

Farklı Koşullar Altında *Pseudomonas aeruginosa*, *Escherichia coli* ve *Enterococcus faecalis*'in Bakteriyel Hareketlerinin Araştırılması*

Cennet Canan Karaderi, Hüseyin Kahraman**

İnönü Üniversitesi Fen Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü, Malatya

ÖZET

Bu çalışmada *Pseudomonas aeruginosa*, *Escherichia coli* ve *Enterococcus faecalis*'in farklı sıcaklık değerlerinde (25-30 ve 37 °C) ve KCl varlığında bakteriyel hareketleri (kayma, yüzme ve titreme) incelenmiştir. Bunun yanı sıra bakterilerin hareketlerinin çaplarının ölçümü yapılarak bakteriler arasında karşılaştırmalar ve değerlendirmeler yapılmıştır. Bu çalışma ile *P. aeruginosa*'nın diğer bakterilere oranla daha iyi kayma, yüzme ve titreme hareketlerini gösterdi çaplarının ölçümleri ile gösterilmiştir. 30 °C kayma hareketinde en yüksek çap *P. aeruginosa*; 9,66 mm, 30 °C KCl varlığında ise *P. aeruginosa*; 8 mm olarak ölçülmüştür. Yüzme hareketinde; 25 °C'de en yüksek çap *P. aeruginosa* 32,33 mm, KCl varlığında ise *P. aeruginosa*; 36 mm olarak ölçülmüştür. Titreme hareketinde 30 °C'de en yüksek çap *P. aeruginosa*; 7,26 mm, KCl varlığında ise *P. aeruginosa*; 10,33 mm olarak ölçülmüştür. 37 °C' de en yüksek çap *P. aeruginosa*; 12 mm, KCl varlığında ise *P. aeruginosa* 9 mm olarak ölçülmüştür. *E. coli* ve *E. faecalis* ise daha düşük değerlerde bakteriyel hareketleri gerçekleştirdikleri gösterilmiştir.

Anahtar kelimeler: *Pseudomonas aeruginosa*, *Escherichia coli*, *Enterococcus faecalis*, Bakteriyel hareketler

GİRİŞ

*Pseudomonas*lar, *Pseudomonadaceae* familyasında yer alır. Bu bakterilerin büyük çoğunluğu toprakta ve sularda yaşamaktadırlar. Bazı türleri insan, hayvan ve bitki patojenidir. Ciddi enfeksiyonlara neden olabilmektedirler. *P. aeruginosa*, 1,5-3 µm boyutunda, çubuk şeklinde, bir ya da 2 polar flagellaya sahip, kapsülsüz, spor oluşturmeyen, hareketli, aerob, Gram (-) patojen bir bakteridir [1].

E. coli, Gram (-), fakültatif anaerob, hareketli bir bakteridir. *Enterobacteriaceae* familyasında yer almaktadır [2]. *E. faecalis*, kok şekline sahip, Gram (+), fakültatif

* Bu çalışma İnönü Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Biyoloji Anabilim Dalında Doç. Dr. Hüseyin Kahraman danışmanlığı altında Cennet Canan Karaderi tarafından yapılan ve 2016 yılında tamamlanan "*Pseudomonas aeruginosa*, *Escherichia coli* ve *Enterococcus faecalis*'de Farklı Ortam Koşullarında Proteaz, Prolin Ve Biofilm Üretimi İle Kayma Hareketlerinin İncelenmesi" adlı Yüksek Lisans tezinden alınmıştır.

** Yazışmalardan sorumlu yazar e-posta adresi: huseyin.kahraman@inonu.edu.tr

anaerobtur. Bağımsızlık sistemi zayıf olan insanlarda ölümcül enfeksiyonlara neden olmaktadır [3].

Hareket, bakterilerin yaşam döngülerinde önemli bir rol oynamaktadır. Ayrıca biyofilmin oluşumunda, yayılmasında, kemotaksis ve virülans için gereklidir [4]. *P. aeruginosa*, yüzme hareketini flagellaya bağlı gerçekleştirir. Kayma hareketini ise flagella veya Tip IV pili ile gerçekleştirmektedir [5].

Bu çalışmadaki temel amacımız *P. aeruginosa*'nın hem normal koşullarda hem KCl varlığında ve farklı sıcaklık ortamlarında kayma, yüzme ve titreme hareketlerinin farklılıklarının diğer bakteriler ile karşılaştırmalı olarak analiz edilmesi amaçlanmaktadır.

