

**О.І. Балко, Л.В. Ярошенко, О.Б. Балко, Л.А. Пасічник,
Л.В. Авдєєва**

Інститут мікробіології і вірусології імені Д.К. Заболотного НАН України,
вул. Академіка Заболотного, 154, Київ, 03143, Україна,
тел.: +38 (044) 526 24 09, e-mail: olga-balko@ukr.net

АКТИВНІСТЬ БАКТЕРІОЦИНІВ *PSEUDOMONAS AERUGINOSA* ЩОДО ФІТОПАТОГЕННИХ ШТАМІВ *PSEUDOMONAS SYRINGAE*

Мета. Дослідити активність бактеріоцинів *Pseudomonas aeruginosa* щодо фітопатогенних штамів *Pseudomonas syringae*. **Методи.** Вплив лізатів *P. aeruginosa* на бактерії *P. syringae* перевіряли методами «двошарового агару» та серійних двократних розведень. Підвищення концентрації піоцинів у складі досліджуваних лізатів досягали шляхом послідовної двохетапної оптимізації умов культивування штамів-продуцентів та індукції бактеріоцинів. Концентрування бактеріоцинів здійснювали висолюванням 70% сульфатом амонію. **Результати.** Бактеріостатична активність вихідних лізатів *P. aeruginosa* коливалася в межах 20–40 ОА/мл щодо окремих штамів *P. syringae*. Встановлено, що діючими речовинами у складі лізатів були низькомолекулярні піоцини S-типу. Показано, що активність бактеріоцинів можна підвищити завдяки вирощуванню штамів-продуцентів при 28 °С в середовищі LB за інтенсивної аерації та/або внесенні налідиксової кислоти до кінцевої концентрації 100 мкг/мл в кінці експоненціальної фази росту культур продуцентів і забезпеченні контакту із бактеріальною суспензією протягом трьох годин. Ефективність застосування оптимізації умов культивування та індукції бактеріоцинів залежала від штаму-продуцента. Запропоновані підходи дозволили підвищити активність лізату РАЕ-22 більш, ніж у 40 разів, наслідком чого було розширення спектру впливу піоцинів на усі штами *P. syringae* та збільшення зон відсутності росту до 26 мм. **Висновки.** Низькомолекулярні піоцини S-типу *Pseudomonas aeruginosa* характеризуються помірним та високим рівнем активності до більшості досліджених штамів *P. syringae*. Синтез бактеріоцинів лізату РАЕ-22, активних щодо фітопатогенних культур, залежить від умов вирощування штаму-продуцента, тоді як лізату РАЕ-8 – від оптимізації процесу індукції. На активність піоцинів у складі інших лізатів – РАЕ-19, РАЕ-24 і РАЕ-41, впливають обидва вказані чинники.

Ключові слова: бактеріоцини, *Pseudomonas aeruginosa*, антимікробна активність, фітопатогенні бактерії, *Pseudomonas syringae*.

За даними продовольчої і сільськогосподарської комісії ООН (FAO), бактеріальні хвороби спричиняють втрату близько 30% урожаю сільськогосподарських культур [10]. Серед збудників бактеріальних хвороб рослин



значною частотою виділення (50–80% – на зернобобових і до 90% – на зернових культурах) і високою шкодочинністю характеризуються штами *Pseudomonas syringae* [4]. Цьому мікроорганізму притаманна висока стійкість (90–100%) до більшості комерційних препаратів пестицидів та агрохімікатів [3].

Як наслідок, постає необхідність пошуку нових, альтернативних до існуючих препаратів, засобів впливу на фітопатогенні мікроорганізми. За антибактеріальною активністю бактеріоцини не поступаються клінічним антибіотикам [7]. Раніше нами було виявлено низку штамів *Pseudomonas aeruginosa* – продуцентів високоактивних бактеріоцинів (піоцинів) [1].

