



ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

http://ecobiotech-journal.ru



ОБЗОР

МУЛЬТИВИДОВЫЕ БИОПЛЕНКИ МИКРООРГАНИЗМОВ – МЕХАНИЗМЫ ОБРАЗОВАНИЯ, ЭКОЛОГИЯ И ВОЗМОЖНОСТИ ПРАКТИЧЕСКОГО ПРИМЕНЕНИЯ

Галимзянова Н.Ф.*, Актуганов Г.Э., Бойко Т.Ф.,
Гильванова Е.А., Кузьмина Л.Ю., Рябова А.С.,
Сафина В.Р., Мелентьев А.И.

Уфимский Институт биологии Уфимского федерального
исследовательского центра РАН, Уфа

*E-mail: galnailya@yandex.ru

В обзоре представлены литературные данные последних лет о мультивидовых биопленках микроорганизмов, уделено особое внимание образованию совместных биопленок микроскопических грибов и бактерий, их распространению в природе, а также возможности использования для целей биотехнологии

Ключевые слова: биопленки, бактерии, микроскопические грибы, микосфера

MULTI-SPECIES MICROBIAL BIOFILMS – FORMATION MECHANISMS, ECOLOGY AND POTENTIAL APPLICATION

Galimzianova N.F.*, Aktuganov G.E., Boyko T.F.,
Gilvanova E.A., Kuzmina L.Yu., Ryabova A.S.,
Safina V.R., Melentiev A.I.

Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Centre of
the Russian Academy of Sciences, Ufa

*E-mail: galnailya@yandex.ru

The review presents recently reported literature data on multi-species microbial biofilms paying special attention to conjunct biofilm formation by microscopic fungi and bacteria as well as their natural occurrence and biotechnological application potential.

Keywords: biofilms, bacteria, microscopic fungi, mycosphere

Поступила в редакцию: 30.09.2020

DOI: [10.31163/2618-964X-2020-3-3-351-359](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2020-3-3-351-359)

В настоящее время общепризнанной является парадигма существования микроорганизмов в естественной среде в составе мультивидовых биопленок. Монокультуры микробов, изучаемые в лабораторных условиях, представляют собой простые модельные системы сходные с моделью «идеального газа» в физике. Такой подход позволил установить некоторые закономерности развития микроорганизмов и наиболее простые варианты их взаимодействий, однако в естественной среде взаимоотношения микроорганизмов охватывают весь спектр от паразитизма до мутуализма. Имеются многочисленные факты, демонстрирующие возможность образования биопленок не только между представителями одного царства (бактерии-бактерии), но и видами, принадлежащими к разным царствам – бактерии-грибы, бактерии-водоросли и так далее. Совместные биопленки не только обеспечивают лучшую выживаемость своих членов за счет повышения устойчивости к неблагоприятным, часто экстремальным, факторам окружающей среды, но и расширяют функциональные возможности такого сообщества (утилизация более широкого спектра субстратов, в том числе и ксенобиотиков) [Grinberg et al., 2019]. Наиболее изученными являются мультивидовые биопленки, образующиеся в организме человека на /во внутренних органах или их протезах [Sheppard, Howell, 2016; Todd, Peters, 2019].

Методы изучения биопленок изложены в ряде обзоров [Ножевникова и др., 2015; Franklin et al., 2015]. Формирование как одновидовых, так и многовидовых биопленок происходит в несколько этапов. Первым из них является адгезия клеток к поверхности (субстрата / подложки) [Sretenovic et al., 2017]. Адгезия - сложный процесс, который зависит

как от природы поверхности, так и от окружающих физико-химических условий. В обзоре Carniello V. с соавторами суммированы физико-химические процессы, происходящие на начальных стадиях формирования биопленок микроорганизмов [Carniello et al., 2018]. Авторы выделили четыре стадии: (1) перенос бактериальной массы к поверхности, (2) обратимая бактериальная адгезия, (3) переход к необратимой адгезии, (4) деформация клеточной стенки бактерий и приобретение, связанных с ней эмерджентных (нетипичных) свойств. Важнейшую роль в процессах адгезии и формирования биопленок играют экзополимерные соединения (ЭПС). Эти соединения образуют внеклеточный матрикс, служащий не только для объединения клеток, но также и для передачи химических сигналов между ними. В состав ЭПС входят полисахариды, белки, нуклеиновые кислоты, различные низкомолекулярные метаболиты и ряд других соединений, имеющих более низкую концентрацию в биопленках, и уникальных для каждого вида или сообщества [Степанова и др., 2010; Elias, Banin, 2012; Sheppard, Howell, 2016]. Наличие у представителей различных царств - прокариот, архей и эукариот – в составе ЭПС функционально похожих полисахаридов, белков и нуклеиновых кислот, вероятно, подтверждает возможность образования ими совместных биопленок [Morales-García et al., 2019]. Внеклеточная ДНК в биопленках бактерий участвует в механизмах QS-взаимодействия, прикрепляясь к полисахаридам, белкам и метаболитам типа феназина, способствует формированию структуры ЭПС [Das et al., 2013]. Подтверждением роли внеклеточной ДНК в формировании биопленок является использование ДНК-азы 1 для предотвращения этого процесса [Sharma, Singh, 2018]. Наличие свободной ДНК обеспечивает широкие возможности для горизонтального переноса генов в биопленках. Было показано, что обмен генетической информацией осуществляется как внутри одного вида, так и между различными видами бактерий, кроме того были обнаружены более высокие скорости переноса генов в биопленках, чем в планктонных культурах [Nesse, Simm, 2018].