MATERYAL ve METOT

Çalışmada kullanılan kimyasallar

Bacterial pepton, NaCl, Yeast Extract, Agar, Nutrient Broth, Glikoz, Trypton, NaCl, Trypton, KCl

Araştırmada kullandığımız bakteriler ve saklanma koşulları

1. *E. coli* (ATCC 20715)
2. *P. aeruginosa* (ATCC 27853)
3. *E. faecalis* (ATCC 25539)

Çalışmalarımızda kullandığımız bu bakteriler, 20 gün aralıklar ile LB plaklarına öze ile pasajlama yapılarak 24 saat, gece boyu, 37 °C'de etüvde üretilmiştir. Ertesi gün plaklar etüvden çıkarılarak + 4 °C'de saklanmıştır.

Hareket testleri

Kayma testi

P. aeruginosa, *E. coli* ve *E. faecalis*, LB besiyerinde 24 saat gece boyu 37 °C'de üretilmiştir. Daha sonra kayma besiyeri petrilere LB besiyerinde üretilmiş olan kültürlerden yaklaşık 2 µl eklenerek ekimi yapıldı. Bu kültürler, 37 °C'de 16-18 saat boyunca inkübe edilmiştir ve bu kayma hareketinin sonucu, ekimin yapıldığı noktadan çevreye doğru yayılmanın çapının ölçülmesiyle belirlenmiştir [6].

Yüzme testi

P. aeruginosa, *E. coli* ve *E. faecalis*, LB besiyerinde 24 saat gece boyu 25 °C'de üretilerek yüzme besiyeri petrilere, bu LB besiyerinde üretilmiş olan kültürlerden yaklaşık 2 µl eklenerek ekimi yapıldı. Kültürler, 25 °C'de 16-18 saat inkübe edilmiştir ve yüzme hareketinin sonucu, ekimin yapıldığı noktadan çevreye doğru yayılmanın çapının ölçülmesiyle belirlenmiştir [7].

Titreme testi

P. aeruginosa, *E. coli* ve *E. faecalis*, 30 ve 37 °C'de LB besiyerinde üretildi. Daha sonra titreme besiyeri petrilere, bu LB besiyerinde üretilmiş olan kültürlerden yaklaşık 2 µl eklenerek ekimi yapıldı. Kültürler, ayrı ayrı 30 °C ve 37 °C'de 16-18 saat

inkübe edilmiştir ve titreme hareketinin sonucu, ekimin yapıldığı noktadan çevreye doğru yayılmanın çapının ölçülmesiyle belirlenmiştir [6].

BULGULAR

Bakterilerde 30 °C’de kayma hareketi

Bakterilerin kayma hareketlerinin ortalama çapları; *P. aeruginosa*, 9,66 mm; *E. coli*, 6 mm; *E. faecalis*, 5 mm olarak ölçülmüştür. En yüksek kayma hareketini gerçekleştirebilen *P. aeruginosa* iken, en düşük kayma hareketi ise *E. faecalis*’te bulunmuştur (Tablo 1).

Tablo 1. Normal ortamda bakterilerde kayma hareketi.

Hücreler	<i>P. aeruginosa</i>	<i>E. coli</i>	<i>E. faecalis</i>	Sıcaklık
Ort. Çap (mm)	9,66	6	5	30 °C
Ort. Çap (mm)	9	7,33	6,66	37 °C

Bakterilerde 30 °C KCl varlığında kayma hareketi

Bakterilerin kayma hareketlerinin ortalama çapları; *P. aeruginosa*, 8 mm; *E. coli*, 6,66 mm; *E. faecalis*, 5,66 mm olarak ölçülmüştür. En yüksek kayma hareketini gerçekleştirebilen *P. aeruginosa* iken en düşük kayma hareketi ise *E. faecalis*’ te bulunmuştur (Tablo 2).

Tablo 2. KCl ortamında bakterilerde kayma hareketi.

Hücreler	<i>P. aeruginosa</i>	<i>E. coli</i>	<i>E. faecalis</i>	Sıcaklık
Ort. Çap (mm)	8	6,66	5,66	30 °C
Ort. Çap (mm)	7,66	5,66	5,33	37 °C

Bakterilerde 37 °C’ de kayma hareketi

Bakterilerin kayma hareketlerinin ortalama çapları; *P. aeruginosa*, 9 mm; *E. coli*, 7,33 mm; *E. faecalis*, 6,66 mm ölçülmüştür. En yüksek kayma hareketini gerçekleştirebilen *P. aeruginosa* iken en düşük ise *E. faecalis*’ te bulunmuştur (Tablo 1).

