

## ИСПОЛЬЗОВАНИЕ БАКТЕРИЙ-ДЕСТРУКТОРОВ ДЛЯ ДЕТОКСИКАЦИИ СТОЙКИХ ОРГАНИЧЕСКИХ ЗАГРЯЗНИТЕЛЕЙ (ПОЛИХЛОРИРОВАННЫХ БИФЕНИЛОВ)



Е.Г. Плотникова,  
доктор биологических наук,  
ведущий научный сотрудник,  
Институт экологии и генетики  
микроорганизмов УрО РАН



Д.О. Егорова,  
кандидат биологических наук,  
научный сотрудник,  
Институт экологии и генетики  
микроорганизмов УрО РАН



В.А. Демаков,  
доктор медицинских наук,  
член-корреспондент РАН,  
директор Института экологии  
и генетики микроорганизмов  
УрО РАН

Производство и использование полихлорированных бифенилов (ПХБ), как особо стойких органических загрязнителей (СОЗ), запрещено Стокгольмской Конвенцией 2001 года. Уничтожение ПХБ и детоксикация загрязненных этими соединениями территорий является одной из приоритетных природоохранных задач. Одним из наиболее перспективных способов снижения содержания ПХБ в окружающей среде является их переработка с использованием метаболического потенциала бактерий, изолированных из естественных и техногенных экосистем.

Проблема очистки наземных и водных экосистем, загрязненных токсичными, устойчивыми к разложению и представляющими опасность для здоровья человека химическими соединениями, занимает центральное место в ряду актуальных задач современной экологии. Среди поллютантов, обладающих канцерогенными, мутагенными свойствами, тенденцией к биоаккумуляции, широко распространенными являются полихлорированные бифенилы (ПХБ). Полихлорированные бифенилы широко применялись в течение нескольких десятилетий при производст-

ве лакокрасочных материалов, пластификаторов, пестицидов, в электротехнической промышленности. В настоящее время производство и использование ПХБ, как особо стойких органических загрязнителей (СОЗ), запрещено Стокгольмской Конвенцией (<http://www.unep.org>). Наряду с задачами по восстановлению экосистем, загрязненных этой группой токсикантов, остро стоит проблема детоксикации больших объемов невостребованных коммерческих смесей, созданных на основе хлорбифенилов [1, 11]. Биоремедиация почв и других объектов окру-

жающей среды с использованием микроорганизмов-деструкторов (хлор)ароматических соединений имеет ряд известных преимуществ по сравнению с другими методами экобиотехнологии [12].

По химической структуре ПХБ представляют два С–С-связанных ароматических кольца, в которых присутствуют в качестве заместителей от 1 до 10 атомов хлора (рис. 1).

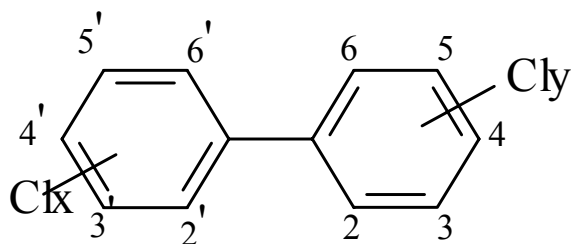


Рис. 1. Общая формула ПХБ

Коммерческие смеси полихлорбифенилов включают в свой состав 40–60 конгенеров ПХБ из 209 возможных. Уровень содержания данных веществ в окружающей среде очень высок [1, 11]. Несмотря на прекращение их промышленного производства, ПХБ продолжают поступать в окружающую среду при сгорании промышленных отходов, нарушении целостности электрооборудования, вывозе и размещении на складах, свалках и полях аэрации (рис. 2, 3).

Всего, по различным оценкам, в окру-

жающей среде находится порядка 700 тысяч тонн ПХБ (рис. 4) [1].

Поиск методов утилизации показал, что химические методы трансформации ПХБ, как наиболее используемые в настоящее время, нередко ведут к образованию еще более опасных соединений, известных под названием *диоксины*. Кроме того, химические методы переработки являются энергетически затратными и применимы лишь к трансформации высокохлорированных бифенилов [4].

В то же время известно, что одним из перспективных способов снижения содержания ПХБ в окружающей среде является их переработка с использованием метаболического потенциала природной микрофлоры. Способность к трансформации бифенила и отдельных хлорбифенилов описана для широкого круга природных бактерий [1, 11, 12]. Установлено, что бактерии трансформируют ПХБ как в анаэробных, так и в аэробных условиях. Наиболее опасные для животных и человека высокохлорированные бифенилы подвергаются восстановительному дегалогенированию (анаэробные условия), в результате чего степень хлорирования молекулы понижается, но полного разложения не происходит (рис. 5).

Наибольший интерес вызывает процесс аэробного разложения, так как только в этом случае бактериями осуществля-