При исследовании взаимодействия почвенных бактерий и мицелия микоризных грибов было установлено, что в образовании совместных биопленок ключевую роль также играют внеклеточные ДНК. Высказано предположение, что они участвуют в формировании связей между клетками бактерий, располагающимися в микосфере на поверхности гиф. В исследовании было использовано 12 штаммов бактерий родов *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Paenibacillus*, *Burkholderia*, *Dyella*, *Sinorhizobium*, *Pedobacter* и 10 штаммов микроскопических грибов родов *Laccaria*, *Hebeloma*, *Piloderma*, *Thelephora*, *Tube*, *Elaphomyces* (эндомикоризные), *Phanerochaete* (грибы белой гнили), *Aspergillus*, *Penicillium* (типичные почвенные сапротрофы). Все исследованные штаммы образовывали совместные биопленки, что, по мнению авторов, указывает на универсальный характер этого процесса [Guennoc et al., 2017]. В другой работе изучали взаимодействие двух штаммов *Serratia marcescens* (один из них сапротроф, другой – клинический изолят) с разными видами микроскопических грибов порядков *Ascomycota*, *Zygomycota*, *Basidiomycota*. Было показано, что характер взаимодействия зависит от источника выделения штамма бактерии. Клинический штамм проявлял более высокую активность при 37°C. Выявлено, что бактерии могут активно передвигаться вдоль гиф грибов, а не только переноситься мицелием по мере роста гифы. Кроме того, установлено, что изученные штаммы бактерий способны разрушать мицелий зигомицетов. Предполагается, что основным механизмом этого процесса является воздействие хитиназ бактерий на клеточную стенку гриба, которая содержит значительные количества хитина [Hover et al., 2016]. Т.е. мицелий грибов может служить не только для прикрепления клеток бактерий, а также в качестве источника питательных и биологически

активных веществ, что можно рассматривать как проявление антагонизма. Вероятно, следствием таких процессов является установленное для *Stenotrophomonas maltophilia* и *Aspergillus fumigatus* образование более тонких совместных биопленок, в которых гифы гриба имели существенно меньший диаметр [Melloul et al., 2018].

Вирусное заражение бактерий или грибов, образующих совместные биопленки, приводит к изменениям в морфологии их клеточных стенок, что влияет на адгезию микроорганизмов и, как следствие, может способствовать формированию нетипичных структур [Plotkin et al., 2016].

Микроскопические грибы, благодаря своему мицелиальному строению, имеют ряд преимуществ перед бактериями. Наличие разветвленной сети гиф способствует активному направленному продвижению к субстрату, что помогает грибам осваивать большие площади. Известно, что на поверхности и вблизи гиф грибов слой экзометаболитов способствует формированию специфической зоны – микосферы, в которой могут располагаться и клетки бактерий [Naq et al., 2014]. Микосфера, представляющая собой полужидкий слой на поверхности гиф, способствует горизонтальному переносу генов бактерий в почвенных условиях [Berthold et al., 2016, Pratama, van Elsas, 2019]. Имеются данные, что в микосфере почвенных грибов формируется специфический состав бактерий, отличающийся от такового окружающей почвы [Warmink et al., 2009]. Гифы и находящиеся в микосфере бактерии мы рассматриваем как вариант совместной биопленки.

Наиболее полно изучено взаимодействие бактерий рода *Burkholderia* с различными видами микроскопических грибов. В одной из первых работ было показано, что штамм *Burkholderia terrae* BS001 способен образовывать совместные биопленки и перемещаться с пятью видами грибов в почвенных условиях (*Trichoderma asperellum*, *Rhizoctonia solani*, *Fusarium oxysporum*, *F. oxysporum* pv *lini*, *Coniochaeta ligniaria*, *Phanerochaete velutina*). Лишь один вид гриба *Phallus impudicus* оказался не способным продвигать клетки бактерии. При передвижении с *T. asperellum*, *R. solani*, *F. oxysporum* и *F. oxysporum* pv *lini* плотность популяции бактерий на концах гиф была $>10^8$ КОЕ/г сухой почвы, *C. ligniaria* и *P. velutina* способствовали перемещению бактерий с меньшей плотностью ($10^3 - 10^6$ КОЕ/г сухой почвы). Кроме того, совместная биопленка бактерии и грибов была менее чувствительна к воздействию метаболитов грибного антагониста *Pseudomonas fluorescens* CHA0, а также фунгицида циклогексимида [Nazir et al., 2014]. Изучение протеома этих бактерий при взаимодействии с грибами показало, что бактерия приобретает преимущество за счет использования дополнительных субстратов, получаемых от гриба. Вместе с тем было обнаружено значимое увеличение у бактерии белков, ассоциированных с преодолением стресса, что может свидетельствовать о повышении устойчивости штаммов, ассоциированных с грибами, к неблагоприятным воздействиям по сравнению со свободноживущими [Stopnisek et al., 2016].