Bakterilerde 37 °C KCl varlığında kayma hareketi

Bakterilerin kayma hareketlerinin ortalama çapları; *P. aeruginosa*, 7,66 mm; *E. coli*, 5,66 mm; *E. faecalis*, 5,33 mm ölçülmüştür. En yüksek kayma hareketini gerçekleştirebilen *P. aeruginosa* iken en düşük ise *E. faecalis*’ te bulunmuştur (Tablo 2).

Bakterilerde 25 °C’ de yüzme hareketi

Bakterilerin yüzme hareketlerinin ortalama çapları; *P. aeruginosa*, 32,33 mm; *E. coli*, 6,33 mm; *E. faecalis*, 6,66 mm ölçülmüştür. En yüksek yüzme hareketini gerçekleştirebilen *P. aeruginosa* iken en düşük ise *E. coli*’ de bulunmuştur (Tablo 3).

Tablo 3. Normal ortamda bakterilerde yüzme hareketi

Hücreler	<i>P. aeruginosa</i>	<i>E. coli</i>	<i>E. faecalis</i>	Sıcaklık
Ort. Çap (mm)	32,33	6,33	6,66	25°C

Bakterilerde 25 °C KCl varlığında yüzme hareketi

Bakterilerin yüzme hareketlerinin ortalama çapları; *P. aeruginosa*, 36 mm; *E. coli*, 5 mm; *E. faecalis*, 5,66 mm ölçülmüştür. En yüksek yüzme hareketini gerçekleştirebilen *P. aeruginosa* iken en düşük ise *E. coli* de bulunmuştur (Tablo 4).

Tablo 4. KCl ortamında bakterilerde kayma hareketi

Hücreler	<i>P. aeruginosa</i>	<i>E. coli</i>	<i>E. faecalis</i>	Sıcaklık
Ort. Çap (mm)	36	5	5,66	25 °C

Bakterilerde 30 °C' de titreme hareketi

Bakterilerin titreme hareketlerinin ortalama çapları; *P. aeruginosa*, 7,26 mm; *E. coli*, 5,73 mm; *E. faecalis*, 3,66 mm ölçülmüştür. En yüksek titreme hareketini gerçekleştirebilen *P. aeruginosa* iken en düşük ise *E. faecalis* 'te bulunmuştur (Tablo 5).

Tablo 5. Normal ortamda bakterilerde titreme hareketi

Hücreler	<i>P. aeruginosa</i>	<i>E. coli</i>	<i>E. faecalis</i>	Sıcaklık
Ort. Çap (mm)	7,26	5,73	3,66	30 °C
Ort. Çap (mm)	12	8,66	8	37 °C

Bakterilerde 30 °C KCl varlığında titreme hareketi

Bakterilerin titreme hareketlerinin ortalama çapları; *P. aeruginosa*, 10,33 mm; *E. coli*, 7,66 mm; *E. faecalis*, 7,33 mm ölçülmüştür. En yüksek titreme hareketini gerçekleştirebilen *P. aeruginosa* iken en düşük ise *E. faecalis* 'te bulunmuştur (Tablo 6).

Tablo 6. KCl ortamında bakterilerde kayma hareketi

Hücreler	<i>P. aeruginosa</i>	<i>E. coli</i>	<i>E. faecalis</i>	Sıcaklık
Ort. Çap (mm)	10,33	7,66	7,33	30 °C
Ort. Çap (mm)	9	7,33	7,33	37 °C

Not: Tablolardaki tüm sonuçlar 3 tekrarın ortalaması alınarak elde edilmiştir.

Bakterilerde 37 °C' de titreme hareketi

Bakterilerin titreme hareketlerinin ortalama çapları; *P. aeruginosa*, 12 mm; *E. coli*, 8,66 mm; *E. faecalis*, 8 mm ölçülmüştür. En yüksek titreme hareketini gerçekleştirebilen *P. aeruginosa* iken en düşük ise *E. faecalis* 'te bulunmuştur (Tablo 5).

Bakterilerde 37 °C KCl varlığında titreme hareketi

Bakterilerin titreme hareketlerinin ortalama çapları; *P. aeruginosa*; 9 mm, *E. coli*; 7,66 mm, *E. faecalis*; 7,33 mm ölçülmüştür. En yüksek titreme hareketini gerçekleştirebilen *P. aeruginosa* iken en düşük ise *E. faecalis* ve *E. coli* de bulunmuştur (Tablo 6).

