

УДК 759.873.088.5:661.185

Т. П. ПИРОГ^{1,2}, Н. О. ЛЕОНОВА¹, Т. А. ШЕВЧУК¹,
И. В. САВЕНКО², Г. А. ИУТИНСКАЯ¹

**СИНТЕЗ ФИТОГОРМОНОВ БАКТЕРИЯМИ
ACINETOBACTER CALCOACETICUS IMB B-7241,
RHODOCOCCUS ERYTHROPOLIS IMB AC-5017 И NOCARDIA VACCINII IMB B-7405 –
ПРОДУЦЕНТАМИ ПОВЕРХНОСТНО-АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ**

¹Институт микробиологии и вирусологии им. Д. К. Заболотного НАН Украины, Киев, Украина,
e-mail: tapirog@nuft.edu.ua,

²Национальный университет пищевых технологий, Киев, Украина

Установлена способность продуцентов поверхностно-активных веществ (ПАВ) *Acinetobacter calcoaceticus* IMB B-7241, *Rhodococcus erythropolis* IMB Ac-5017 и *Nocardia vaccinii* IMB B-7405 синтезировать внеклеточные фитогормоны при культивировании на глицерине и этаноле. Концентрация ауксинов (84–140 мкг/л), цитокининов (3,5–364 мкг/л) и абсцизовой кислоты (0,9–3,6 мкг/л) зависела от природы источника углерода в среде культивирования штаммов и способа выделения (до или после экстракции ПАВ).

Ключевые слова: *Acinetobacter calcoaceticus* IMB B-7241, *Rhodococcus erythropolis* IMB Ac-5017, *Nocardia vaccinii* IMB B-7405, поверхностно-активные вещества, фитогормоны, биосинтез.

T. P. PIROG, N. O. LEONOVA, T. A. SHEVCHUK, I. V. SAVENKO, G. A. IUTINSKAYA

**SYNTHESIS OF PHYTOHORMONES BACTERIA OF ACINETOBACTER CALCOACETICUS IMB V-7241,
RHODOCOCCUS ERYTHROPOLIS IMV AS-5017 AND NOCARDIA VACCINII IMV V-7405 –
PRODUCERS OF SURFACE-ACTIVE SUBSTANCES**

The capacity of surfactants producers *Acinetobacter calcoaceticus* IMV B-7241, *Rhodococcus erythropolis* IMV Ac-5017 and *Nocardia vaccinii* IMV B-7405 to synthesize exocellular phytohormones was established. The concentration of auxin (84–140 μ/l), cytokinins (3.5–364 μ/l) and abscisic acid (0.9–3.6 μ/l) depend on the nature of carbon source in the cultivation medium of strains and method of isolation (before or after extraction of the surfactant).

Keywords: *Acinetobacter calcoaceticus* IMV B-7241, *Rhodococcus erythropolis* IMV Ac-5017, *Nocardia vaccinii* IMV B-7405, surfactants, phytohormones, biosynthesis.

Введение. Поверхностно-активные вещества (ПАВ) широко используются в различных отраслях промышленности, в связи с чем спрос на синтетические ПАВ постоянно растет. Вместе с тем темпы развития биотехнологии на современном этапе и повышение внимания к сохранению окружающей среды обусловили большой интерес исследователей к микробным ПАВ как альтернативе химическим аналогам [1]. ПАВ микробного происхождения имеют ряд преимуществ перед синтетическими соединениями: биodeградебельность, стабильность свойств в широком диапазоне pH и температуры, нетоксичность.