Рис. 2. Электрооборудование с ПХБ



Рис. 3. Складирование ПХБ-содержащих материалов

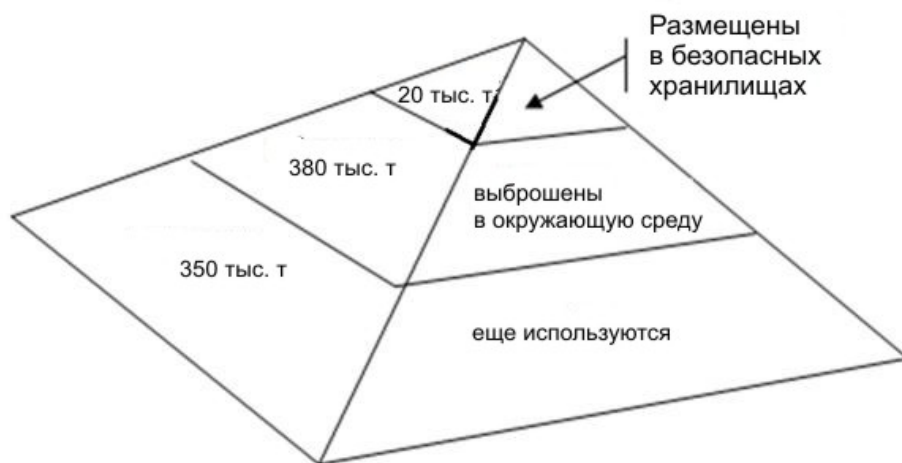


Рис. 4. Распределение запасов ПХБ

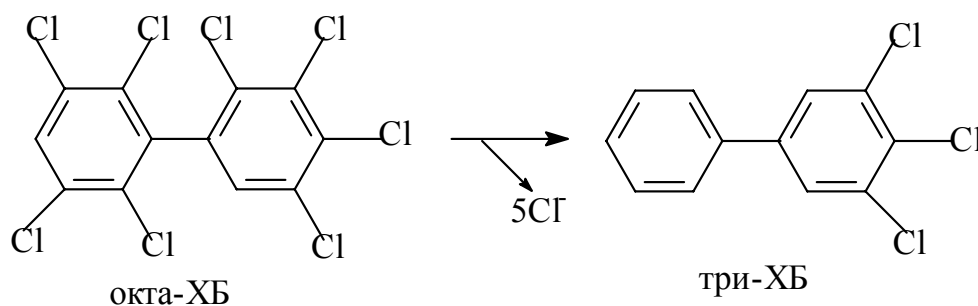


Рис. 5. Восстановление высокохлорированных бифенилов анаэробными бактериями

ется полная минерализация ПХБ. Активность штаммов по отношению к ПХБ обуславливается наличием метаболических систем разложения незамещенного бифенила. Большинство из исследованных аэробных бактерий-деструкторов высокоактивны по отношению к моно- и ди-

хлорбифенилам, и лишь единичные штаммы проявляют деградтивную активность к средне- и высокохлорированным бифенилам. Скорость биодеструкции ПХБ также зависит от способности микроорганизмов разлагать промежуточные продукты трансформации хлорбифе-

нилов. Известно лишь несколько природных и генетически модифицированных штаммов аэробных бактерий, осуществляющих полную минерализацию моно- и дихлорбифенилов [5–7, 10]. В остальных случаях в среде в процессе микробиологического разложения ПХБ накапливаются токсичные, устойчивые к воздействию хи-

мических и физических факторов продукты разложения хлорбифенилов (рис. 6).

На рис. 7 представлена схема основных направлений исследований в области бактериальной деструкции ПХБ.

Таким образом, поиск и всестороннее изучение новых активных бактерий-деструкторов с целью их практического ис-