TARTIŞMA VE SONUÇ

30 °C KCl varlığında en yüksek kayma aktivitesine 8 mm ile *P. aeruginosa* sahipken; en düşük ise 5,66 mm ile *E. faecalis* olmuştur. 37 °C KCl varlığında en yüksek değer 7,66 mm ile *P. aeruginosa* ve en düşük 5,33 mm ile *E. faecalis*'tir. Literatürde; farklı sıcaklık ve koşullarda kayma hareketi ile ilgili yapılmış benzer çalışmalara daha az rastlanmaktadır.

Kayma hareketi 30 °C ve 37 °C'de normal LB ve KCl içeren LB ortamlarında incelendi. 30 °C'de en yüksek kayma hareketi 9,66 mm ile *P. aeruginosa*'da iken en düşük değer 5 mm ile *E. faecalis*'te ölçülmüştür. 37 °C'de ise en yüksek 9 mm ile *P. aeruginosa* da ve en düşük 6,66 mm ile *E. faecalis*'te ile ölçülmüştür. Yapılan bir çalışmada, Takahashi ve ark. *P. aeruginosa* PAQ1'in suşları Davis minimal sentetik agar ortamında 37 °C oksijen varlığında (özellikle % 0.8 sodyum sitrat ve % 1.5 Eiken agar içeren) kayda değer bir yayılmanın olduğunu araştırmışlar ve sonuçta; % 0.1 sodyum sitrat varlığında 21,9±1,3 mm, Luria–Bertani 15,9±2,7 mm kaymanın olduğu sonucuna varmışlardır [8]. Literatürde genellikle kayma hareketi 30 °C'de incelenirken yaptığımız çalışmada 30 °C'nin yanı sıra 37 °C'de kayma hareketi gözlemlenmiştir.

Kayma hareketi ile ilgili yapılan bir başka çalışmada *P. aeruginosa* PA14 ve *P. aeruginosa* PAO1 suşları kullanılmış ve bakteriler 37 °C' de TSB'li ortamda üretilmiştir. Bu çalışma ile *P. aeruginosa* suşlarının kayma hareketini gerçekleştirebildiği gösterilmiştir [9]. Yapılan başka bir başka çalışmada *P. aeruginosa*'nın kayma hareketi incelenmiştir. Bu çalışmada da *P. aeruginosa* PA14 suşu kullanılmıştır. 24 ve 48 saat arasında gerçekleşen hareketler gözlenmiştir [10]. 25 °C LB ortamında en yüksek yüzme hareketini 32,33 mm ile *P. aeruginosa* ve en düşük 6,33 mm ile *E. coli* olmuştur. Yapılan başka bir çalışmada *P. aeruginosa* 57RP suşunun yüzme hareketi ile ilgili bir araştırma yapılmış ve çalışmada yüzme hareketi için % 1 Tripton, % 0,5 NaCl ve % 0,3 agar besi ortamı kullanılmıştır. Kültürler 16 saat 25 °C inkübe edilmiş, *P. aeruginosa* 57RP suşunun yüzme hareketini gerçekleştirebildiği gösterilmiştir [8]. Tezimiz kapsamında yaptığımız 25 °C KCl içeren LB ortamında en yüksek yüzme hareketi 36 mm ile *P. aeruginosa* ve en düşük 5 mm ile *E. coli*'de gözlemlendi. Literatürde; 25 °C normal ve KCl varlığında gerçekleştirilen yüzme hareketi ile ilgili yapılmış benzer çalışmalara daha az rastlanmıştır.

Yüzme hareketi ile ilgili yapılan bir başka çalışmada *P. aeruginosa*'nın farklı suşları için yarı katı agarlı M9 besiyeri kullanılmıştır. Bakterileri ilk olarak LB ortamında 37 °C' de 2 saat inkübe edilmiş ve daha sonrasında hazırladıkları yarı katı agarlı besiyerinin ortasına 10 µl bakterileri ekleyerek 48 saat 37 °C inkübe edilmiştir. Çalışmanın sonucunda *P. aeruginosa*'nın yüzme hareketini gerçekleştirebildiği gösterilmiştir [4,11]

30 °C LB ortamında en yüksek titreme hareketini gerçekleştiren 7,26 mm ile *P. aeruginosa* iken en düşük titreme hareketi yapan 3,66 mm *E. faecalis* yapmıştır. 37 °C LB ortamında en yüksek titreme hareketi 12 mm *P. aeruginosa* da ve en düşük 8 mm ile *E. faecalis* de ölçülmüştür. Yapılan bir çalışmada *P. aeruginosa*'nın titreme hareketi üzerine bir araştırma yapılmış, çalışma sonucu *P. aeruginosa*'nın yaptığı titreme hareketinin morfolojik görüntüsünü incelemişler ve çaplarının ölçümünü 0,5-0,6 mm olarak gözlemişlerdir [12].