Метою даної роботи було дослідити активність бактеріоцинів *Pseudomonas aeruginosa* щодо фітопатогенних штамів *Pseudomonas syringae*.

Матеріали і методи

Об'єктом дослідження були бактеріоцини, отримані із 11 штамів *Pseudomonas aeruginosa*, УКМ В-1, УКМ В-6, УКМ В-7, УКМ В-9, УКМ В-13, УКМ В-330, УКМ В-332, УКМ В-333, УКМ В-335, УКМ В-349, УКМ В-353, що зберігаються в Українській колекції мікроорганізмів (УКМ, Інститут мікробіології і вірусології імені Д.К. Заболотного НАН України). Для оцінки антимікробної активності піоцинів використовували тест-штами *P. aeruginosa* УКМ В-3 і УКМ В-10, а також штами бактерій збудників бактеріальних хвороб рослин: *P. savastanoi* pv. *phaseolicola* УКМ В-1026 (рекласифікований вид *P. syringae*), *P. syringae* pv. *coronafaciens* УКМ В-1154, *P. syringae* pv. *syringae* УКМ В-1027, *P. syringae* pv. *atrofaciens* УКМ В-1013 і ІМВ 9290 (Інститут мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України), *P. syringae* pv. *lachrymans* УКМ В-1039.

Для отримання вихідних лізатів в суспензії культур-продуцентів у логарифмічній фазі росту вносили налідиксову кислоту до кінцевої концентрації 20 мкг/мл, інкубували 3–4 год, процес індукції зупиняли додаванням хлороформу. Лізати очищали від бактеріального детриту шляхом низькошвидкісного центрифугування на центрифугі ОПН-8 при 4 тис. г протягом 30 хв. Отримані супернатанти фільтрували через стерильні паперові фільтри і зберігали у щільно закритих ємностях при 4 °С, використовуючи хлороформ як консервант [1]. Лізат, отриманий із штаму *P. aeruginosa* УКМ В-1 позначали як РАЕ-1; із штаму УКМ В-6 – як РАЕ-5; УКМ В-7 - РАЕ-6, УКМ В-9 - РАЕ-8, УКМ В-13 - РАЕ-14, УКМ В-330- РАЕ-19, УКМ В-332 - РАЕ-21, УКМ В-333 - РАЕ-22, УКМ В-335 - РАЕ-24, УКМ В-349 - РАЕ-38, УКМ В-353 - РАЕ-41.

Властивості речовин отриманих лізатів досліджували відповідно до описаних раніше методик [1].

Концентрування бактеріоцинів здійснювали методом висолювання 70% сульфатом амонію протягом доби при 4 °С. Осад отримували при 30 тис. г і 4 °С протягом 30 хв та ресуспендували в 6 мл 20 мМ Тріс-буферу (рН 7,5). Зразки діалізували через діалізну мембрану (3,5 кДа) проти 50 мл 20 мМ Тріс-буферу протягом доби при 4 °С із однократною заміною діалізного буферу. Очистку від нерозчинних домішок проводили за допомогою низькошвидкісного центрифугування на центрифугі ОПН-8 при 4 тис. г протягом 30 хв. [12].

Антимікробну активність лізатів визначали методом «двошарового агару» [8].



У випадку появи зон відсутності росту однакового діаметру активність піоцинів оцінювали за прозорістю даних зон [13]. Кількісні показники активності лізатів визначали методом серійних двократних розведень. Активність речовин визначали за максимальним розведенням, здатним викликати утворення зони лізису. Отримані результати виражали в одиницях активності – ОА/мл [11].

Результати та їх обговорення

На початковому етапі роботи досліджено активність вихідних лізатів 11 продуцентів бактеріоцинів *Pseudomonas aeruginosa* щодо 6 штамів *Pseudomonas syringae* та встановлено, що компоненти РАЕ-1, РАЕ-5, РАЕ-6 пригнічували лише *P. savastanoi* pv. *phaseolicola* УКМ В-1026 і *P. syringae* pv. *coronafaciens* УКМ В-1154 (табл. 1), а показники їх кілерної активності становили 20 і 40 ОА/мл, відповідно.

