

Л.А. Максименко, Н.И. Пархоменко, С.Н. Мороз, Т.Е. Горб

Институт микробиологии и вирусологии им. Д.К. Заболотного НАН Украины,
ул. Академика Заболотного, 154, ГСП, Д 03680, Киев

ИЗУЧЕНИЕ СВОЙСТВ ИЗОЛЯТОВ ПЕКТОЛИТИЧЕСКИХ ФИТОПАТОГЕННЫХ БАКТЕРИЙ, ВЫДЕЛЕННЫХ В УКРАИНЕ

Бактерии, изолированные из клубней картофеля, выращенных в разных регионах Украины, с симптомами мягкой гнили, идентифицированы как *Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum*. Эти штаммы бактерий способны продуцировать бактериоцины. Исследована их киллерная активность относительно лабораторных штаммов *P. carotovorum* и *Escherichia coli* и показана бактериоциночувствительность изолятов. Получены очищенные фракции высокомолекулярных бактериоцинов (МСТУ). Методом электрофореза в ПААГ проанализирован белковый состав каротоворицинов типа фаговых хвостовых отростков изолятов бактерий в сравнении с бактериоцинами *P. carotovorum* J2. Состав мажорных белков МСТУ исследуемых изолятов бактерий, в большинстве своем, соответствует таковому из *P. carotovorum* J2. Набор минорных фракций белков бактериоцинов из изолятов бактерий, выделенных в Украине и МСТУ коллекционного штамма J2, имеют некоторые отличия, которые, возможно, определяют их киллерную специфичность.

Ключевые слова: фитопатогенные бактерии, *Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum*, бактериоцины, киллерная активность, белки.

Поиск новых природных антибиотических веществ является актуальной задачей для исследователей. В связи с этим большой интерес вызывает *Pectobacterium carotovorum* (ранее *Erwinia carotovora*) – фитопатогенная бактерия, которая способна продуцировать вещества и частицы с разнообразными свойствами. При воздействии на нее определенными индукторами (митомизин С, налидиксовая кислота, УФ-излучение) она способна продуцировать большое множество бактериоцинов или киллерных частиц. Эти частицы могут убивать клетки не только близкородственных фитопатогенных бактерий, но и других представителей семейства *Enterobacteriaceae* [1-4]. Некоторые типы бактериоцинов ассоциированы с нуклеазой и способны расщеплять молекулу ДНК плазмиды pBR 322, которая представляет собой кольцевую ДНК [5].

Дефектные бактериофаги *P. carotovorum* в перспективе могут быть использованы в генно-инженерных и нанотехнологических исследованиях [6]. Кроме этого применение каротоворицинов типа фаговых хвостовых отростков позволяет проводить эффективный отбор популяционных диссоциантов разных типов *P. carotovorum*, которые могут отличаться ростовыми характеристиками, а также по синтезу такого важного фермента пектобактерий как пектатлиаза [8].

В связи с вышеизложенным большое значение имеет поиск, выделение и отбор новых штаммов пектолитических бактерий *P. carotovorum* из природной среды, идентификация и изучение их свойств, а также исследование полезных составляющих этих бактерий для их дальнейшего применения.

Материалы и методы. Из клубней картофеля с симптомами мягкой гнили выделены бактерии, образующие на картофельном агаре полупрозрачные кремовые колонии с приподнятым центром и волнистым краем. Полученные изоляты были способны расти на среде с пектином и вызывать мягкую гниль ломтиков картофеля. Для идентификации бактерий изучали их фенотипические свойства общепринятыми методами [9], в качестве контроля используя для сравнения типовые штаммы *P. atrosepticum* и *P. carotovorum* subsp. *carotovorum*, а также бактерии, выделенные из различных растений-хозяев и географических мест (табл. 1). Окончательную идентификацию проводили в соответствии с определителем бактерий [10].

Для выращивания бактерий использовали жидкие и агаризованные питательные среды. Агаризованные питательные среды содержали 1,4 % агара. Как источник углерода использовали глюкозу или пектин. Отобранные бактерии выращивали в минимальной жидкой среде M9 : Na_2HPO_4 – 6 г/л, KH_2PO_4 – 3 г/л, NaCl – 0,5 г/л, NH_4Cl – 1 г/л. После стерилизации на 1 л среды добавляли 1мл 1М раствора $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 100 мкл 10% CaCl_2 и глюкозу в конечной концентрации 0,2 % [1-4].