В лабораторных опытах по изучению взаимодействия *Burkholderia terrae* и двух видов грибов (*Lyophyllum* sp. strain Karsten и *Trichoderma asperellum* 302) показано, что хемотаксис к гифам клеток штамма *B. terrae* BS001 зависит от вида гриба. Установлено, что важную роль в этом процессе играет секреторная система типа 3 (ТЗСС). На этот процесс оказывают существенное влияние уровень концентрации в среде таких соединений как глицерин и щавелевая кислота. Увеличение концентрации глицерина в минимальной среде М9 усиливало движение клеток бактерий. При низких концентрациях щавелевой кислоты хемотаксис усиливался, а при более высоких - подавлялся. Щавелевая кислота присутствует в экссудатах многих грибов, как микоризных [Adeleke et al., 2012], так и сапротрофных

[Dutton, Evans, 1996]. Тестирование адгезии *B. terrae* BS001 к *Lyophyllum* sp. штамм Karsten показало, что экстрагированные из оболочки клеток гриба керамидные моногексозиды (СМН), как в конидиях, так и в гифах могут связывать клетки штамма BS001 [Haq et al., 2016, Nazir et al., 2017]. Эти вещества (СМН) участвуют в поддержании гидрофильности поверхности гиф, именно такие участки являются местами прикрепления бактерий [Vila et al., 2016].

Изучение роли различных органелл бактерии *Burkholderia terrae* BS001 во взаимодействии с грибами показало, что ведущую роль в этих процессах играют флагеллы, которые обеспечивают движение по типу плавания (swimming motility), тогда как участие пилей (типаТ4) незначительно [Pu et al., 2016].

При помощи почвенных колонок была показана возможность передвижения бактерий различных групп (*Firmicutes* и *Proteobacteria*) вдоль гиф грибов рода *Mortierella*. Бактерии родов *Burkholderia*, *Bacillus* и *Clostridium* успешно колонизировали новые местообитания в почве, перемещаясь вместе с мицелием [Simon et al., 2017].

Показанная в лабораторных условиях возможность образования совместных биопленок грибов и бактерий, а также способность бактерий перемещаться вместе с мицелием грибов в гетерогенной среде (почве) служит достаточным основанием для успешной разработки новых более эффективных биопрепаратов для применения в сельском хозяйстве, а также при биоремедиации загрязненных ксенобиотиками экосистем. Совместные с грибами биопленки могут не только способствовать более активному распространению бактерий на большие площади, но и увеличивать их выживаемость в высококонкурентной среде.

Биопленки микроорганизмов, развивающиеся в естественных условиях, как правило, состоят из значительного количества представителей различных филумов микроорганизмов – архей, бактерий (в том числе цианобактерий), грибов. Наиболее изученной, вследствие наличия адекватных методов, является прокариотическая часть таких сообществ. Эукариоты (водоросли и грибы), входящие в сообщество, остаются гораздо менее известными, их роль в жизнедеятельности сложных многовидовых биопленок не всегда очевидна. В обзоре, посвященном биопленкам, формирующимся в пещерах кислотного спелеогенеза, обобщены данные по составу, метаболизму и циклу элементов в таких сообществах [Méndez-García et al., 2015]. Биопленки, развивающиеся в спелеосистемах, способны поддерживать жизнедеятельность в условиях крайней ограниченности ресурсов и неоптимальных физических параметров [Кузьмина и др., 2019]. В другой работе, посвященной развитию грибов в инфильтрационной воде пещеры, концентрация органических веществ в которой, не превышала 5 мг/л, выявлено спонтанное образование биопленки бактерий на гифах *Alternaria alternata* при длительном культивировании при 7°C [Галимзянова и др., 2019]. На глубине 740 м в минералах были обнаружены гифы грибов, ассоциированные с сульфатвосстанавливающими бактериями (СВБ), такая ассоциация способствовала жизнедеятельности грибов в анаэробных условиях [Drake et al., 2017]. Авторы, изучавшие биопленки микроорганизмов, формирующиеся в пещерах кислотного спелеогенеза (сноттиты) пещерной системы Гротта дель Фьюме (Италия), обнаружили в их составе микроскопические грибы, однако их видовая принадлежность не была установлена [Macalady et al., 2007]. Известен лишь один вид микроскопических грибов, обитающих в составе биопленок в сходных кислых условиях - *Acidomyces richmondensis* [Moiser et al., 2016]. Нами в составе сноттитта пещеры Шеки-Къех (Чеченская республика, РФ) также был обнаружен темноокрашенный гриб, идентифицированный как *Acidomyces acidophilus*

