 23-25°C, после его пребывания при 8°C в течение 0-240 сут.

Пребывание симбионта в течение 30-60 сут. при 8°C способствует в дальнейшем активизации метаболических процессов, что особенно проявлялось после 60 сут. культивирования (рис. 1, 3).

Однако уже после 90 сут. культивирования при 8°C в динамике кривых *Medusomyces gisevii* отмечается лаг-период, который обусловлен низкой активностью метаболических систем симбионта при 23-25°C. Продолжительность лаг-периода зависит от продолжительности культивирования симбионта при 8°C. Так, при культивировании в течение 90 сут. при низкой температуре продолжительность лаг-периода составила 5-8 сут., 120 сут. – 10-12, 150 сут. – 14-15, 180 сут. – 15-16, 210 и 240 сут. – 18-20 сут.

По окончании лаг-периода наблюдается практически 100%-ное восстановление активности метаболических систем симбионта. Т.е. действие низкой температуры несколько подавляло активность синтетических процессов в симбионте, но не приводило к его гибели. Поэтому после прекращения действия низкотемпературного фактора симбионт способен был практически полностью восстановить свою продуктивность, что наглядно продемонстрировано ходом кривых на рисунке 2 и 4. При этом величины рН и электропроводимости после действия низкотемпературного фактора и затем культивировании симбионта при 23-25°C изменялись в пределах 5,7-22,7 и 106,6-277,3% соответственно.

В случае использования экстракта кофе культивирование *Medusomyces gisevii* при 8°C сопровождалось сохранением продуктивности симбионта, что проявлялось в снижении величин рН и возрастании значений электропроводимости по завершении времени инкубации (рис. 5, 7). Динамика кривых продуктивности *Medusomyces gisevii* отражает периоды покоя и активации симбионта, после действия низкой температуры. Так, после пребывания *Medusomyces gisevii* при 8°C в течение 30 и 60 сут. на кривых продуктивности симбионта появляются лаг-периоды, соответственно, в течение первых 3-4 и 8-10 сут. Особенно это наглядно видно из динамики кривых продуктивности симбионта, который находился при низкой температуре в течение первых 30 сут. (рис. 6, 8). Видно, что пребывание симбионта при низкой температуре активирует его метаболические системы, которые после прекращения действия фактора проявляют его высокую продуктивность при культивировании при 23-25°C. При этом на кривых продуктивности отмечается исчезновение периодов покоя. Плавный, замедленный рост продуктивности *Medusomyces gisevii* можно наблюдать на кривых продуктивности симбионта только после 60 и 90 сут. действия на него низко-

температурного фактора, что свидетельствует о том, что во время действия низкой температуры у симбионта в экстрактах кофе сохраняется достаточно высокая активность метаболических систем, активируемых компонентами экстракта. При этом величины рН понижаются в течение 60 и 90 сут. инкубирования симбионта при 8°C с 2,36 до 1,94 и 1,73, а электропроводимость возрастает с 548 (100%) до 1090 (198,9%) и 1690 (308,4%) соответственно.

Проявление высокой продуктивности *Medusomyces gisevii*, культивируемой в экстрактах кофе при 8°C, обуславливает то, что после прекращения действия низкотемпературного фактора продуктивность симбионта возрастает очень незначительно (рис. 6, 8). Так, после 120-240 сут. действия низкотемпературного фактора и затем культивирование симбионта при 23-25°C рН культуральной жидкости может понижаться на 8,0-16,5%, а электропроводимость – на 1,2-25,0%. Видно, что высокая продуктивность симбионта в экстрактах кофе при культивировании при 8°C в дальнейшем проявляется в снижении его продуктивности при культивировании при 23-25°C. Это может быть обусловлено несколькими причинами. Прежде всего высокая продуктивность *Medusomyces gisevii* при низких температурах в экстрактах кофе приводит к снижению концентрации питательного субстрата в культуральной жидкости и к накоплению в среде различных органических кислот. Последние способствуют закислению культуральной жидкости и обуславливают протекание процесса ингибирования активности ферментативных систем микроорганизмов симбионта, которое проявляется в понижении его продуктивности. Кроме того, следует отметить, что при культивировании *Medusomyces gisevii* в экстракте кофе при 8°C сохраняется жизнеспособность симбионта, но при этом бактерии в данных условиях не способны синтезировать на поверхности культуральной жидкости бактериальную целлюлозу. Однако снятие действия низкотемпературного фактора восстанавливает способность симбионта синтезировать при 23-25°C биоцеллюлозу (табл. 2). При этом синтез БЦ бактериями *Medusomyces gisevii* начинается сразу после снятия действия низкотемпературного фактора и выхода симбионта из состояния вынужденного покоя. Активность бактерий симбионта проявляется на кривых продуктивности в виде лаг-периода, протяженность которого зависит от времени пребывания симбионта при низкой температуре.