© Л.А. Максименко, Н.И. Пархоменко, С.Н. Мороз, Т.Е. Горб, 2013

Таблица 1

Бактерии, использованные в работе

Бактерии	№ штамма в коллекциях	Авторский № штамма	Растение-хозяин	Год выделения	Место выделения	Автор штамма
Изоляты, выделенные в Украине	–	ZM-1	<i>Solanum tuberosum</i> L.	1997	Киевская обл.	Товкач Ф.И. [1]
		Б1		1998	Черкасская обл.	
		Б3, Б4		2003	Черниговская обл.	Товкач Ф.И. [2]
		Б13, Б15			Киевская обл., Новоселки	
		Б2, Б11, Б12, Б16, Б17, Б23			Киевская обл., Васильков	
		Б26			Винницкая обл., Сокольцы	
<i>Pectobacterium carotovorum</i> subsp. <i>carotovorum</i>	8982 ^{Г*} ; УКМ В-1075; ATCC 15713; NCPPB 312	904	<i>Solanum tuberosum</i> L.	1952	Дания	Е. Hellmers
	NCPPB 1744	J2	<i>Daucus sativus</i> Roehl.	1960	Япония	М. Goto
	ATCC 15359; ICPB Ec 153	KMP	<i>Capsicum</i> sp.	1950	США	А. J. Kraght
	–	66 А	<i>Beta vulgaris</i> L.	1975	Беларусь	Евтушенков А.М., Фомичев Ю.К.
<i>Pectobacterium atrosepticum</i>	549 ^{Г*} ; УКМ В-1084; ATCC 33260; NCPPB 549	G/39	<i>Solanum tuberosum</i> L.	1957	Великобритания	D.C. Graham
	8912*	9Ф		1967	Россия, Московская обл., Красно	Шнейдер Ю.И.

Примечания. * в коллекции отдела фитопатогенных бактерий. УКМ – Украинская коллекция микроорганизмов; ATCC – American type culture collection; NCPPB – National collection of plant pathogenic bacteria, United Kingdom; ICPB – International collection of phytopathogenic bacteria, USA.

Подрачивание бактерий и индукцию бактериоцинов проводили как описано ранее в [1-3]. К лизату прибавляли 50 % сульфата аммония в присутствии 0,1M NaCl. Смесь каротоворицинов осаждали центрифугированием при 10000 об/мин в течение 30 минут. Минимальную среду М9 без глюкозы использовали для растворения бактериоцинов. Осадки ресуспендировали, затем суспензию каротоворицинов обрабатывали РНК-азой и ДНК-азой из расчета 1мкг/мл в присутствии Mg SO₄. Разрушение примеси нуклеиновых кислот проводили в термостате при 37⁰ в течение 30 мин.

Смесь бактериоцинов разделяли центрифугированием в центрифуге Beckman при 30000 об./мин в течение 4-х часов в сахарозном градиенте (5-20 %), содержащем 20 % этилового спирта. Осадки – макромолекулярные бактериоцины (MCTV) ресуспендировали и диализировали в буфере М9, не содержащем глюкозы. В качестве индикаторных штаммов для определения лизирующей активности каротоворицинов использовали *P.carotovorum*: Еса 18SS, Еса RC 5297, Еса 50R1, а также *Escherihia coli*: ECO BE, ECO K12.

Дополнительную очистку бактериоцинов проводили при помощи колоночной хроматографии при помощи ДЕАЕ-сефарозы. Препараты бактериоцинов наносили на коллодиевые подложки сеточек и контрастировали 2 % уранилацетатом. Электронномикроскопические ис-

следования проводили с помощью микроскопа JEOL 1400 при инструментальном увеличении 20000-40000.