Таблиця 1

Активність бактеріоцинів у складі вихідних лізатів *Pseudomonas aeruginosa* щодо штамів *Pseudomonas syringae*

Table 1

The activity of *Pseudomonas aeruginosa* bacteriocins in initial lysates against *Pseudomonas syringae* strains

Лізати	Тест-штами <i>Pseudomonas syringae</i>					
	УКМ В-1027	УКМ В-1039	ІМВ 9290	УКМ В-1154	УКМ В-1013	УКМ В-1026
РАЕ-1	–	–	–	+	–	±
РАЕ-5	–	–	–	+	–	±
РАЕ-6	–	–	–	+	–	±
РАЕ-8	–	–	–	–	–	–
РАЕ-14	–	–	–	–	–	+
РАЕ-19	–	–	–	–	–	–
РАЕ-21	–	–	–	–	–	–
РАЕ-22	–	–	–	–	–	+
РАЕ-24	–	–	–	–	–	+
РАЕ-38	–	–	–	–	–	–
РАЕ-41	–	–	–	–	–	–

Примітки: Тут і в табл. 2 і 3 вказано прозорість зон затримки росту в ділянках нанесення зразків бактеріоцинів: – відсутність зони затримки росту; ± прозорість незначна; + прозорість слабка; ++ прозорість виражена; +++ прозорість чітка.

Note: There and in tabl. 2 and 3 it is denoted the transparency of growth inhibition area in points of bacteriocin application: – the absence of growth inhibition, ± little transparency, + weak transparency, ++ marked transparency, +++ clear transparency.

Лізати РАЕ-14, РАЕ-22, РАЕ-24 затримували ріст виключно *P. savastanoi* pv. *phaseolicola* УКМ В-1026, хоча їх активність щодо даного штаму виявилась вдвічі вищою, ніж у попередніх зразків – 40 ОА/мл. Досліджувані лізати характеризувалися бактеріостатичним ефектом і утворювали зони затримки росту діаметром близько 6–8 мм. Інші використані штами фітопатогенних



бактерій до компонентів вихідних зразків виявилися не чутливими.

Отримані лізати додатково перевіряли на активність щодо *P. aeruginosa* УКМ В-3 і УКМ В-10 – високочутливих до дії бактеріоцинів штамів. Встановлено, що усі 11 лізатів пригнічували ріст штамів *P. aeruginosa* УКМ В-3 і УКМ В-10 із утворенням виражених зон лізису. Таким чином, показано, що у складі вихідних лізатів містяться речовини, здатні затримувати ріст не лише штамів *P. aeruginosa*, але й *P. syringae*, хоча спектр їх активності щодо останніх є доволі вузьким.

В подальшому вивчали властивості речовин у складі досліджуваних лізатів. Було встановлено, що дані антимікробні компоненти при перенесенні із сформованих зон лізису на чистий газон індикаторної культури не утворювали фагових бляшок, не впливали на власні культури-продуценти, не візуалізувалися при електронній мікроскопії, не осаджувалися при ультрацентрифугуванні, не розщеплялися після обробки ДНКазою та РНКазою, проте втрачали активність після термоінактивації при 80 °С і обробки трипсином. Досліджувані речовини характеризувалися вузьким спектром дії, оскільки впливали виключно на бактерії роду *Pseudomonas* і не пригнічували ріст інших мікроорганізмів. Як і в попередніх дослідженнях [1], отримані результати підтвердили належність даних речовин до низькомолекулярних бактеріоцинів - піоцинів S-типу.