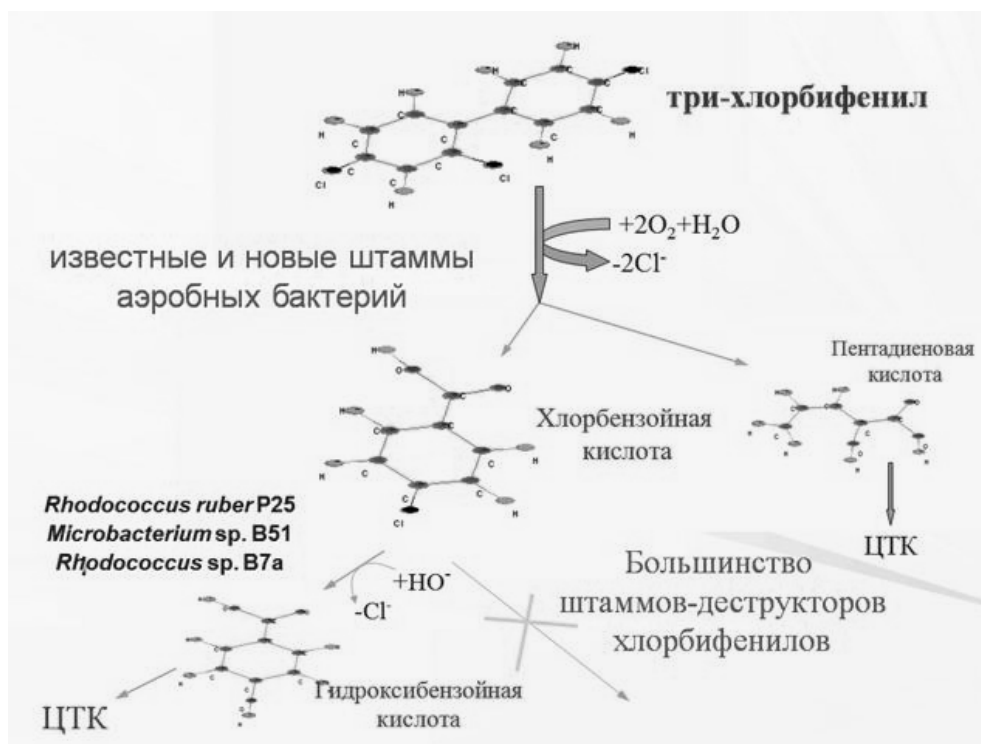


Рис. 6. Окислительная деструкция ПХБ аэробными бактериями

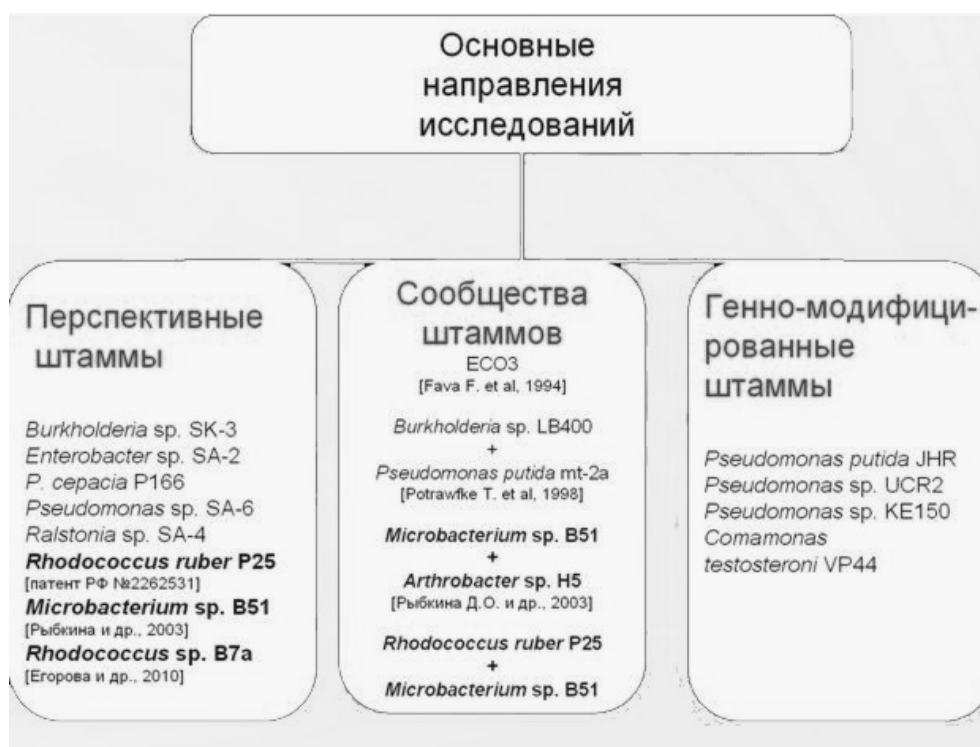


Рис. 7. Основные направления исследований в области бактериальной деструкции ПХБ

пользования остается чрезвычайно актуальным. Акцент в этих исследованиях ставится на поиск бактерий и создание на их основе микробных ассоциаций, осуществляющих разложение широкого спектра поллютантов без образования токсичных продуктов деструкции.

Более десяти лет в лаборатории хими-

ческого мутагенеза Института экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН проводятся исследования по выделению в культуру и всестороннему исследованию бактерий, способных к эффективному разложению бифенила и его хлорированных производных.

### ХАРАКТЕРИСТИКА БАКТЕРИЙ-ДЕСТРУКТОРОВ ПХБ

Методом накопительного культивирования на бифениле из техногенно-загрязненных почв, грунтов и донных отложений выделено более 250 штаммов-деструкторов бифенила, из них около 50 бактериальных культур изучено детально. На основании филогенетического анализа и фенотипических характеристик штаммы отнесены к родам *Arthrobacter*, *Alcaligenes*, *Cellulomonas*, *Comamonas*, *Flavimonas*, *Flavobacterium*, *Microbacterium*, *Pseudomonas*, *Rhodococcus*, *Jani-bacter*, *Xanthomonas*.

Все исследованные штаммы были активны в отношении моноклорированных бифенилов, содержащих хлор в *орто*- или *пара*-положении. Для изучения особенностей разложения *орто*- и *пара*-ХБ

изолированными бактериями в качестве модельного соединения нами выбран 2,4'ХБ, хлорированный по обоим бифенильным кольцам. Все бактерии проявляли активность по отношению к 2,4'ХБ, однако эффективность и характер окислительных способностей штаммов различались. На основании анализа продуктов биодеструкции 2,4'ХБ выделены три группы штаммов, обладающих различными путями деградации данного соединения (рис. 8).

Большинство штаммов (*группы I и II*) осуществляют окисление *пара*-хлорированного кольца 2,4'ХБ. Ряд штаммов (*группа II*) накапливали разные количества 4ХБК, что в свою очередь говорит о более глубокой трансформации 2,4'ХБ по

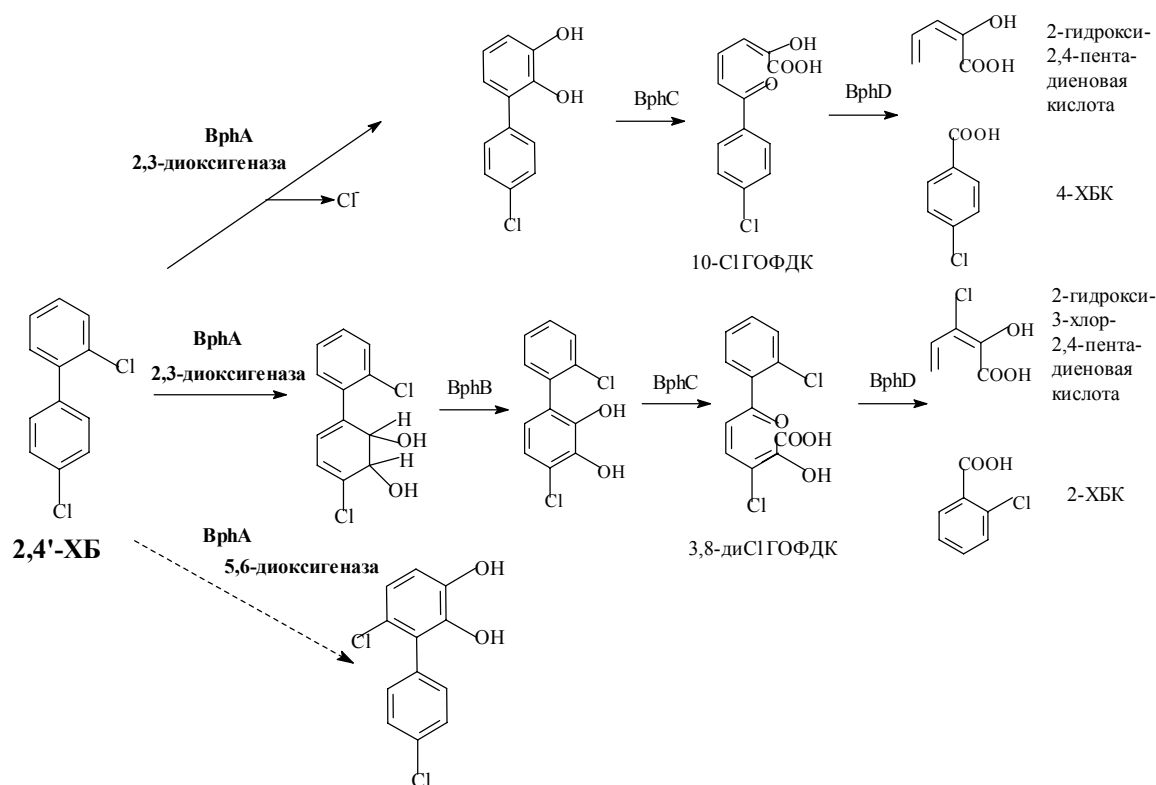


Рис. 8. Метаболические пути трансформации 2,4'-дихлорбифенила

пути предпочтительного 2,3-диоксигенирования *орто*хлорированного кольца. Штаммы *III группы* атаковали только *орто*хлорированное кольцо молекулы 2,4'-ХБ. Из литературных источников известно, что штаммы, осуществляющие окисление *орто*хлорированного кольца