Электрофорез белков проводили по методу Leammli [13]. В качестве маркеров использовали смесь белков фирмы Pharmacia: фосфоорилаза – 94 кД, сывороточный альбумин – 67 кД, овальбумин – 43 кД, карбоник-ангидраза – 30 кД, химотрипсиноген – 25 кД, трипсин-ингибитор – 20,1 кД, лактальбумин – 14,4 кД и цитохром С – 12,3 кД.

Результаты исследований. Бактерии, изолированные в Украине из клубней картофеля с симптомами мягкой гнили, представляют собой грамотрицательные неспорообразующие подвижные перитрихальные палочки, оксидазоотрицательные, каталазоположительные, факультативные анаэробы (табл. 2). На среде Кинг Б флуоресцирующий пигмент не образуют, растут на среде с пектином. Все изоляты используют цитрат, редуцируют нитраты, утилизируют с образованием кислоты глюкозу, рибозу, рамнозу, арабинозу, ксилозу, сахарозу, фруктозу, раффинозу, целлобиозу, лактозу, маннитол, инозитол и салицин, растут при 36 °С и 37 °С. Не ферментируют сорбитол и дульцитол, не гидролизуют крахмал, не образуют индола и сероводорода, не образуют редуцирующих веществ из сахарозы, подкисляют лакмусовую сыворотку. Изоляты различаются по способности утилизировать с кислотообразованием мальтозу и трегалозу, а также по наличию желатиназы (табл. 2).

Таблица 2

**Свойства изолятов бактерий из картофеля в сравнении с представителями
P. carotovorum subsp. *carotovorum* и *P. atrosepticum***

Тесты	Изоляты				<i>P. carotovorum</i> subsp. <i>carotovorum</i>		<i>P. atrosepticum</i>	
	Б2, Б11, Б13, Б23	Б1,Б3, Б4, Б12, Б17, ZM-1	Б15, Б26	Б16	8982 ^Г J2 КМР	66А	549 ^Г	8912
Окраска по Граму	–	–	–	–	–	–	–	–
Подвижность	+	+	+	+	+	+	+	+
Флуоресценция	–	–	–	–	–	–	–	–
Оксидаза	–	–	–	–	–	–	–	–
Каталаза	+	+	+	+	+	+	+	+
Желатиназа	–	+	–	+	+	+	–	+
Гидролиз крахмала	–	–	–	–	–	–	–	–
Рост на пектине	+	+	+	+	+	+	+	+
Использование: глюкозы аэробно / анаэробно	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+
арабинозы, ксилозы, рамнозы, галактозы, рибозы, сахарозы, лактозы, целлобиозы, фруктозы, раффинозы, маннитола, инозитола, салицина, цитрата	+	+	+	+	+	+	+	+
трегалозы	+	+	+	–	+	+	+	+
мальтозы	–	–	+	–	–	–	+	+
сорбитола, дульцитола,	–	–	–	–	–	–	–	–
Редукция нитратов	+	+	+	+	+	–	+	+
Подкисление лакмусовой сыворотки	+	+	+	+	+	+	+	+
Образование индола, сероводорода	–	–	–	–	–	–	–	–
Мацерация ломтиков картофеля	+	+	+	+	+	+	+	+
Рост при 36°С и 37°С	+	+	+	+	+	+	–	–
Редуцирующие вещества из сахарозы	–	–	–	–	–	–	+	+

Примечание: +/- наличие или отсутствие признака

На основании морфологических и культурально-биохимических свойств согласно определителю бактерий [10] изолированные бактерии идентифицированы как *Pectobacterium*

carotovorum subsp. *carotovorum* (Jones 1901) Hauben & al. 1999 emend. Gardan & al. 2003, что подтверждено также сравнением с типовым и другими штаммами *P. carotovorum* subsp. *carotovorum* и используя в качестве контроля *P. atrosepticum* (табл. 2).

Около 50 % изолятов по изученным свойствам сходны с типовым штаммом *P. carotovorum* subsp. *carotovorum*. Незначительные отличия других изолятов не выходят за пределы биологических свойств подвида *P. carotovorum* subsp. *carotovorum*. Не выявлено зависимости фенотипических свойств изученных патогенов от растения-хозяина, географического места и времени выделения.