[Кузьмина и др., 2019-2]. Исследования пещер сернокислотного спелеогенеза, расположенных в географически удаленных друг от друга областях (Италия, Мексика), показали, что филогенетический состав формирующихся в них сноттитов сходен [Macalady et al., 2007; Jones et al., 2012, 2016]. Основным компонентом всех известных сноттитов являлись бактерии рода *Acidithiobacillus*. Авторы предполагают, что именно эти бактерии выполняют роль первичных продуцентов данных экосистем, поскольку обладают способностью к фиксации CO₂ через пентозофосфатный цикл, получая энергию путем окисления восстановленных соединений серы [Jones et al., 2012].

На скальных поверхностях в пещерах развиваются многовидовые биопленки микроорганизмов, в которых присутствуют также водоросли и цианобактерии. В составе белых колоний, развивающихся в пещере Don ~a Trinidad (Испания), были обнаружены бактерии (*Pseudonocardia* sp.) и грибы рода *Fusarium* (Stomeo et al., 2009). Состав биопленок в проанализированных трех пещерах Сербии был сходен, в них обнаружены цианобактерии, водоросли (*Chlorophyta* и *Bacillariophyta*), а также грибы порядков *Ascomycetes*, *Zygomycetes* и *Basidiomycetes* (единственным представителем этого порядка была *Rhizoctonia* sp.). Соотношение групп и видов микроорганизмов менялось в разных пещерах в зависимости от их физико-химических условий (освещенности, относительной влажности, температуры) [Porovic et al., 2016]. При анализе морфологически сходных (желтых) колоний в пещерах, расположенных в Испании, Чехии и Словении было показано, что их основу составляли бактерии, причем было выявлено три их группы, согласно анализу OUTs (операционные таксономические единицы), которые были общими для всех изученных пещер (60%). В составе таких общих групп обнаружены актинобактерии *Pseudonocardinae* (30–50%), γ -протеобактерии *Chromatiales* (6–25%) и *Xanthomonadales* (0.5–2.0%). Лишь 7% OUTs оказались сходными в сравниваемых попарно колониях из разных пещер. Авторы провели сравнительный анализ своих данных с известными сведениями из литературных источников, полученными теми же методами, что позволило сделать вывод о сходстве основных групп микроорганизмов, образующих видимые колонии похожей морфологии в известняковых пещерах [Porca et al., 2012].

Наиболее заметными являются микробные биопленки, формирующиеся в водной среде (ручьи, озера, реки, моря) – микробные маты. Микробные фототрофные маты, образованные в морской воде, представляют собой мультивидовые биопленки, которые имеют сложное строение и физиологию, обеспечивающую циклы элементов внутри сообщества. С наземными биопленками их объединяет наличие ЭПС, горизонтального переноса генов, общих вирусов [Stal et al., 2019]. Такие биопленки, формирующиеся на поверхности механизмов, функционирующих в морской воде, представляют серьезную угрозу их сохранности [Salta et al., 2013]. В работе, посвященной изучению биопленок, образующихся в шлангах установок с питьевой водой, было показано, что, несмотря на внешнее сходство, при детальном рассмотрении оказалось, что состав и структура биопленок были различными в каждом пункте анализа. Измерения, проведенные через сантиметр, выявили, что толщина пленки в каждой точке отличалась в 4 раза, общая концентрация клеток – в 3 раза, относительное обилие доминирующих видов – в 5 раз [Neu et al., 2019].

Способность микроорганизмов формировать мультивидовые биопленки является наиболее перспективным направлением их применения в разнообразных биотехнологических процессах. Возможность создавать искусственные мультивидовые биопленки (как было показано выше) служит весомым основанием для оптимизма в достижении прогресса в этой сфере [Wick et al., 2007; Worrich et al., 2018; Roell et al., 2019].

Наиболее изученными к настоящему времени остаются биопленки, формирующиеся в биореакторах разных типов [Ножевникова и др., 2017; Almstrand et al., 2014]. Внесение плазмиды GSN3 из *Acinetobacter calcoaceticus* GSN3, способной разлагать фенол в биореакторе с активным илом, привело через 4 недели к разложению 99% ксенобиотика [Frankhah et al., 2019]. Применение для очистки песка, загрязненного ароматическими углеводородами и тяжелыми металлами, совместной культуры *Acremonium* sp. и *Bacillus subtilis* увеличивало утилизацию загрязнителей, а кроме того, было показано распространение бактерий на гифах гриба [Ma et al., 2016].