Titreme hareketi ile ilgili yapılan bir çalışmada *P. aeruginosa* türleri kullanılmış ve bakterileri % 1,5 agar içeren LB ortamında 30 °C ve 37 °C'de inkübe edilmiş ve bu çalışmanın sonucunda ışık mikroskobu ile *P. aeruginosa*'nın yaptığı titreme hareketinin morfolojik görüntüsü incelenerek ve hareket çaplarının ölçüm sonucu 0,5 - 0,6 mm olarak bulunmuştur [12]. Yapılan başka bir çalışmada bakteriler bir gün önce LB' de 37 °C'de üretilmiş ve daha sonra bu hareket için hazırlanmış olan besiyerine bakterilerin ekimi yapılarak 25 °C'de gece boyu inkübe edilmiştir. Çalışmanın sonucu *P. aeruginosa* suşlarının titreme hareketini yapabildiğini gösterilmiştir [13].

Yapılan başka bir çalışmada salisilik asidin bakteriyel hareketler (kayma, yüzme, titreme) üzerine etkisi araştırılmıştır. Bu çalışmada farklı *P. aeruginosa* mutantları kullanılmıştır ve ortama da 25 ve 50 mM salisilik asit konularak değerlendirme yapılmıştır. Bu çalışmanın sonucunda salisilik asidin miktarı arttıkça mutantların bakteriyel hareketinde bir azalış olduğu gösterilmiştir [7]. Başka bir çalışmada *P. aeruginosa* 57RP suşunun bakteriyel hareketi incelenmiş ve bakteriler 37 °C'de LB ortamda gece boyu üretilmiştir. Yüzme hareketinde; % 1 Triptonlu besiyeri 25 °C'de 16 saat inkübe edilmiş, titreme hareketinde; % 1'li agar içeren besiyeri 30 °C'de 24-48 saatlerde inkübe edilmiş ve kayma hareketinde; % 0,5 Bacto agarlı besiyeri 30 °C'de 24 saat inkübe edilmiştir. Yapılan bu çalışma sonucunda *P. aeruginosa* 57RP suşunun kayma, yüzme ve titreme hareketlerini gerçekleştirebildiği gösterilmiştir [14].

Titreme ve yüzme hareketi ile ilgili yapılan bir çalışmada sığırdan ve diğer kaynaklardan (insan ve çevre) izole edilmiş *P. aeruginosa* türleri kullanılarak bir araştırma yapılmıştır. Titreme hareketinde % 1 agarlı LB ortamı kullanıldı ve 30 °C 24 saat inkübe edilirken, yüzme hareketinde % 1 Tripton, % 0,3 agar, % 0,5 NaCl varlığında ve 24 saat 26 °C' de inkübe edilmiş ve *P. aeruginosa* türlerinin titreme ve yüzme hareketi yaptığı belirtilmiştir [8]. Kayma ve yüzme hareketi ile ilgili yapılan bir çalışmada *P. aeruginosa*'nın bu hareketleri yapabildiği belirtilmiştir [15].

Yaptığımız çalışma kapsamında 30 °C KCl içeren LB ortamında en yüksek titreme hareketi yapan 10,33 mm ile *P. aeruginosa* iken, en düşük 7,33 mm ile *E. faecalis* olmuştur. 37 °C KCl içeren LB ortamında en yüksek titreme hareketi 9 mm ile *P. aeruginosa*, en düşük değer 7,33 mm ile *E. faecalis* ve *E. coli*'te gözlemlendi. Literatürde; farklı sıcaklık ve koşullarda titreme hareketi ile ilgili yapılmış benzer çalışmalara yeterince rastlanmamıştır. Yaptığımız çalışmalara benzer çalışmalarda görülmemektedir. Bu konuda çalışacak bilim insanlarına çalışmamızın yol gösterici olacağı kanısındayız.

TEŞEKKÜR

Yazarlar, bu çalışmayı destekleyen İnönü Üniversitesi Bilimsel Araştırma Projeleri Destek Birimine (APYB 2015/23) teşekkür eder.