Известным фактом является способность *P. carotovorum* выделять каротоворицины [1,2]. В качестве индукторов бактериоцинов используют митомицин С, налидиксовую кислоту и пр. Известно, что налидиксовая кислота обуславливает продукцию макромолекулярных бактериоцинов по типу хвостовых отростков и базальных пластинок бактериофагов (МСТV) [1,2]. При индукции налидиксовой кислотой различные штаммы *P. carotovorum* могут производить от 63 до 85 % частиц типа фаговых базальных пластинок [4]. Поэтому в качестве индуктора бактериоцинов мы использовали налидиксовую кислоту.

После очистки МСТV определяли лизирующую активность бактериоцинов на индикаторных культурах *P. carotovorum* и *E. coli*. Из табл. 3 видно, что изоляты содержат МСТV, лизирующие клетки индикаторных штаммов по-разному. Во-первых, МСТV не могут адсорбироваться на клетках, из которых они выделены. Также отличается чувствительность исследуемых бактерий, выделенных из разных регионов, к бактериоцинам друг друга. Это может свидетельствовать о том, что эти бактерии имеют разный набор бактериоцинов, либо на поверхности их клеток отсутствуют соответствующие прикрепительные рецепторы.

Электронномикроскопические исследования бактериоцинов, выделенных из изолятов фитопатогенных пектолитических бактерий, показали, что они представляют собой частицы типа фаговых хвостовых отростков и базальных пластинок (рис. 1).

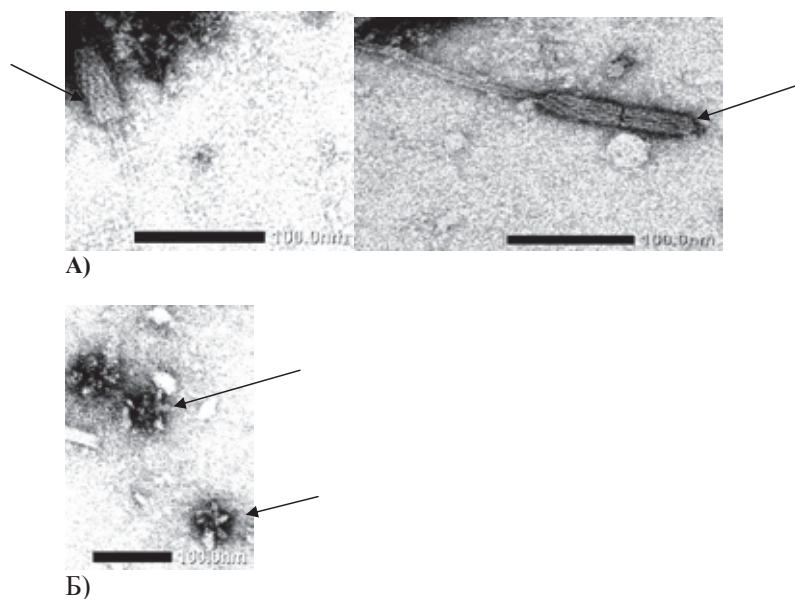


Рис. 1. Частицы бактериоцинов из изолятов фитопатогенных пектолитических бактерий, выделенных в Украине

А) - МСТV по типу хвостовых отростков бактериофагов, Б) - базальные пластинки

Анализируя электрофореграмму белков МСТV (рис. 2, табл. 4) мы определили, что бактериоцины коллекционного штамма *P. carotovorum* J2 имеют идентичный белковый состав с МСТV изучаемых изолятов бактерий Б3 и Б4, которые полностью совпадают также и по их основным биохимическим свойствам. Бактериоцины разделяются на 13 белковых полос. Из них – 3-х мажорных белков с молекулярными массами 65 кД, 55 кД, 40 кД; 5 полос промежуточных белков с мол.массами 72 кД, 38 кД, 30 кД, 22 кД и 18 кД, а также 5 минорных

полос : 86 кД, 76кД, 47кд, 46 кД и 45 кД. Согласно данным литературы, белку около 50 кД соответствует покровный белок чехла сокращающегося хвостового отростка; белок 19 кД – внутренний белок стержня; белки 68 кД и 76кД – белки хвоста; белки 28кД, 36 кД и 42 кД – белки базальной пластинки и фибрилл [11, 12].