В геномі *P. aeruginosa* показано одночасне існування низки генів піоцинів і відмічено множинність їх виділення [7]. Наявність декількох генів зумовлює можливість різної інтенсивності їх експресії під впливом певних індуквальних факторів [9]. Це дало нам підстави припустити, що вузький спектр і низький рівень активності досліджуваних лізатів щодо штамів фітопатогенних бактерій пов'язані з низьким вмістом активних щодо *P. syringae* бактеріоцинів. Посилення експресії генів даних піоцинів здійснювали шляхом послідовної двохетапної оптимізації культивування та індукції бактеріоцинів. Ефект від кожного етапу оцінювали за активністю лізатів 6 штамів-продуцентів *P. aeruginosa*. Згідно із попередніми дослідженнями [2], оптимальні умови культивування забезпечувалися вирощуванням штамів при 28 °С в багатому живильному середовищі LB за інтенсивної аерації. Перевірка активності лізатів після проведеного етапу оптимізації культивування показала максимальне розширення спектру активності лізату РАЕ-22 (табл. 2).

Натомість, вплив даних умов культивування на активність бактеріоцинів у складі лізатів РАЕ-19, РАЕ-24 і РАЕ-41 був менш вираженим.

На наступному етапі роботи оцінювали вплив оптимізації процесу індукції на активність піоцинів *P. aeruginosa*. За результатами попередніх досліджень [2], виділення бактеріоцинів з максимальними показниками активності відбувається при внесенні індуктора – налідиксової кислоти до кінцевої концентрації 100 мкг/мл в кінці експоненціальної фази росту культур продуцентів та інкубуванні з бактеріальною суспензією протягом 3 годин (табл. 3).



Таблиця 2

Активність бактеріоцинів *Pseudomonas aeruginosa* щодо *Pseudomonas syringae* після оптимізації умов культивування штамів-продуцентів

Table 2

The activity of *Pseudomonas aeruginosa* bacteriocins against *Pseudomonas syringae* after optimization of strain- producer cultivation conditions

Лізати	Тест-штами <i>Pseudomonas syringae</i>					
	УКМ В-1027	УКМ В-1039	ІМВ 9290	УКМ В-1154	УКМ В-1013	УКМ В-1026
РАЕ-8	–	–	–	–	–	–
РАЕ-19	±	±	–	–	–	–
РАЕ-21	–	++	–	–	–	–
РАЕ-22	–	±	±	±	±	+
РАЕ-24	±	±	–	–	–	+
РАЕ-41	±	±	–	–	–	–

Таблиця 3

Активність бактеріоцинів *Pseudomonas aeruginosa* щодо *Pseudomonas syringae* після оптимізації процесу індукції

Table 3

The activity of *Pseudomonas aeruginosa* bacteriocins against *Pseudomonas syringae* after induction optimization

Лізати	Тест-штами <i>Pseudomonas syringae</i>					
	УКМ В-1027	УКМ В-1039	ІМВ 9290	УКМ В-1154	УКМ В-1013	УКМ В-1026
РАЕ-8	–	±	–	++	±	+
РАЕ-19	±	±	–	++	+	++
РАЕ-21	–	++	–	++	+	+
РАЕ-22	–	±	±	++	±	++
РАЕ-24	±	±	–	++	+	++
РАЕ-41	±	±	–	+++	+	++

Показано, що за вказаних умов підвищувалася активність більшості лізатів і спостерігали розширення спектру їх дії до штамів фітопатогенних бактерій. Максимально виражений ефект було досягнуто для лізату РАЕ-8. Бактеріоцини даного лізату на попередньому етапі не впливали на жоден із штамів фітопатогенних бактерій, тоді як після проведення оптимізації індукції спричиняли затримку росту одразу чотирьох культур. Натомість, активність піоцинів РАЕ-22 на даному етапі суттєво не змінювалася. Таким чином, після проведення обох етапів оптимізації лізати РАЕ-8 і РАЕ-21 виявляли антимікробну активність щодо чотирьох із шести штамів *P. syringae*. Бактеріоцини лізатів РАЕ-19, РАЕ-24 і РАЕ-41 додатково впливали на *P. syringae* рв. *syringae* УКМ В-1027, а РАЕ-22 – пригнічували ріст *P. syringae* рв. *atrofaciens*