Показано, что повысить эффективность разложения древесины за счет увеличения активности комплекса ферментов, участвующих в деградации лигноцеллюлозы, можно путем применения консорциума микроорганизмов, включающего *Trichoderma reesei* в сочетании с бактериями [Hu et al., 2017].

Суммируя данные литературы можно заключить, что основной стратегией развития биотехнологии в ближайшее время станет создание мультивидовых биопрепаратов, представляющих собой не простые баковые смеси, а функционально связанные ассоциации микроорганизмов, обладающие полезными свойствами, которые способны формировать совместные биопленки и выживать в природных условиях.

Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки России № 075-00326-19-00 по теме № АААА-А18-118022190098-9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Галимзянова Н.Ф., Кузьмина Л.Ю., Рябова А.С., Актуганов Г.Э., Гильванова Е.А., Бойко Т.Ф., Мелентьев А.И. Развитие микроскопических грибов при культивировании в инфильтрационной воде пещеры Шульган-Таш // Экобиотех. 2019. Т. 3. № 3. С. 219–222. DOI: [10.31163/2618-964X-2019-2-3-219-222](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2019-2-3-219-222)
2. Кузьмина Л.Ю., Галимзянова Н.Ф., Червяцова О.Я., Сайфуллина Н.М., Капралов С.А., Рябова А.С. Биогенные обрастания в пещере Шульган-Таш (Капова, Южный Урал) и факторы, влияющие на их распространение // Экобиотех. 2019. Т. 2. № 2, С. 128–142. DOI: [10.31163/2618-964X-2019-2-2-128-142](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2019-2-2-128-142)
3. Кузьмина Л. Ю., Галимзянова Н.Ф., Гильванова Е.А., Гуватова З.Г., Кудрявцева А.В., Ясаков Т.Р., Червяцова О.Я., Мусабиринов И.И., Джабраилов С.-Э.М., Самохин Г.В., Потапов С.С., Мелентьев А.И. Ацидофильные микробные сообщества пещеры Шеки-Къех (Северный Кавказ, Чеченская Республика) // Экобиотех. 2019. Т. 2, № 4. С. 520–524. DOI: [10.31163/2618-964X-2019-2-4-520-524](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2019-2-4-520-524)
4. Ножевникова А. Н., Бочкова Е. А., Плакунов В. К. Мультивидовые биопленки в экологии, медицине и биотехнологии // Микробиология. 2015. Т. 84. № 6. С. 623–644. DOI: [10.7868/S0026365615060117](https://doi.org/10.7868/S0026365615060117)
5. Ножевникова А.Н., Литти Ю.В., Бочкова Е.А., Зубов Г.М., Зубов М.Г. Аннамокс-бактерии в природе и экобиотехнологии: коллективная монография. М.: Университетская книга, 2017. 280 с.
6. Смирнова Т.А., Диденко Л.В., Азизбекян Р.Р., Романова Ю.М. Структурно функциональная характеристика бактериальных биопленок // Микробиология. 2010. Т. 79. № 4. С. 435–446.
7. Adeleke R.A., Cloete T.E., Bertrand A., Khasa D.P. Iron ore weathering potentials of ectomycorrhizal plants // Mycorrhiza. 2012. 22. P. 535–544.
8. Almstrand R., Persson F., Daims H., Ekenberg M., Christensson M., Wilén B.-M., Sörensson F., Hermansson M. Three-Dimensional Stratification of Bacterial Biofilm