Таблица 3

Лизирующая активность каротоворицинов и бактериоциночувствительность бактерий рода *Pectobacterium*

Бактериоцины	Лизирующая активность на индикаторные штаммы					Чувствительность к бактериоцинам								
	Eca 18SS	Eca RC 5297	Eca 50R1	ECO BE	ECO K12	J2	Б2	Б3	Б4	Б11	Б12	Б15	Б16	Б23
J2	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+
Б2	+	+	-	+	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+
Б3	+	+	+	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+
Б4	-	+	+	+	+	+	-	-	-	+	+	+	+	+
Б11	+	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Б12	+	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Б13	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+
Б15	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+
Б16	+	+	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	-	+
Б23	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Б26	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-

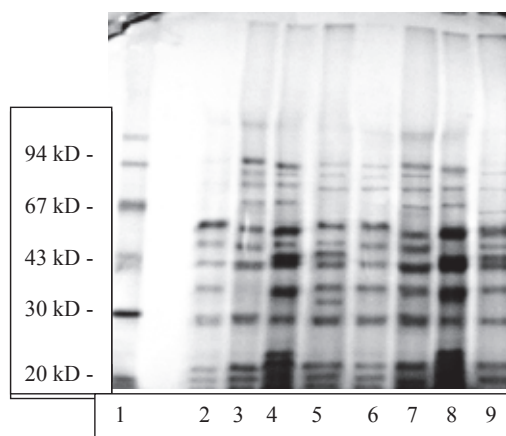


Рис. 2. Электрофореграмма белков MCTV из штаммов *P. carotovorum*, выделенных из разных мест Украины
(где 1 - М, 2 -Б4, 3 -Б3, 4 -Б13, 5- Б15, 6-Б16, 7-Б 23, 8-Б26, 9 -J2)

MCTV изолятов бактерий Б13, Б16, Б23 и Б26 отличаются по набору белков от коллекционного штамма J2 по содержанию промежуточного белка с мол.массой 38 кД. Эти изоляты бактерий не продуцируют желатиназу (табл. 2). Изолят Б16, кроме этого, отличается от J2 по способности утилизировать трегалозу. Бактериоцины, выделенные из изолятов бактерий *P.carotovorum* Б13 и Б26 содержат в своем составе минорные фракции белков с мол.массой 25 и 26 кД, не обнаруженные в остальных исследуемых изолятах бактерий (табл. 4).

Наши результаты относительно мажорных белков бактериоцинов штамма J2 достаточно близко совпадают с данными японских исследователей [11, 12]. Однако при сравнении состава белков бактериоцинов типа фаговых хвостовых отростков *P.carotovorum* штамма ESP 86 [13] с исследуемыми белками MCTV мы наблюдаем некоторые отличия. По-видимому, в штаммах различного происхождения может происходить перераспределение промежуточных и минорных белков MCTV в зависимости от множественности бактериоцинов.

Изоляты Б13, Б16, Б23, Б26 отличаются по набору промежуточных и минорных белковых фракций от таковых из бактериоцинов штамма J2. Возможно этот факт играет роль в отношении киллерной специфичности этих бактериоцинов, что требует дальнейших исследований.

Таблиця 4

Состав белков бактериоцинов *P.carotovorum subsp.carotovorum*.