ІМВ 9290, стійкого до впливу інших лізатів. Необхідно відмітити, що активність піоцинів PAE-8 зростала виключно після оптимізації процесу індукції, а лізату PAE-22 – при забезпеченні оптимальних умов культивування штаму-продуцента. Вплив індуквальних чинників на інтенсивність виділення піоцинів, пов'язаний із ResA-залежною системою активації і є характерним для бактеріоцинів даного виду [7]. Натомість, стимуляція синтезу піоцинів за допомогою оптимізації умов культивування описана вперше, хоча була відмічена у бактеріоцинів інших бактерій [6].

Незважаючи на досягнуте розширення спектру активності, отримані бактеріоцини характеризувалися слабкою бактеріостатичною дією. Це проявлялося затримкою росту фітопатогенних культур лише в місці їх нанесення і втратою активності при 4–8 кратному розведенні лізатів. Відомо, що для лізису однієї бактеріальної клітини необхідна певна кількість молекул піоцинів S-типу [5]. Проведені етапи оптимізації, очевидно, підвищили вміст піоцинів до рівня, необхідного для лізису більшості штамів *P. syringae*. Це дало нам підстави припустити, що подальше концентрування піоцинів у складі лізатів дозволить додатково розширити спектр і підвищити показники активності. Як об'єкт для подальших досліджень вибрано лізат PAE-22, який характеризувався нетиповим спектром активності. Отриманий після концентрування лізат впливав на усі досліджувані культури *P. syringae*, зокрема *P. syringae* pv. *syringae* УКМ В-1027 (табл. 4), що не спостерігали на попередніх етапах.

Таблиця 4

Активність бактеріоцинів лізату PAE-22 щодо штамів *Pseudomonas syringae* після проведеного концентрування методом висолювання сульфатом амонію

Table 4

The activity of PAE-22 lyzate bacteriocins against *Pseudomonas syringae* after concentration by ammonium sulfate salting

Штам <i>Pseudomonas syringae</i>	Діаметр зони затримки росту, мм
УКМ В-1039	9±1
УКМ В-1027	14±1
ІМВ 9290	17±2
УКМ В-1013	19±1
УКМ В-1154	21±2
УКМ В-1026	21±2

Як видно з отриманих результатів, окрім передбачуваного розширення спектру впливу лізату було відмічено збільшення зон затримки росту. Діаметри зон лізису більшості штамів коливалися в діапазоні 9–20 мм, а на *P. syringae* pv. *coronafaciens* УКМ В-1154 і *P. savastanoi* pv. *phaseolicola* УКМ В-1026 – перевищували 20 мм. При цьому, пригнічення росту штаму УКМ В-1026 продовжувалося навіть протягом другої доби культивування, що проявлялось збільшенням зони затримки росту до 26 мм. Це свідчить про помірний та високий рівень активності концентрованого лізату PAE-22 щодо більшості фітопатогенних штамів *P. syringae* і пов'язано із підвищенням концентрації бактеріоцинів. В даному випадку піоцини спричиняли лізис культури



не лише в ділянці їх нанесення, як вихідні лізати, але й дифундували через напіврідкий агар, що проявлялося збільшенням діаметру зон затримки росту. Визначення кілерної активності концентрованого лізату PAE-22 показало, що по відношенню до усіх досліджуваних штамів *P. syringae* вказаний показник становив 1600 ОА/мл. Як було відмічено раніше, вихідний лізат даного штаму впливав лише на *P. savastanoi* рв. *phaseolicola* УКМ В-1026, а його активність становила 40 ОА/мл. Отже, використані методи культивування та концентрування дозволили підвищити вміст піоцинів PAE-22 щонайменше у 40 разів.