Продуктивность *Medusomyces gisevii* после действия низкой положительной температуры (8°C) в зависимости от природы экстракта

Время культивирования симбионта при 8°C, сут.	Экстракт черного чая			Экстракт кофе		
	масса зооглеи, г		%	масса зооглеи, г		%
	влажная	сухая		влажная	сухая	
0	14,43	1,115	7,72	1,14	0,119	10,4
30	29,81	2,854	9,67	3,66	0,374	10,2
60	26,31	2,422	9,19	2,73	0,284	10,4
90	29,67	3,323	11,19	3,87	0,368	9,5
120	21,22	2,293	10,80	3,48	0,261	7,5
150	22,01	2,291	10,41	5,73	0,398	6,94
180	18,18	2,612	10,37	7,82	0,496	6,34
210	15,83	1,643	12,08	6,87	0,503	7,32
240	17,71	1,907	10,77	3,21	0,206	6,42

Из данных таблицы 2 следует, что пребывание симбионта при низкой температуре способствует повышению активности бактерий, синтезирующих БЦ больше в экстракте черного чая в 1,47-2,98 раз, экстракте кофе – 2,19-4,22 раза, по сравнению с соответствующим контролем. При этом масса сухой зооглеи *Medusomyces gisevii* экстрактов кофе была в 3,3-9,3 раза меньше, чем синтезированная в аналогичных условиях зооглея экстрактов черного чая.

Таким образом, после действия низкой температуры микроорганизмы *Medusomyces gisevii*, культивируемые в экстракте черного чая, способны синтезировать на поверхности культуральной жидкости биоцеллюлозу большей массы, чем симбионт, культивируемый в экстракте кофе. Поэтому природа экстракта определяет не только сохранение жизнеспособности симбионта при низких температурах, но и компоненты экстракта способны регулировать продуктивность симбионта при культивировании в благоприятных условиях среды.

Заключение

Культивирование *Medusomyces gisevii* в экстрактах черного чая и кофе при температуре 8°C выявило индивидуальные характеристики деятельности симбионта как в период действия низких температур, так и после их снятия. Так, пребывание *Medusomyces gisevii* в экстракте черного чая при низкой температуре характеризовалось практически полным подавлением активности микроорганизмов симбионта, что проявлялось в

стабильности величин рН и электропроводимости в течение 30-240 сут. Однако, после прекращения действия низкотемпературного фактора во всех образцах наблюдалось повышение продуктивности симбионта, что проявлялось в динамике значений рН и электропроводимости. Наличие на кривых симбионта экстрактов черного чая в начальный период времени культивирования при 23-25°C лаг-периода обусловлено тем, что при действии низких температур снижается метаболическая активность ферментативных систем микроорганизмов *Medusomyces gisevii*, и симбионт переходит в состояние покоя. При этом глубина покоя напрямую зависит от времени пребывания симбионта при низкой температуре, что проявляется в длительности лаг-периода на кривых продуктивности. По-видимому, нахождение симбионта в экстракте черного чая при низкой температуре способствует угнетению активности микроорганизмов *Medusomyces gisevii*, но при этом сохраняется их жизнеспособность в течение исследуемого времени. Поэтому после снятия действия низкотемпературного фактора микроорганизмы симбионта экстрактов черного чая полностью восстанавливают свою продуктивность, т.е. низкая положительная температура (8°C) может выполнять роль триггера активности микроорганизмов *Medusomyces gisevii* в экстрактах черного чая, регулируя продуктивность симбионта в разных температурных условиях культивирования.