MCTV		MCTV <i>P. carotovorum</i> (kD)								Характеристика белка
Полосы	ТЛСА 86-1 характеристика белка [13]	J2	Б3	Б4	Б13	Б15	Б16	Б23	Б26	
cp1	87,1 минорный	86	86	86	86	86	86	86	86	минорный
cp2	85,1 минорный	-	-	-	-	-	-	-	-	
cp3	79,4 минорный	76	76	76	76	76	76	76	76	минорный
cp4	72,4 мажорный	72	72	72	72	72	72	72	72	промежут.
cp5	67,6 минорный	65	65	65	65	65	65	65	65	мажорный
cp6	55,0 мажорный	55	56	55	54	55	55	55	55	мажорный
cp7	47,9 промежут.	47	47	47	47	47	47	47	47	минорный
cp8	46,2 минорный	46	46	46	46	46	46	46	46	минорный
cp9	45,2 минорный	45	45	45	45	45	45	45	45	минорный
cp10	40,3 мажорный	40	40	40	40	40	40	40	40	мажорный
cp11	38,0 промежут.	38	38	38	-	38	-	-	-	промежут.
cp12	32,0 минорный	30	30	30	30	30	30	30	30	промежут.
cp13	29,0 промежут.	-	-	-	29	-	-	-	-	минорный
-	-	-	-	-	26	-	-	-	26	минорный
-	-	-	-	-	25	-	-	-	25	минорный
cp14	21,4 минорный	22	22	22	22	22	22	22	22	промежут.
cp15	18,4 промежут.	18	18	18	18	18	18	18	18	промежут.

Таким образом, на основании полученных биологических, биохимических, электронно-микроскопических и электрофоретических данных можно сделать вывод, что изоляты штаммов фитопатогенных пектолитических бактерий Б1, Б3, Б4, Б11, Б12, Б13, Б15, Б16, Б17, Б23, Б26, ЗМ-1 из разных областей Украины относятся к виду *Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum*. Они обладают подобными свойствами с типовым штаммом *P. carotovorum*, а также J2, КМР и могут в дальнейшем использоваться для изучения их свойств с перспективой применения в народном хозяйстве. МСТV штаммов *P. carotovorum* характеризуются широким спектром киллерной активности, имеют сходный белковый состав частиц относительно мажорных фракций по сравнению с бактериоцинами *P. carotovorum* штамма J2 и несколько отличающимися от штамма ESP 86 [7]. Такое отличие промежуточных и минорных фракций белков в бактериоцинах исследуемых изолятов фитопатогенных бактерий, по-видимому, связано с их киллерной специфичностью. Это обстоятельство требует дальнейших исследований.

Авторы выражают глубокую признательность Войчуку С.И. и Иванице Т.В. за получение электронномикроскопических снимков.

Л.О. Максименко, Н.Й. Пархоменко, С.М. Мороз, Т.Ю. Горб

Институт мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України, Київ

ВИВЧЕННЯ ВЛАСТИВОСТЕЙ ІЗОЛЯТІВ ПЕКТОЛІТИЧНИХ ФІТОПАТОГЕННИХ БАКТЕРІЙ, ВИДІЛЕНИХ В УКРАЇНІ

Резюме

Бактерії, ізолювані з бульб картоплі, вирощених в різних регіонах України, з симптомами м'якої гнилі, ідентифіковані як *Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum*. Ці штами бактерій здатні продукувати бактериоцини. Досліджена їх килерна активність відносно лабораторних штамів *P.carotovorum* і *Escherichia coli* і показана бактериоциночутливість цих ізолятів.

Одержані очищені фракції високомолекулярних бактериоцинів (МСТV). Методом електрофорезу в ПААГ проаналізовано білковий склад бактериоцинів типу фагових хвостових відростків ізолятів бактерій порівняно з бактериоцинами типового штаму *P.carotovorum* J2 NCPPV 1744. Склад мажорних білків МСТV досліджуваних ізолятів бактерій в більшості відповідає такому з бактериоцинів *P.carotovorum* J2. Склад міночних фракцій білків бактериоцинів з ізолятів бактерій, виділених в Україні і МСТV колекційного штаму *P. carotovorum* J2 мають деякі відмінності, які, можливо, визначають їх килерну специфічність.

Ключові слова: фітопатогенні бактерії, *Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum*, бактериоцини, килерна активність, білки.