KAYNAKLAR

- [1] Akoğlu, A. 2006. Çiğ sütte *Pseudomonas aeruginosa* Sayılması için Yöntem Modifikasyonları Üzerine Çalışmalar. Ankara Üniversitesi, Gıda Mühendisliği Anabilim Dalı. Yüksek Lisans Tezi, 68 S.
- [2] Baştürk, S. 2005. *Escherichia coli*, *Klebsiella pneumoniae*, *Pseudomonas aeruginosa* ve *Acinetobacter baumannii* Suşlarında Çeşitli Kinolon Grubu Antibiyotiklerin Duyarlılıklarının Araştırılması. Haseki Eğitim ve Araştırma Hastanesi İstanbul, Uzmanlık Tezi, 61 S.
- [3] Kayaoğlu, G., Akca, G., Erten, H. 2010. Geleneksel Endodontik Dezenfektanların *Enterococcus faecalis* üzerinde Antibakteriyel Etkilerinin İncelenmesi, Gazi Üniversitesi Diş Hekimliği Fakültesi Derg., 27 (3): 175-179.
- [4] Vater, SM., WeiBe, S., Maleschlijski, S., Lotz, C., Koschitzki, F., Schwartz, T., Obst, U., Rosenhahn, A. 2014. Swimming Behavior of *Pseudomonas aeruginosa* Studied by Holographic 3D Tracking. PLOS, 9 (1): 1-11.
- [5] Tremblay, J., Richardson, A. P., Lepine, F., Deziel, E. 2007. Self-produced Extracellular Stimuli Modulate the *Pseudomonas aeruginosa* Swarming Motility Behaviour. Environ. Microbiol., 9 (10): 2622-2630.
- [6] Köhler, T., Cuty, L. K., Barja, F., Van Delden, C., Pechere, JC. 2000. Swarming of *Pseudomonas aeruginosa* is Dependent on Cell-to-Cell Signaling and Requires Flagella and Pili. J. Bacteriol., 182 (21): 5990-5996.
- [7] Chow, S., Gu, K., Jiang, L., Nassour, A. 2011. Salicylic Acid Affects Swimming, Twitching and Swarming Motility in *Pseudomonas aeruginosa*, Resulting in Decreased Biofilm Formation, JEMI, 15: 22-29.
- [8] Takahashi, C., Nozawa T., Tanikawa T., Nakagawa Y., Wakita J., Matsushita M., Matsuyama T. 2008. Swarming of *Pseudomonas aeruginosa* PAO1 without Differentiation into Elongated Hyperflagellates on Hard Agar Minimal Medium. FEMS Microbiol. Lett., 280 (2): 169-175.
- [9] Tremblay, J., Deziel, E. 2008. Improving the Reproducibility of *Pseudomonas aeruginosa* Swarming Motility Assays. J. Basic Microbiol., 48 (6): 509-515.
- [10] Caiazza, NC., Robert MQS., Toole, GAO. 2005. Rhamnolipids Modulate Swarming Motility Patterns of *Pseudomonas aeruginosa*. J. Bacteriol., 187 (21): 7351-7361.
- [11] Rashid, MH., Narayana, NR., Kornberg, A. 2000. Inorganic Polyphosphate is Required for Motility of Bacterial Pathogens, J. Bacteriol., 182 (1): 225-227.
- [12] Semler, ABT., Cynthia, BW., Mattick, JS. 1999. A Re-Examination of Twitching Motility in *Pseudomonas aeruginosa*. Microbiol., 145: 2863-2873.
- [13] Miller, RM., Tomaras, AP., Barker, AP., Voelker, DR., Chan, ED., Vasil, AI., Vasil, ML. 2008. *Pseudomonas aeruginosa* Twitching Motility-Mediated Chemotaxis

Towards Phospholipids and Fatty Acids: Specificity and Metabolic Requirements. J. Bacteriol., 190 (11): 4038-4049.

[14] Deizel, E., Comeau, Y., Villemur, R. 2001. Initiation of Biofilm Formation by *Pseudomonas aeruginosa* 57RP Correlates with Emergence of Hyperpilated and Highly Adherent Phenotypic Variants Deficient in Swimming, Swarming, and Twitching Motilities. J. Bacteriol., 183 (4): 1195-1204.

[15] Murray, T.S., Kazmierczak, B.I. 2006. FlhF is Required for Swimming and Swarming in *Pseudomonas aeruginosa*. J. Bacteriol., 188 (19): 6995-7004.