хлорбифенила, являются более активными по отношению к различным ПХБ и их смесям [11, 12]. На основании проведенного скрининга были отобраны бактерии, способные эффективно утилизировать *орто*- и *пара*хлорированные бифенилы.

### БИОДЕГРАДАТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ АКТИВНЫХ ШТАММОВ-ДЕСТРУКТОРОВ ПХБ

Нами был выделен и охарактеризован штамм *Rhodococcus ruber* P25 (= ИЭГМ 896) – активный деструктор *орто*-, *пара*замещенных хлорбифенилов. Показано, что штамм *R. ruber* P25 способен использовать в качестве единственного источника углерода и энергии монохлорбифенилы (2-, 4-ХБ), дихлорбифенилы (2,2'-ХБ, 2,4'-ХБ, 4,4'-ХБ), трихлорбифенилы (2,2,4'-ХБ, 2,4,4'-ХБ), а также эффективно утилизировать образующиеся в процессе разложения этих хлорбифенилов хлорированные бензойные кислоты (2ХБК, 4ХБК, 2,4ДХБК) (рис. 9, 10).

Кроме того, было показано, что *R. ruber* P25 способен разлагать ХБ в условиях модельной почвенной системы [3] и осуществлять разложение 78–95 % смеси ПХБ, содержащей в своем составе (три-

гекса)хлорированные бифенилы. Деструкцию всех присутствующих в экспериментальной смеси три-, тетра-, пента- и гексахлорбифенилов наблюдалась без накопления токсичных хлорированных метаболитов. Важным свойством штамма является то, что он разлагает наиболее устойчивые к окислению конгенеры ПХБ: 2,5,2',5'-ХБ, 3,4,3',4'-ХБ и 2,4,5,2',4',5'-ХБ [2].

Таким образом, *Rhodococcus ruber* P25 является уникальным деструктором ПХБ, метаболический потенциал которого может быть использован в биотехнологиях очистки окружающей среды от высокотоксичных поллютантов [Патент РФ № 2262531].

Не менее интересными биодegradативными свойствами обладает штамм *Microbacterium sp. B51*, изолированный

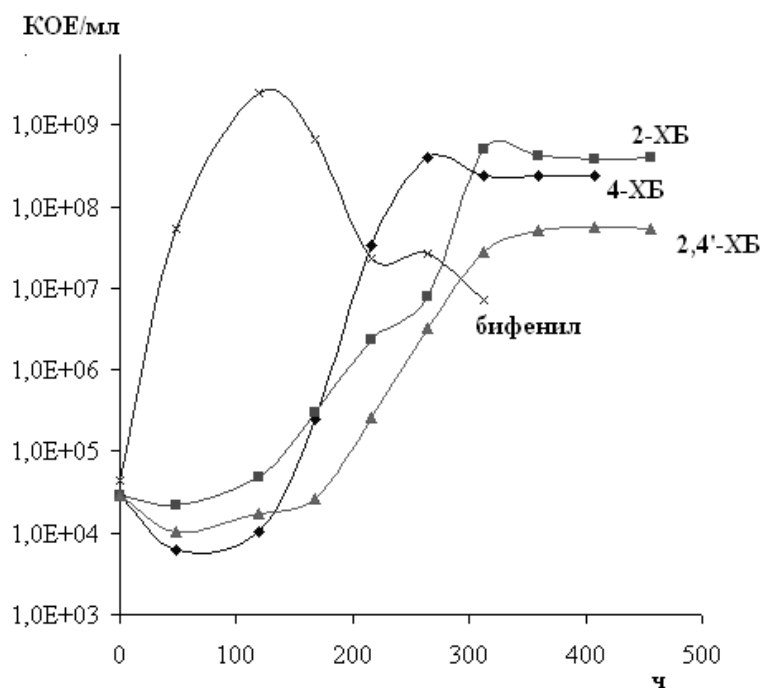


Рис. 9. Рост штамма *Rhodococcus ruber* P25 на бифениле и его хлорированных производных