Таким чином, низькомолекулярні піоцини S-типу *Pseudomonas aeruginosa* характеризуються помірним та високим рівнем активності відносно більшості досліджених штамів *Pseudomonas syringae*. Активність бактеріоцинів лізату PAE-22 щодо фітопатогенних культур залежить від умов вирощування штаму-продуцента, тоді як лізату PAE-8 – від оптимізації процесу індукції. На активність піоцинів у складі інших лізатів – PAE-19, PAE-24 і PAE-41 впливають обидва вказані фактори.

**O.I. Balko, L.V. Yaroshenko, O.B. Balko, L.A. Pasichnyk,
L.V. Avdeeva**

Zabolotny Institute of Microbiology and Virology NAS of Ukraine,
154, Zabolotny str., Kyiv, 03143, Ukraine, tel.:+38 (044) 526 24 09,
e-mail: olga-balko@ukr.net

***PSEUDOMONAS AERUGINOSA* BACTERIOCIN ACTIVITY AGAINST *PSEUDOMONAS SYRINGAE* PHYTOPATHOGENIC STRAINS**

Summary

The aim of work was the research of *Pseudomonas aeruginosa* bacteriocin activity against *Pseudomonas syringae* phytopathogenic strains. **Methods.** The influence of eleven *P. aeruginosa* lysates on six *P. syringae* cultures was tested by double-layer agar and serial two-fold dilution methods. The pyocin concentration in lysate composition was increased by consecutive two-step optimization including conditions of strain-producer cultivation and induction of bacteriocins. The bacteriocin concentration was conducted by salting-out with 70% ammonium sulphate. **Results.** The bacteriostatic activity of initial *P. aeruginosa* lysates varied from 20 to 40 AU/ml against certain *P. syringae* strains. The low-molecular-weight pyocins of S-type were found to be the active components of the lysates. It was revealed that bacteriocin activity can be increased by means of strain-producer cultivation at 28°C in LB medium under intensive aeration and/ or addition of nalidixic acid to 100 mkg/ml final concentrations in the end of exponential growth stage under contact with bacterial suspension for three hours. The effectiveness of cultivation condition optimization and bacteriocin induction depended on a strain-producer. The introduced approaches brought in increase of PAE-22 lysate activity more than in 40 times, resulting into the widening of bacteriocin spectrum against all *P. syringae* strains and extension of growth absence areas to 26 mm. **Conclusions.** *Pseudomonas aeruginosa* low-molecular-weight S-type bacteriocins are characterized by moderate and high activity levels against the majority of researched *P. syringae* strains. The activity of PAE-22 lysate bacteriocins against



phytopathogenic strains depended on cultivation conditions, whereas PAE-8 lysate – on induction optimization. Both mentioned factors influenced on bacteriocin activity of other lysates: PAE-19, PAE-24 and PAE-41.

Key words: bacteriocins, Pseudomonas aeruginosa, antimicrobial activity, phytopathogenic bacteria, Pseudomonas syringae.

**О.І. Балко, Л.В. Ярошенко, А.Б. Балко, Л.А. Пасичник,
Л.В. Авдеева**

Институт микробиологии и вирусологии имени Д.К. Заболотного НАН Украины,
ул. Академика Заболотного, 154, Киев, 03143, Украина,
тел.: +38 (044) 526 24 09, e-mail: olga-balko@ukr.net