- Populations in a Moving Bed Biofilm Reactor for Nitrification-Anammox // *Int. J. Mol. Sci.* 2014. 15, P. 2191–2206. DOI: [10.3390/ijms15022191](https://doi.org/10.3390/ijms15022191)
9. Berthold T., Centler F., Hübschmann T., Remer R., Thullner M., Harms H., Wick L.Y. Mycelia as a focal point for horizontal gene transfer among soil bacteria // *Sci. Rep.* 2016. 4. 6: 36390. DOI: [10.1038/srep36390](https://doi.org/10.1038/srep36390)
 10. Carniello V., Peterson B.W., van der Mei H.C., Busscher H.J. Physico-chemistry from initial bacterial adhesion to surface-programmed biofilm growth // *Adv. Colloid Interface Sci.* 2018. 261. P. 1–14. DOI: [10.1016/j.cis.2018.10.005](https://doi.org/10.1016/j.cis.2018.10.005)
 11. Das T., Sehar S., Manefield M. The roles of extracellular DNA in the structural integrity of extracellular polymeric substance and bacterial biofilm development // *Environ. Microbiol. Rep.* 2013. (6). P. 778–86. . DOI: [10.1111/1758-2229.12085](https://doi.org/10.1111/1758-2229.12085)
 12. Drake H., Ivarsson M., Bengtson S., Heim C., Siljeström S., Whitehouse M.J., Broman C., Belivanova V., Åström M.E. Anaerobic consortia of fungi and sulfate reducing bacteria in deep granite fractures // *Nat. Commun.* 2017. 8, 55. DOI: [10.1038/s41467-017-00094-6](https://doi.org/10.1038/s41467-017-00094-6)
 13. Dutton M.V., Evans C.S. Oxalate production by fungi: its role in pathogenicity and ecology in the soil environment // *Can. J. Microbiol.* 1996. 42. P. 881–895
 14. Elias S., Banin E. Multi-species biofilms: living with friendly neighbors // *FEMS Microbiol.* 2012. 36. P. 990–1004. DOI: [10.1111/j.1574-6976.2012.00325.x](https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2012.00325.x)
 15. Franklin M.J., Chang C., Akiyama T., Bothner B. New Technologies for Studying Biofilms // *Microbiol. Spectr.* 2015. 3 (4). DOI: [10.1128/microbiolspec.MB-0016-2014](https://doi.org/10.1128/microbiolspec.MB-0016-2014)
 16. Grinberg M., Orevi T., Kashtan N. Bacterial surface colonization, preferential attachment and fitness under periodic stress // *PLoS Comput. Biol.* 2019. 15 (3):e1006815. DOI: [10.1371/journal.pcbi.1006815](https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1006815)
 17. Guennoc C. M., Rose C., Labbé J., Deveau A. Bacterial biofilm formation on soil fungi: a widespread ability under controls // The copyright holder for this preprint. *bioRxiv* 28. Aprl. 2017. DOI: [10.1101/130740](https://doi.org/10.1101/130740)
 18. Haq I.U., Zhang M., Yang P., van Elsas J.D. The interactions of bacteria with fungi in soil: emerging concepts // *Adv. App. Microbiol.* 2014. V.89. P. 185–215. DOI: [10.1016/B978-0-12-800259-9.00005-6](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-800259-9.00005-6)
 19. Haq I.U., Calixto R.O., Yang P., Dos Santos G.M., Barreto-Bergter E., van Elsas J.D. Chemotaxis and adherence to fungal surfaces are key components of the behavioral response of *Burkholderia terrae* BS001 to two selected soil fungi // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2016 Nov. 92 (11). pii: fiw164. DOI: [10.1093/femsec/fiw164](https://doi.org/10.1093/femsec/fiw164)
 20. Hover T., Maya T., Ron S., Sandovsky H., Shadkchan Y., Kijner N., Mitiagin Y., Fichtman B., Harel A., Shanks R.M.Q., Bruna R.E., García-Véscovi E., Oshero N. Mechanisms of bacterial (*Serratia marcescens*) attachment to, migration along, and killing of fungal hyphae // *Appl. Environ. Microbiol.* 2016. 82. P. 2585–2594. DOI: [10.1128/AEM.04070-15](https://doi.org/10.1128/AEM.04070-15)
 21. Hu J., Xue Y., Guo H., Gao M.T., Li J., Zhang S., Tsang Y.F. Design and composition of synthetic fungal-bacterial microbial consortia that improve lignocellulolytic enzyme activity // *Bioresour. Technol.* 2017 Mar. 227 P. 247–255. DOI: [10.1016/j.biortech.2016.12.058](https://doi.org/10.1016/j.biortech.2016.12.058)
 22. Irankhah S., Abdi A. A., Mallavarapu M., Soudi M.R., Subashchandrabose S., Gharavi S., Ayati B. Ecological role of *Acinetobacter calcoaceticus* GSN3 in natural biofilm formation and its advantages in bioremediation // *Biofouling.* 2019. 35 (4) P. 377–391. DOI: [10.1080/08927014.2019.1597061](https://doi.org/10.1080/08927014.2019.1597061)
 23. Jones D.S., Albrecht H.L., Dawson K.S., Schaperdorth I., Freeman K.H., Pi Y., Pearson A., Macalady J.L. Community genomic analysis of an extremely acidophilic sulfur-oxidizing biofilm // *International Society for Microbial Ecology Journal.* 2012. V. 6. No. 1. P. 158–170. DOI: [10.1038/ismej.2011.75](https://doi.org/10.1038/ismej.2011.75)
 24. Jones D.S., Schaperdorth I, Macalady J.L. Biogeography of sulfur-oxidizing *Acidithiobacillus* populations in extremely acidic cave biofilms // *ISME J.* 2016. V. 10. N 12. P. 74. DOI: [10.1038/ismej](https://doi.org/10.1038/ismej)