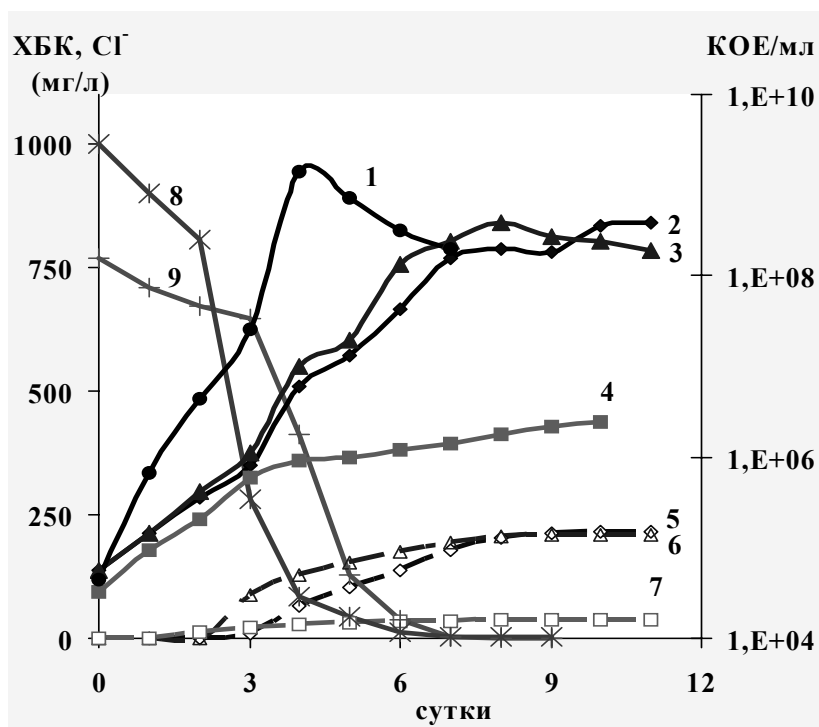


Рис. 10. Рост штамма *R. ruber* P25 на бензойной кислоте (1) и ее хлорпроизводных: КОЕ при росте на 2ХБК (2), 4ХБК (3), 2,4ХБК (4); СИ при росте на 2ХБК (5), 4ХБК (6), 2,4ХБК (7); концентрация ХБК при росте на 2ХБК (8) и 4ХБК (9)

нами из техногеннозагрязненных почв г. Березники (Пермский край). Результаты изучения деструкции моно(ди)хлорбифенилов штаммом *Microbacterium* sp. B51 приведены в табл. 1.

Штамм *Microbacterium* sp. B51 осуществлял практически 100 %-ную деструкцию диХБ (2,2'-, 2,4'- и 4,4'-ХБ). Аккумуляция

в среде 2ХБК и 4ХБК при деструкции 2,2'- и 2,4'-ХБ, соответственно, свидетельствовала о предпочтительной атаке штаммом ортохлорированного кольца этих соединений. *Microbacterium* sp. B51 утилизировал 2ХБК, продукт разложения 2-ХБ и 2,2'-ХБ, и трансформировал 4,4'-ХБ через стадию образования

Таблица 1

Деструкция хлорбифенилов штаммом *Microbacterium* sp. B51

ПХБ	Концентрация ПХБ, мг/л	Время инкубации, ч	Концентрация СИ, мг/л	Хлорбензойная кислота			ГОФДК	
				Положение хлора	Концентрация		$\lambda_{max}$ , нм	ОП
					мг/л	%*		
2-ХБ	94,25	0	н.о.	2	-	-	395	-
		5			56,60±0,02	72,3		-
		24			11,82±0,01	15,1		<0,1
4-ХБ	94,25	0	н.о.	4	-	-	434	-
		5			31,11±0,08	39,7		<0,1
		24			28,31±0,05	36,0		<0,1
2,2'-ХБ	22,3	0	-	2	-	-	-	-
		5	3,8±0,05		14,13±0,03	90,3		-
		24	6,3±0,08		1,65±0,02	10,6		-
4,4'-ХБ	22,3	0	-	4	-	-	432	0
		5	-		3,59±0,01	23,0		0,36±0,0
		24	-		12,69±0,06	81,1		0,95±0,0

Примечание: «н.о.» – не определяли, «-» – не обнаружено, \* % от теоретически возможного.

3,10-диС1 ГОФДК до 4ХБК (см. табл. 1). Полученные данные позволяют предположить, что штамм В51 способен окислять *орто*- и *пара*хлорированные кольца молекул ПХБ. Таким образом, *Microbacterium* sp. В51 по своим деградативным свойствам близок к известному штамму-деструктору ПХБ *Burkholderia* sp. LB400 [14–16], но, в отличие от штамма LB400, способен деградировать 4,4'-ХБ и осуществлять полную утилизацию 2-ХБ и 2,2'-ХБ.

Установлено также, что штамм В51 активно разлагает 2-ХБ в условиях модельной почвенной системы. Анализ динамики изменения концентрации 2ХБ показал, что основное снижение количества субстрата (до 98 %) происходило в течение первых 24 часов инкубирования (рис. 11). Увеличение количества жизнеспособных клеток штамма в течение эксперимента на три порядка по сравнению с контролем свидетельствовало об использовании 2ХБ в качестве ростового субстрата.

Экспериментально было показано, что штамм *Rhodococcus* sp. В7а трансформирует *орто*- и *пара*замещенные моно-, ди-

и трихлорированные бифенилы (табл. 2). Штамм В7а осуществляет окисление незамещенного кольца молекулы монохлорбифенилов, однако ХБК не являются конечным продуктом трансформации, так как наблюдалась убыль 2ХБК (8,7 %) и 4ХБК (34,7 %) за 24 часа инкубации. Следует отметить, что недавно описанные активные штаммы-деструкторы ПХБ *Enterobacter* sp. SA-2, *Pseudomonas* sp. SA-6 и *Ralstonia* sp.

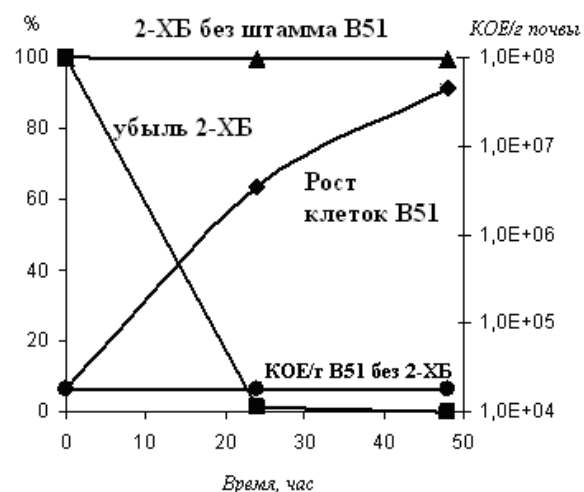


Рис. 11. Разложение 2-хлорбифенила штаммом *Microbacterium* sp. В51 в модельной почвенной системе