L. A. Maksymenko, N. I. Parkhomenko, S. N. Moroz, T. E. Gorb

Zabolotny Institute of Microbiology and Virology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

PROPERTIES INVESTIGATION OF ISOLATES OF PECTOLITIC PHYTOPATHOGENIC BACTERIA OBTAINED IN UKRAINE

S u m m a r y

Bacteria obtained from potato tubers having symptoms of soft rot and grown in different regions of Ukraine are identified as *Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum*. These bacteria strains are able to produce bacteriocines. Their killer activity in respect of *P. carotovorum* and *Esherichia coli* has been studied. The sensitivity to bacteriocines has been shown. Purified fractions of bacteriocines having high molecular weight (MCTV) have been obtained. The difference in composition of proteins from phage tails as compared to the ones in *P. carotovorum* J2 has been studied by the method of electrophoresis. It was found that the composition of MCTV major proteins of studied isolates mostly corresponds to *P. carotovorum* J2. The set of enzyme minor fractions has some different compositions as compared to *P. carotovorum* J2. It has been hypothesized that this difference is responsible for killer specificity.

The paper is presented in Russian.

Key words: phytopathogenic bacteria, *Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum*, bacteriocines, killer activity, proteins.

The author's address: Maksymenko L.A., Zabolotny Institute of Microbiology and Virology, National Academy of Sciences of Ukraine; 154 Acad. Zabolotny St., Kyiv, MSP, D03680, Ukraine.

1. Товкач Ф.И. Биологические свойства и классификация бактериоцинов *Erwinia carotovora* // Микробиология. – 1998. – 67. №6. – С. 767–774.
2. Товкач Ф.И., Муквич Н.С. Изучение бактериоцинов *Erwinia carotovora* с помощью бактериальных индикаторов, устойчивых к налиндиксовой кислоте// Микробиология. – 2003 – 72. №2. – С. 199–205.
3. Товкач Ф.И. Соотношение между лизирующей активностью макромолекулярных каротоворицинов и бактериоциночувствительностью у *Erwinia carotovora* // Микробиология. – 1998. – 67, №6. – С. 775–781.
4. Товкач Ф.И. Дефектная лизогения *Erwinia carotovora* // Микробиология. – 2002. – 71, №3. – С. 359–367.
5. Балко О.Б., Товкач Ф.И. Ендонуклеаза активність, асоційована із частками бактериоцинів *Erwinia carotovora* // Науковий вісник чернівецького університету. – Вип. 297. – Біологія: зб. наук. праць. – Чернівці: Рута, 2006. – С. 132–136.
6. Романюк Л.В., Товкач Ф.И., Іваниця Т.В., Кушкіна А.И., Остапчук А.Н., Т.Е.Горб. Abortивная инфекция у *Erwinia carotovora* как источник наночастиц фаговой природы // Микробиол.журн. – 2010. – 72, №6. – С. 51–57.
7. Товкач Ф.И., Максименко Л.А. Полипептидный состав и киллерная специфичность как показатели множественности каротоворицинов. // Микробиол. журн. – 2010. – 72, N 5. – С. 41–48.
8. Товкач Ф.И., Романюк Л.В., Горб Т.Е. Использование макромолекулярных бактериоцинов для селекции популяционных диссоциантов *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora* //Доповіді НАН України – 2010. – №1. – С. 164–169.
9. *Methods in Phytobacteriology* / Eds Klement Z., Rudolph K., Sands D.C. – Budapest: Akadémiai Kaidó, 1990. – 568 p.
10. *Bergey's Manual[®] of Systematic Bacteriology: Volume 2: The Proteobacteria, Part B: The Gammaproteobacteria* / Eds Brenner D.J., Krieg N.R., Staley J.R., Ed.-Ch. Garrity G.M. – USA: Springer, 2005. – 1106 p.
11. Nguyen H.A., Tomita T.T., Hirota M., Sato T., Kamio Y. A simple purification method and morphology and component analyses for carotovoricin Er, a phage-tail-like bacteriocin from the plant pathogen *Erwinia carotovora* Er.// Biosci. Biotechnol. Biochem. – 1999. – 63, N 8. – P. 1360–1369.
12. Nguyen H.A., Tomita T.T., Hirota M., Kaneko J., Hayashi T., Kamio Y. DNA Investion in the tail fiber gene alters the host range specificity of carotovoricin Er, a phage-tail-like bacteriocin of phytopathogenic *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora* Er.// J. Bacteriology. – 2001. – 183, N 21. – P. 6274–6281.
13. Laemmli U.K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T // Nature. – 1970. – 227, N 5259. – P. 680–685.

Отримано 22.11.2012