25. Ma X.K., Ding N., Peterson E.C., Daugulis A.J. Heavy metals species affect fungal-bacterial synergism during the bioremediation of fluoranthene // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2016. 100 (17) P. 7741–7750. DOI: [10.1007/s00253-016-7595-4](https://doi.org/10.1007/s00253-016-7595-4)
26. Madhab S. D., Kumar Y. S., Tyagi I., Kumar R., Kumar R., Ghosh S., Das J., Jha G. A prophage tail-like protein is deployed by *Burkholderia* bacteria to feed on fungi // *Nat. Commun.* 2017. 8: 404. DOI: [10.1038/s41467-017-00529-0](https://doi.org/10.1038/s41467-017-00529-0)
27. Macalady J.L., Jones D.S., Ezra H.L. Extremely acidic, pendulous cave wall biofilms from the Frasassi cave system, Italy // *Environ. Microbiol.* 2007. DOI: [10.1111/j.1462-2920.2007.01256.x](https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2007.01256.x)
28. Melloul E., Roisin L., Durieux M.-F., Woerther P.-L., Jenot D., Risco V., Guillot J., Dannaoui E., Decousser J.-W., Botterel F. Interactions of *Aspergillus fumigatus* and *Stenotrophomonas maltophilia* in an in vitro Mixed Biofilm Model: Does the Strain Matter? // *Front. Microbiol.* 2018. 9. P. 2850. DOI: [10.3389/fmicb.2018.02850](https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.02850)
29. Méndez-García C., Peláez A.I., Mesa V., Sánchez J., Golyshina O.V., Ferrer M. Microbial diversity and metabolic networks in acid mine drainage habitats // *Front. Microbiol.* 2015. 6: 475. DOI: [10.3389/fmicb.2015.00475](https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00475)
30. Morales-García A.L., Bailey R.G., Jana S., Burgess J.G. The role of polymers in cross-kingdom bioadhesion // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 2019. 374 (1784): 20190192 DOI: [10.1098/rstb.2019.0192](https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0192)
31. Mosier A.C., Miller C.S., Frischkorn K.R., Ohm R.A., Li Z., LaButti K., Lapidus A., Lipzen A., Chen C., Johnson J., Lindquist E.A., Pan C., Hettich R.L., Grigoriev I.V., Singer S.W., Banfield J.F. Fungi contribute critical but spatially varying roles in nitrogen and carbon cycling in acidmine drainage // *Front. Microbiol.* 2016. 7. P. 238. DOI: [10.3389/fmicb.2016.00238](https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00238)
32. Nazir R., Tazetdinova D.I., van Elsas J.D. *Burkholderia terrae* BS001 migrates proficiently with diverse fungal hosts through soil and provides protection from antifungal agents // *Front. Microbiol.* 2014. 5. P. 598. DOI: [10.3389/fmicb.2014.00598](https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00598)
33. Nazir R., Mazurier S., Yang P., Lemanceau P., van Elsas J.D. The Ecological Role of Type Three Secretion Systems in the Interaction of Bacteria with Fungi in Soil and Related Habitats Diverse and Context-Dependent // *Front Microbiol.* 2017. 31. 8: 38. DOI: [10.3389/fmicb.2017.00038](https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00038)
34. Nesse L.L., Simm R. Biofilm: A Hotspot for Emerging Bacterial Genotypes // *Adv. Appl. Microbiol.* 2018. 103. P. 223–246. DOI: [10.1016/bs.aambs.2018.01.003](https://doi.org/10.1016/bs.aambs.2018.01.003)
35. Neu L., Proctor C.R., Walser J.C., Hammes F. Small-Scale Heterogeneity in Drinking Water Biofilms // *Front Microbiol.* 2019. 10: 2446. DOI: [10.3389/fmicb.2019.02446](https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02446)
36. Plotkin B.J., Sigar I.M., Tiwari V., Halkyard S. Determination of Biofilm Initiation on Virus-infected Cells by Bacteria and Fungi // *J. Vis. Exp.* 2016. (113). e54162, DOI: [10.3791/54162](https://doi.org/10.3791/54162)
37. Popović S., Subakov Simic G.V., Stupar M., Unković N., Krunić O., Savić N., Ljaljević Grbić M. Cave biofilms: characterization of phototrophic cyanobacteria and algae and chemotrophic fungi from three caves in Serbia // *Journal of Cave and Karst Studies.* 2016. V. 79. N. 1. P. 10–23. DOI: [10.4311/2016MB0124](https://doi.org/10.4311/2016MB0124)
38. Porca E., Jurado V., Z'gur-Bertok D., Saiz-Jimenez C. et. al. Comparative analysis of yellow microbial communities growing on the walls of geographically distinct caves indicates a common core of microorganisms involved in their formation // *FEMS Microbiol.* 2012. P. 255–266. DOI: [10.1111/j.1574-6941.2012.01383.x](https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2012.01383.x)
39. Pratama A.A., van Elsas J.D. Gene Mobility in Microbiomes of the Mycosphere and Mycorrhizosphere-Role of Plasmids and Bacteriophages // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2019 May 1. 95 (5): fiz053. DOI: [10.1093/femsec/fiz053](https://doi.org/10.1093/femsec/fiz053)
40. Roell G.W., Zha J., Carr R.R., Koffas M.A., Fong S.S., Tang Y.J. Engineering microbial consortia by division of labor // *Microb. Cell Fact.* 2019. 18 (1). P. 35. DOI: [10.1186/s12934-019-1083-3](https://doi.org/10.1186/s12934-019-1083-3)