Таблица 2

Деструкция хлорированных бифенилов штаммом *Rhodococcus* sp. В7а

Субстрат	Время, ч	Содержание субстрата, %	Продукты деструкции				
			ГОФДК		ХБК, %		
			λ <sub>max</sub> , нм	ОП, ед			
2-ХБ	0*	91,1			2-ХБК	7,4	
	3	1,2	н.д.	н.д.		98,6	
	24	0				89,9	
4-ХБ	0*	84,4	н.д.	н.д.	4-ХБК	13,5	
	3	0		0,538		98,2	
	24	0	413	0,298		63,5	
2,2'-ХБ	0*	92,2		0,196	2-ХБК	6,76	
	3	0	390	0,324		95,2	
	24	0	н.д.	н.д.		100	
2,4'-ХБ	0*	74,8		1,368	4-ХБК	22,9	
	3	21,4		2,383		49,6	
	24	0	396		2,096	4-ХБК	33,9
						2-ХБК	14,1
4,4'-ХБ	0*	100			4-ХБК	н.д.	
	3	39,7	н.д.	н.д.		49,8	
	24	2,3				57,5	
2,4,2'-ХБ	0*	98,8		н.д.	2,4-ХБК	0,8	
	3	79,2	393	0,351		16,3	
	24	10,6		0,387		80,88	
2,4,4'-ХБ	0*	100			2,4-ХБК	н.д.	
	3	85,4	н.д.	н.д.		13,1	
	24	38,1				54,5	

Примечание: \* – пробы на анализ отобраны через 3–5 минут после внесения хлорбифенила, н.д. – не детектировалось в среде.



SA-4 разлагают *орто*хлорированные бифенил и бензойную кислоту, *пара*хлорбифенил, но не *пара*ХБК [6].

Полученные нами результаты деструкции диХБ позволяют предположить, что штамм атакует как *орто*хлорированное кольцо в случае 2,2'-ХБ и 2,4'-ХБ, так и *пара*хлорированное кольцо в случае 2,4'-ХБ и 4,4'-ХБ, что заслуживает особого интереса. Описанные в литературе бактерии при деструкции 2,4'-ХБ преимущественно атакуют либо *орто*замещенное, либо *пара*замещенное кольцо [6, 11, 15]. Кроме того, *Rhodococcus* sp. В7а окисляет моно(*орто*- или *пара*)замещенное кольцо молекулы трихлорированных бифенилов, при этом конечным продуктом разложения является дихлорбензойная кислота (см. табл. 2).

Изучена способность штамма *Rhodococcus* sp. В7а к росту в минеральной среде, содержащей в качестве единственного источника углерода и энергии 2ХБК или 4ХБК. Рост штамма на 2ХБК и 4ХБК сопровождался значительным увеличением числа клеток (на три порядка за двое суток) и коррелировал со снижением концентрации субстрата и накоплением свободных ионов хлора в среде. Изучение ростовых характеристик показало, что штамм В7а проявляет одинаковую активность в отношении как *орто*-, так и *пара*хлорированной бензойной кислоты. Установлено, что разложение 4ХБК происходит по пути гидролитического дегалогенирования. Ранее подобный путь не был описан для представителей рода *Rhodococcus*, в том числе для штаммов-деструкторов ПХБ.

Особого интереса заслуживают полученные нами результаты о разложении смесей ПХБ активными бактериями-деструкторами. Так, штаммы *Rhodococcus ruber* P25, *Rhodococcus* sp. В7а и *Rhodococcus* sp. G12а разлагали 78–95 % смеси ПХБ, содержащей в своем составе

(три-гекса)хлорированные бифенилы. Родококки осуществляли деструкцию всех присутствующих в смеси три-, тетра-, пента- и гексахлорбифенилов без накопления токсичных хлорированных метаболитов. Важным свойством исследуемых бактерий является то, что они способны разлагать наиболее устойчивые к окислению конгенеры ПХБ: 2,5,2',5'-ХБ, 3,4,3',4'-ХБ и 2,4,5,2',4',5'-ХБ [2].

Штамм *Microbacterium* sp. В51 также активно разлагал хлорбифенилы смеси (три-гекса)-ХБ с преобладанием тетра-замещенных конгенов. Уже за первые сутки культивирования суммарная концентрация хлорбифенилов уменьшалась на 68 %, а к концу третьих суток ПХБ в среде отсутствовали. Анализ имеющихся в литературе данных о штаммах, способных осуществлять деструкцию коммерческих смесей ПХБ (Ароклор 1242 и Ароклор 1248), близких по конгенерному составу к смеси А, показал, что уровень деструкции ПХБ смеси А штаммом *Microbacterium* sp. В51 превышает аналогичный показатель как для известных штаммов, так и для изученных нами ранее [2, 11]. Снижение концентрации ПХБ в смесях при аэробной бактериальной деструкции чаще всего обусловлено разложением низкохлорированных бифенилов. Установлено, что штамм *Microbacterium* sp. В51 проявляет деструктивную активность по отношению ко всем конгенам смеси. В течение первых суток происходит разложение три- и тетра-ХБ, пента- и гекса-ХБ подвергаются деструкции в течение последующих двух суток эксперимента.

Таким образом, *Rhodococcus ruber* P25, *Rhodococcus* sp. В7а, *Rhodococcus* sp. G12а и *Microbacterium* sp. В51 являются перспективными бактериями-деструкторами ПХБ, метаболический потенциал которых может быть использован в биотехнологиях очистки окружающей среды от высокотоксичных поллютантов.

## КОНСОРЦИУМЫ БАКТЕРИЙ КАК ОСНОВЫ БИОПРЕПАРАТОВ ДЛЯ РЕМЕДИАЦИИ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Анализ патентных баз и научной литературы показал, что наиболее перспек-

тивными для биоремедиации загрязненных территорий являются технологии, ос-

нованные на использовании консорциумов бактериальных штаммов, а не монокультур. При этом необходимо учитывать, что для создания эффективных биопрепаратов для биоремедиации ПХБ-загрязненных районов необходима разработка консорциумов, в составе которых должны присутствовать аэробные бактерии, осуществляющие утилизацию ПХБ до основных метаболитов клетки и сохраняющие деградационные свойства в определенных условиях окружающей среды.

Нами разработаны несколько консорциумов, эффективно разлагающих как индивидуальные хлорбифенилы, так и их смеси (рис. 12).