Культивирование *Medusomyces gisevii* в экстрактах кофе при 8°C характеризуется в первые 30 сут. пребыванием микроорганизмов симбионта в состоянии покоя, а затем в течение 60-240 сут. наблюдается повышение их метаболической активности компонентами экстракта кофе, проявляемое в закислении и повышении величин электропроводимости культуральной жидкости. Это свидетельствует о том, что в экстракте кофе содержатся компоненты, способные активировать деятельность микроорганизмов даже при их пребывании в условиях низких температур. Высокая продуктивность симбионта при 8°C приводит к тому, что в культуральной жидкости происходит накопление органических кислот, сопровождаемое понижением концентрации питательного субстрата. Поэтому снятие действия низкотемпературного фактора и дальнейшее культивирование симбионта при температуре 23-25°C проявляются в высокой продуктивности только тех образцов, которые в течение первых 30 сут. находились при 8°C. В дальнейшем микроорганизмы *Medusomyces gisevii* адаптируются к условиям среды и используют биологически активные вещества для проявления своей деятельности. При этом реабилитационный период симбионта экстрактов кофе протекает в течение 30-120 сут. После снятия действия низкотемпературного фактора и помещения симбионта в среду с температурой, благоприятной для жизнедеятельности, микроорганизмы *Medusomyces gisevii* начинают проявлять деятельность, величина активности которой зависит от концентрации субстрата и pH культуральной жидкости. Т.е. для *Medusomyces gisevii* в экстрактах кофе, культивируемых при низкой температуре, компоненты культивируемой жидкости обеспечивают не только сохранение жизнеспособности, но и способны стимулировать их продуктивность. Однако следует учитывать, что при 8°C активность микроорганизмов симбионта в экстракте кофе будет в 2,5-3,0 раза ниже, чем при 23-25°C.

Библиографический список

1. Юркевич Д.И., Кутышенко В.П. Медузомицет (чайный гриб): научная история, состав, особенности физиологии и метаболизма // Биофизика. – 2002. – № 6. – С. 1116-1129.
2. Lee K.Y., Buldum G., Mantalaris A., Bismarck A. More than meets the eye in bacterial cellulose: boisynthesis, bioprocessing, and applications in advanced fiber

composites // Macromol. Biosci. – 2014. – Vol. 14 (1). – P. 10-32.

3. Василькова Б.П. О чайном грибе // Природа. – 1959. – № 7. – С. 59-60.

4. Казаринова А. Чайный гриб – ваш семейный доктор. – СПб.: ИГ «Весь», 2005. – 128 с.

5. Рогожин Ю.В., Рогожин В.В. Использование кондуктометрического метода для контроля за продуктивностью *Medusomyces gisevii* // Стратегические направления развития АПК стран СНГ: тр. XVI Междунар. науч.-практ. конф. – Барнаул, 2017. – С. 518-520.

6. Даниелян Л.Т. Чайный гриб (Kombucha) и его биологические особенности. – Ереван: Асогик, 2002. – 254 с.

7. Гостев В.В., Сидоренко С.В. Бактериальные биопленки и инфекции // Журнал инфектологии. – 2010. – Т. 2 (3). – С. 4-15.

8. Moons P., Michiels C.W., Aertsen A. Bacterial interactions in biofilms // Crit. Rev. Microbiol. – 2009. – Vol. 35 (3). – P. 157-168.

9. Karatan E., Watnick P. Signals, regulatory networks, and materials that build and break bacterial biofilms // Microbiol. Mol. Biol. Rev. – 2009. – Vol. 73 (2). – P. 310-347.

References

1. Yurkevich D.I., Kutyschenko V.P. Meduzomitset (Chaynyy grib): nauchnaya istoriya, sostav, osobennosti fiziologii i metabolizma // Biofizika. – 2002. – № 6. – S. 1116-1129.

2. Lee K.Y., Buldum G., Mantalaris A., Bismarck A. More than meets the eye in bacterial cellulose: boisynthesis, bioprocessing, and applications in advanced fiber composites // Macromol. Biosci. – 2014. – Vol. 14 (1). – P. 10-32.

3. Vasilkova B.P. O chaynom gribe // Priroda. – 1959. – № 7. – S. 59-60.

4. Kazarinova A. Chaynyy grib – vash semeynnyy doktor. – SPb.: IG «Ves», 2005. – 128 s.

5. Rogozhin Yu.V., Rogozhin V.V. Ispolzovanie konduktometrcheskogo metoda dlya kontrolya za produktivnostyu *Medusomyces gisevii* // Tr. XVI Mezhdunar. nauchno-praktich. konf. «Strategicheskije napravleniya razvitiya APK stran SNG». – Barnaul, 2017. – S. 518-520.

6. Danielyan L.T. Chaynyy grib (Kombucha) i ego biologicheskie osobennosti. – Erevan: Asogik, 2002. – 254 s.

7. Gostev V.V., Sidorenko S.V. Bakterialnye bioplenki i infektsii // Zhurnal infektologii. – 2010. – T. 2 (3). – S. 4-15.

8. Moons P., Michiels C.W., Aertsen A. Bacterial interactions in biofilms // Crit. Rev. Microbiol. – 2009. – Vol. 35 (3). – P. 157-168.

9. Karatan E., Watnick P. Signals, regulatory networks, and materials that build and break bacterial biofilms // Microbiol. Mol. Biol. Rev. – 2009. – Vol. 73 (2). – P. 310-347.