АКТИВНОСТЬ БАКТЕРИОЦИНОВ *PSEUDOMONAS AERUGINOSA* ПРОТИВ ФИТОПАТОГЕННЫХ ШТАММОВ *PSEUDOMONAS SYRINGAE*

Реферат

Цель. Изучение активности бактериоцинов *Pseudomonas aeruginosa* против фитопатогенных штаммов *Pseudomonas syringae*. **Методы.** Влияние одиннадцати лизатов *P. aeruginosa* на шесть культур *P. syringae* было исследовано методами «двухслойного агара» и серийных двукратных разведений. Повышение концентрации пиоцинов в составе исследуемых лизатов проводили путем последовательной двухэтапной оптимизации условий культивирования штаммов-продуцентов и индукции бактериоцинов. Для концентрирования бактериоцинов использовали высаливание 70% сульфатом аммония. **Результаты.** Бактериостатическая активность исходных лизатов *P. aeruginosa* колебалась в пределах 20–40 ЕА/мл в отношении некоторых штаммов *P. syringae*. Активными компонентами в составе лизатов являлись низкомолекулярные пиоцины S-типа. Показано, что активность бактериоцинов можно повысить путем культивирования штаммов-продуцентов в среде LB при 28 °C и интенсивной аэрации и/или внесении налидиксовой кислоты в конечной концентрации 100 мкг/мл в конце экспоненциальной фазы роста культур продуцентов и обеспечении контакта с бактериальной суспензией в течение трех часов. Эффективность использования оптимизации условий культивирования и индукции бактериоцинов зависели от штамма-продуцента. Предложенные подходы позволили повысить активность лизата PAE-22 более чем в 40 раз, вследствие чего наблюдалось расширение спектра действия пиоцинов на все штаммы *P. syringae* и увеличение зон отсутствия роста до 26 мм. **Выводы.** Низкомолекулярные пиоцины S-типа *Pseudomonas aeruginosa* характеризуются средним и высоким уровнем активности относительно большинства исследованных штаммов *P. syringae*. Активность бактериоцинов лизата PAE-22 против фитопатогенных культур зависит от условий культивирования штамма-продуцента, тогда как для лизата PAE-8 – от оптимизации процесса индукции. На активность пиоцинов в составе других лизатов: PAE-19, PAE-24 и PAE-41, влияют оба указанных фактора.

Ключевые слова: бактериоцины, *Pseudomonas aeruginosa*, антимикробная активность, фитопатогенные бактерии, *Pseudomonas syringae*.



СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Балко А.Б., Авдеева Л.В. Скрининг продуцентів бактериоциноподобних речовин, активних по отношению к *Pseudomonas aeruginosa* // Мікробіол. журн. – 2012. – 74, № 2. – С. 8–13.
2. Балко А.Б., Видасов В.В., Авдеева Л.В. Оптимизация условий индукции бактериоцинов *Pseudomonas aeruginosa* // Мікробіол. журн. – 2013. – 75, № 1. – С. 79–85.
3. Буценко Л.М., Булеца Н.М., Пасічник Л.А. Збудники бактеріальних хвороб пшениці за дії абіотичних факторів // Вісник аграрної науки. – 2015. – № 9. – С. 31–35.
4. Гвоздяк Р.І., Пасічник Л.А., Яковлева Л.М., Мороз С.М., Литвинчук О.О., Житкевич Н.В., Ходос С.Ф., Буценко Л.М., Данкевич Л.А., Гринник І.В., Патица В.П. Фітопатогенні бактерії. Бактеріальні хвороби рослин: монографія. – К.: ТОВ «НВП «Інтерсервіс», 2011. – 444 с.
5. Daw M.A., Falkner F.R. Bacteriocins: Nature, Function and Structure. // Micron. – 1996. – 27, № 6. – P. 467–479.
6. Duen-yau Chuang, Yung-chei Chien, Huang-Pin Wu Cloning and Expression of the *Erwinia carotovora subsp. carotovora* Gene Encoding the Low-Molecular-Weight Bacteriocin Carocin S1 // Journal of Bacteriology. – 2007. – 189, № 2. – P. 620–626.
7. Ghequire M.G.K., De Mot R. Ribosomally encoded antibacterial proteins and peptides from *Pseudomonas* // FEMS Microbiol. Rev. – 2014. – 38. – P. 38523–38568.
8. Ling H., Saeidi N., Rasouliha B.H., Chang M.W. A predicted S-type pyocin shows a bactericidal activity against clinical *Pseudomonas aeruginosa* isolates through membrane damage // FEBS Lett. – 2010. – 584, N. 15. – P. 3354–3358.
9. Michel-Briand Y & Baysse C The pyocins of *Pseudomonas aeruginosa*. // Biochimie. – 2002. – 84. – P. 499–510.
10. Roberts R.A.J. Insurance of crops in developing countries. // FAO Agricultural Services Bulletin (FAO). – 2005. – 159. – 78 p.
11. Saeed S., Rasool A.J., Ahmed S., Khanum T., Khan M.B., Abbasi A., Ali S.A. New insight in Staphylococcin research: Bacteriocin and/or BLIS produced by *S. aureus* AB188 // W.J. Microbial. Biotech. – 2006. – 22, N 7. – P. 713–722.
12. Sano Y., Kageyama M. Purification and properties of an S-type pyocin, pyocin AP41 // J. Bacteriol. – 1981. – 46, N. 2. – P. 733–739.
13. Tovkach F.I. Biological properties and classification of *Erwinia carotovora* bacteriocins. // Microbiology – 1998. – 67, N. 6. – P. 636–642.