способных клеток штамма В51 на два порядка, а штамма Н5 – на три порядка. Созданная нами двухкомпонентная ассоциация осуществляет деструкцию 2,4'-ХБ эффективнее, чем описанные ранее смешанные культуры [8, 9, 13].

Также был разработан консорциум штаммов-деструкторов ПХБ, в состав которого были включены *Microbacterium* sp. В51 и *Rhodococcus ruber* P25. Консорциум проявлял активность не только к смеси низкохлорированных ПХБ, но и к промышленной смеси торговой марки Совол (выпускался в СССР до 1993 г.).

Анализ деструктивной активности штаммов *Microbacterium* sp. В51 и

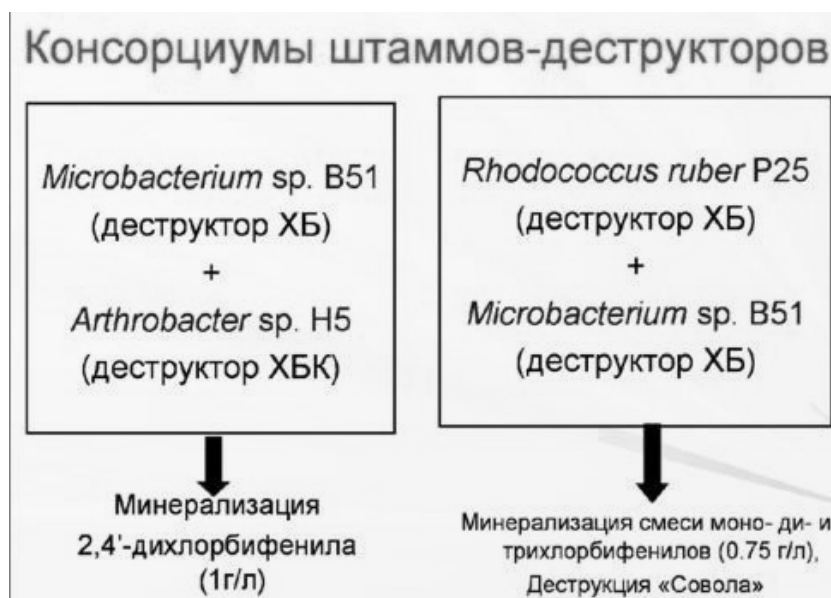


Рис. 12. Схемы конструирования бактериальных консорциумов, осуществляющих разложение ПХБ

Для создания одного из консорциумов использовали штамм-деструктор бифенила/ПХБ *Microbacterium* sp. В51, который не осуществляет полную утилизацию 2,4'-ХБ, а разлагает его до 4ХБК [5]. Для дополнения полного пути разложения 2,4'-ХБ, утилизации хлорбензоата, был использован штамм-деструктор 4ХБК *Arthrobacter* sp. Н5 (рис. 12). При совместном культивировании штаммов *Microbacterium* sp. В51 и *Arthrobacter* sp. Н5 полная утилизация 2,4'-ХБ и 4ХБК осуществлялась за 58 часов (рис. 13). Деструкция 2,4'-ХБ сопровождалась интенсивным ростом бактерий, о чем свидетельствует увеличение количества жизне-

*Rhodococcus ruber* P25 показал, что консорциум разлагает 70 % совола в грунте за 90 дней. Начальное содержание совола в грунте составляло 100 мг/кг. При этом частицами грунта и бактериальными клетками сорбировалось не более 30 % совола. Следует отметить, что разложение совола сопровождалось значительным ростом обеих культур, о чем свидетельствует увеличение количества жизнеспособных клеток в первой половине эксперимента на три порядка. Наиболее активно деструкция смеси полихлорированных бифенилов происходила в первый месяц инкубации (рис. 14).

Установлено, что консорциум разлага-

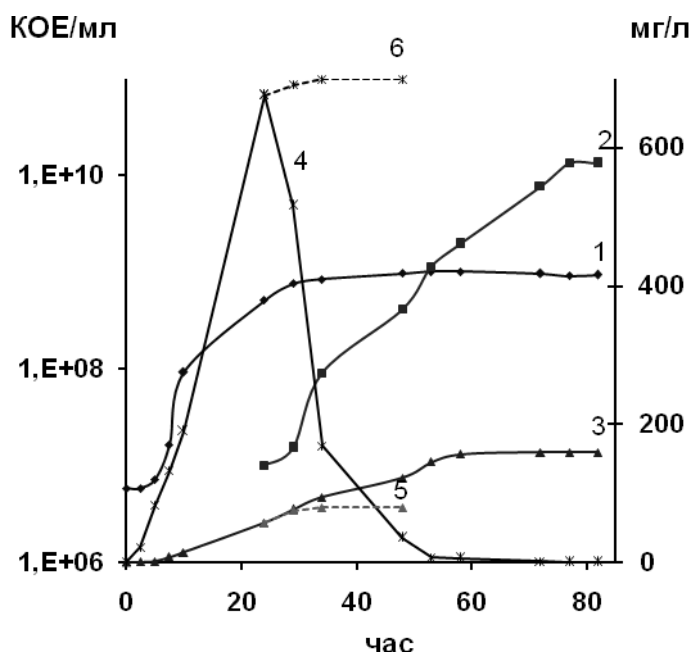


Рис. 13. Деструкция 2,4'-дихлорбифенила двухкомпонентной бактериальной ассоциацией: 1 – рост *Microbacterium* sp. B51; 2 – рост *Arthrobacter* sp. H5; 3 – СГ; 4 – 4ХБК; 5 – СГ (без внесения *Arthrobacter* sp. H5); 6 – 4ХБК (без внесения *Arthrobacter* sp. H5)