41. Sharma K., Singh A.P. Antibiofilm Effect of DNase against Single and Mixed Species Biofilm // Foods 2018. 7. 42. DOI: [10.3390/foods7030042](https://doi.org/10.3390/foods7030042)
42. Sheppard D.C., Howell P.L. Biofilm Exopolysaccharides of Pathogenic Fungi: Lessons from Bacteria // The Journal of biological chemistry. 2016. V. 291. N 24. P. 12529–12537.
43. Simon A., Hervé V., Al-Dourobi A., Verrecchia E. Junier P. An in situ inventory of fungi and their associated migrating bacteria in forest soils using fungal highway columns // FEMS Microbiol Ecol. 2017. 93 (1). pii: fiw217.
44. Sretenovic S., Stojković B., Dogsa I., Kostanjšek R., Poberaj I., Stopar D. An early mechanical coupling of planktonic bacteria in dilute suspensions // Nat. Commun. 2017. 8: 213. DOI: [10.1038/s41467-017-00295-z](https://doi.org/10.1038/s41467-017-00295-z)
45. Salta M., Wharton J.A, Blache Y., Stokes K.R., Briand J.F. Marine biofilms on artificial surfaces: structure and dynamics // Environ Microbiol. 2013. 15 (11). P. 2879–2893. DOI: [10.1111/1462-2920.12186](https://doi.org/10.1111/1462-2920.12186)
46. Stal L.J., Bolhuis H, Cretoiu M.S. Phototrophic marine benthic microbiomes: the ecophysiology of these biological entities // Environ Microbiol. 2019. 21 (5). P. 1529–1551. DOI: [10.1111/1462-2920.14494](https://doi.org/10.1111/1462-2920.14494)
47. Stomeo F., Portillo M.C., Gonzalez J.M.. Assessment of Bacterial and Fungal Growth on Natural Substrates: Consequences for Preserving Caves with Prehistoric Paintings // Curr. Microbiol. 2009. 59: 321–325. DOI: [10.1007/s00284-009-9437-4](https://doi.org/10.1007/s00284-009-9437-4)
48. Stopnisek N., Zühlke D., Carlier A., Barberán A. et al. Molecular mechanisms underlying the close association between soil *Burkholderia* and fungi // The ISME Journal. 2016. 10. P. 253–264. DOI: [10.1038/ismej.2015.73](https://doi.org/10.1038/ismej.2015.73)
49. Todd O.A., Peters B.M. *Candida albicans* and *Staphylococcus aureus* Pathogenicity and Polymicrobial Interactions: Lessons beyond Koch's Postulates // J. Fungi 2019. 5. 81. DOI: [10.3390/jof5030081](https://doi.org/10.3390/jof5030081)
50. Vila T., Nazir R., Rozental S., dos Santos G.M.P. et al The Role of Hydrophobicity and Surface Receptors at Hyphae of *Lyophyllum* sp. Strain Karsten in the Interaction with *Burkholderia terrae* BS001 – Implications for Interactions in Soil // Front. Microbiol. 2016. 7: 1689. DOI: [10.3389/fmicb.2016.01689](https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01689)
51. Warmink J. A., Nazir R., van Elsas J.D. Universal and Species-Specific Bacterial 'Fungiphiles' in the Mycospheres of Different Basidiomycetous Fungi // Environ Microbiol. 2009 Feb; 11 (2). P. 300–312. DOI: [10.1111/j.1462-2920.2008.01767.x](https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2008.01767.x)
52. Wick L.Y., Remer R., Würz B., Reichenbach J., Braun S., Schäfer F., Harms H. Effect of fungal hyphae on the access of bacteria to phenanthrene in soil // Environ Sci Technol. 2007 Jan 15; 41 (2). P. 500–505. DOI: [10.1021/es061407s](https://doi.org/10.1021/es061407s)
53. Worrich A., Wick L.Y, Banitz T. Ecology of Contaminant Biotransformation in the Mycosphere: Role of Transport Processes // Adv Appl Microbiol. 2018. 104. P. 93–133. DOI: [10.1016/bs.aambs.2018.05.005](https://doi.org/10.1016/bs.aambs.2018.05.005)
54. Yang P., Zhang M., Van Elsas J.D. Role of flagella and type four pili in the co-migration of *Burkholderia terrae* BS001 with fungal hyphae through soil // Sci Rep. 2017 Jun 7; 7 (1): 2997. DOI: [10.1038/s41598-017-02959-8](https://doi.org/10.1038/s41598-017-02959-8)