References

1. Balko AB, Avdeeva LV. Screening of producers of bacteriocin-like substances, active toward *Pseudomonas aeruginosa*. Microbiol. j. 2012;74(2):8-13. (In Ukrainian)
2. Balko AB, Vidasov VV, Avdeeva LV. Optimization of *Pseudomonas aeruginosa* bacteriocin induction. Microbiol. j. 2013;75(1):79-85. (In Ukrainian)
3. Butsenko LM, Buletsa NM, Pasichnyk LA. Agent of wheat bacterial disease under abiotic factors action. Journal of Agricultural Science. 2015;(9):31–35. (In Ukrainian)



4. Gvozdiak RI, Pasichnyk LA, Yakovlieva LM, Moroz SM, Lytvynchuk OO, Zhytkevych NV, Khodos SF, Butsenko LM, Dankevych LA, Hrynyk IV, Patyka V.P. Fitopatohenni bakterii. Bakterialni khvoroby roslyn: monohrafiia: T.1. – Kyiv: TOV «NVP «Interservis», 2011. 444 s. [In Ukrainian].
5. Daw MA, Falkiner FR. Bacteriocins: Nature, Function and Structure. *Micron*. 1996;(27):467–479.
6. Duen-yau Chuang, Yung-chei Chien, Huang-Pin Wu. Cloning and Expression of the *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora* Gene Encoding the Low-Molecular-Weight Bacteriocin Carocin S1. *Journal of bacteriology*. 2007;189(2):620–626.
7. Ghequire MGK, De Mot R. Ribosomally encoded antibacterial proteins and peptides from *Pseudomonas*. *FEMS Microbiol. Rev.* 2014;(38):38523–38568.
8. Ling H, Saeidi N, Rasouliha BH, Chang MW. A predicted S-type pyocin shows a bactericidal activity against clinical *Pseudomonas aeruginosa* isolates through membrane damage. *FEBS Lett.* 2010;584(15):3354-3358.
9. Michel-Briand Y & Baysse C. The pyocins of *Pseudomonas aeruginosa*. *Biochimie*. 2002;(84):499–510.
10. Roberts RAJ. Insurance of crops in developing countries. *FAO Agricultural Services Bulletin (FAO)*. 2005;(159): 78.
11. Saeed S, Rasool AJ, Ahmed S, Khanum T, Khan MB, Abbasi A, Ali SA. New insight in Staphylococcal research: Bacteriocin and/or BLIS produced by *S. aureus* AB188. *W.J. Microbial. Biotech.* 2006;22(7):713-722.
12. Sano Y, Kageyama M. Purification and properties of an S-type pyocin, pyocin AP41. *J. Bacteriol.* 1981;46(2):733-739.
13. Tovkach FI. Biological properties and classification of *Erwinia carotovora* bacteriocins. *Microbiology*. 1998;67(6):636-642.

Стаття надійшла до редакції 18.04.2017 р.