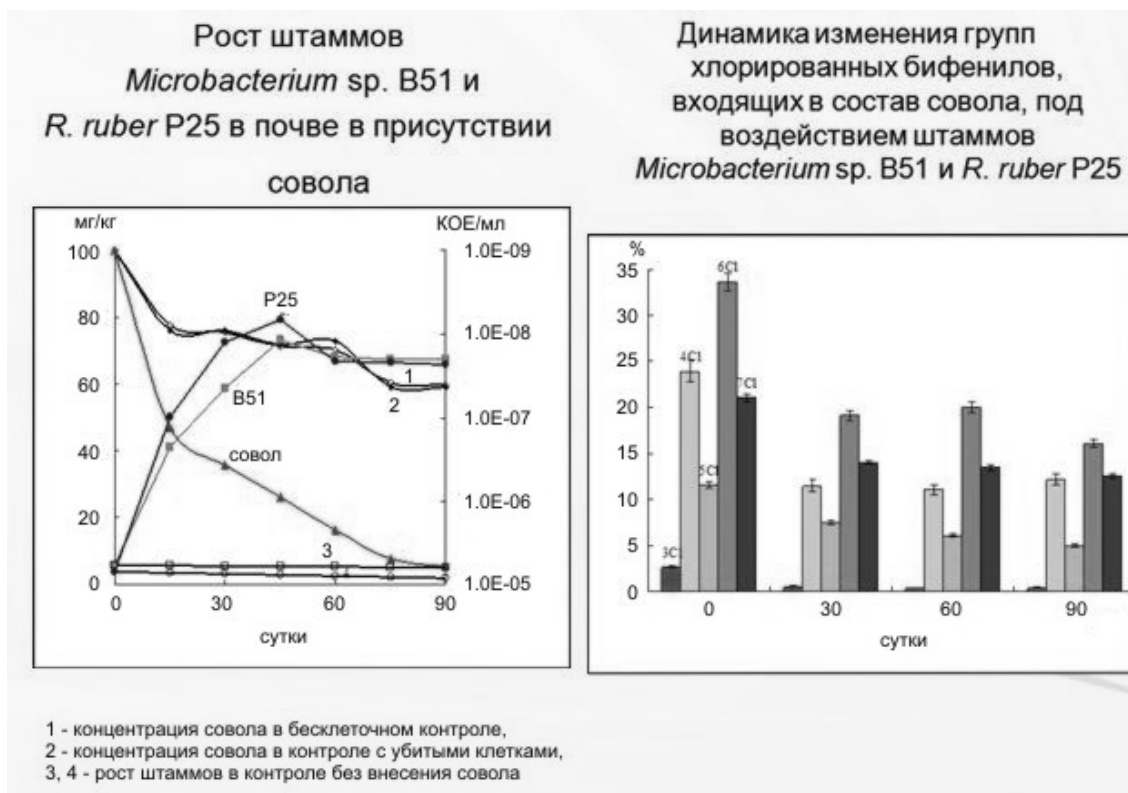


Рис. 14. Разложение совола бактериальным консорциумом

ет как низкохлорированные, так и высокохлорированные конгенеры бифенила. При этом наибольшая скорость деструкции была отмечена для конгенов с че-

тырьмя и пятью заместителями и составила 0,83 и 0,99 мг/кг/сутки соответственно. Полученные данные свидетельствуют о высокой деструктивной активности соз-

данного консорциума: к концу эксперимента 100 %-ной деструкции оказались подвержены 20 конгенов ПХБ (из 31, входящих в состав совола).

Таким образом, на примере изучения двух экспериментально полученных кон-

сорциумов (рис. 14) показана эффективность использования бактерий, осуществляющих окислительную деструкцию бифенила/хлорбифенилов и хлорбензоатов, при создании биопрепаратов для очистки территорий, загрязненных ПХБ.

#### **Библиографический список**

1. Васильева Г.К., Стрижакова Е.П. // Микробиология. – 2007. – Т. 76. – № 6. – С. 725–741.
2. Егорова Д.О., Демаков В.А., Плотникова Е.Г. // Прикладная биохимия и микробиология. – 2011. – Т. 47. – № 6.
3. Егорова Д.О., Плотникова Е.Г. // Биотехнология. – 2009. – № 3. – С. 72–79.
4. Занавескин Л.Н., Аверьянов В.А. // Успехи химии. – 1998. – Т. 67. – № 8. – С. 788–800.
5. Рыбкина Д.О., Плотникова Е.Г., Дорофеева Л.В., Мироненко Ю.Л., Демаков В.А. // Микробиология. – 2003. – Т. 72. – № 6. – С. 759–765.
6. Adebuseye A.S., Ilory M.O., Picardal F.W., Amund O.O. // World J. Microbiol. Biotechnol. – 2008. – Vol. 24. – № 8. – P. 61–68.
7. Arensdorf J.J., Focht D.D. // Appl. Environ. Microbiol. – 1994. – Vol. 60. – № 8. – P. 2884–2889.
8. Fava F., Di Gioia D., Cinti S., Marchetti L., Quattroni G. // Appl. Microbiol. Biotechnol. – 1994. – Vol. 41. – P. 117–123.
9. Fava F., Di Gioia D., Marchetti L., Quattroni G. // Appl. Microbiol. Biotechnol. – 1996. – Vol. 45. – P. 562–568.
10. Kim S., Picardal F.W. // Appl. Environ. Microbiol. – 2001. – Vol. 64. – № 4. – P. 1953–1955.
11. Pieper D.H. // Appl. Microbiol. Biotechnol. – 2005. – Vol. 67. – № 2. – P. 170–191.
12. Pieper D.H., Seeger M. // J. Mol. Microbiol. Biotechnol. – 2008. – Vol. 15. – P. 121–138.
13. Potrawfske T., Lohnert T.-H., Timmis K. N., Wittich R.-M. // Appl. Microbiol. Biotechnol. – 1998. – Vol. 50. – P. 440–446.
14. Seah S. Y. K., Labbe G., Nerdinger S., Johnson M. R., Snieckus V., Eltis L. D. // J. Biol. Chem. – 2000. – Vol. 275. – P. 15701–15708.
15. Seeger M., Timmis K.N., Hofer B. // Appl. Environ. Microbiol. – 1995. – Vol. 61. – № 7. – P. 2654–2658.
16. Seeger M., Zielinski M., Timmis K.N., Hofer B. // Appl. Environ. Microbiol. – 1999. – Vol. 65. – № 8. – P. 3614–3621.