В последнее время в литературе стали появляться отдельные сообщения о том, что некоторые микроорганизмы в определенных условиях культивирования одновременно с ПАВ синтезируют и другие метаболиты (ферменты, бактериоцины, полисахариды, полигидроксиалканоаты) [2–6]. Так, в работе [2] авторы установили, что *Bacillus subtilis* SK.DU.4 образует два антимикробных пептида – бактериоциноподобный пептид и итуриноподобный липопептид. Комплекс ПАВ и бактериоцина характеризовался более высокой антибактериальной и антифунгальной активностью, чем

отдельные пептиды [2]. Авторы работ [2, 5] отмечают, что способность штаммов к синтезу комплекса метаболитов с различными биологическими свойствами значительно расширяет сферу их практического использования, в первую очередь в качестве эффективных антимикробных агентов.

Ранее из загрязненных нефтью образцов почвы нами были выделены нефтеокисляющие бактерии, идентифицированные как *Acinetobacter calcoaceticus* К-4 (IMB В-7241), *Rhodococcus erythropolis* ЭК-1 (IMB Ас-5017), *Nocardia vaccinii* К-8 (IMB В-7405), установлена способность штаммов синтезировать метаболиты с поверхностно-активными и эмульгирующими свойствами, которые могут быть использованы в природоохранных технологиях и в качестве антимикробных агентов [7–10].

В работе [10] нами установлено, что в некоторых случаях водная фаза, оставшаяся после экстракции ПАВ из супернатанта культуральной жидкости, активизировала рост клеток фитопатогенных бактерий. Такие неожиданные результаты позволили предположить, что исследуемые нами штаммы-продуценты ПАВ, кроме комплекса ПАВ синтезируют и другие биологически активные вещества, в частности фитогормоны.

Цель работы – исследовать синтез фитогормонов (ауксинов, цитокининов и абсцизовой кислоты) продуцентами ПАВ *A. calcoaceticus* IMB В-7241, *R. erythropolis* IMB Ас-5017 и *N. vaccinii* IMB В-7405.

Объекты и методы исследования. Объекты исследования – штаммы *Rhodococcus erythropolis* ЭК-1, *Acinetobacter calcoaceticus* К-4 и *Nocardia vaccinii* К-8, зарегистрированные в Депозитарии микроорганизмов Института микробиологии и вирусологии им. Д. К. Заболотного НАН Украины под номерами IMB Ас-5017, IMB В-7241 и IMB В-7405 соответственно.

R. erythropolis IMB Ас-5017 выращивали в жидкой минеральной среде (г/л): NaNO_3 – 1,3, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 0,1, NaCl – 1,0, Na_2HPO_4 – 0,6, KH_2PO_4 – 0,14, $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 0,01, pH 6,8–7,0. В качестве субстрата использовали этанол в концентрации 1 % (по объему).

Для культивирования *A. calcoaceticus* IMB В-7241 использовали питательную среду следующего состава (г/л): $(\text{NH}_2)_2\text{CO}$ – 0,35, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 0,1, NaCl – 1,0, Na_2HPO_4 – 0,6, KH_2PO_4 – 0,14, pH 6,8–7,0. В среду дополнительно вносили дрожжевой автолизат – 0,5 % (по объему) и раствор микроэлементов – 0,1 % (по объему) [9]. Источник углерода – этанол и глицерин в концентрации 1 % (по объему).

Штамм *N. vaccinii* IMB В-7405 выращивали на синтетической питательной среде (г/л): NaNO_3 – 0,5, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 0,1, $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ – 0,1, KH_2PO_4 – 0,1, $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 0,1, дрожжевой автолизат – 0,5 % (по объему). Источник углерода и энергии – глицерин в концентрации 1,0 % (по объему).

В качестве инокулята использовали культуры в экспоненциальной фазе роста, выращенные на соответствующих жидких средах, содержащих 0,5 % (по объему) субстрата. Количество посевного материала (10^4 – 10^5 кл/мл) составляло 5–10 % от объема питательной среды. Культивирование бактерий осуществляли в колбах объемом 750 мл со 100 мл среды на качалке (320 об/мин) при 28–30 °С в течение 120 ч.

Фитогормоны определяли в супернатанте культуральной жидкости, а также в водной фазе, оставшейся после экстракции из супернатанта внеклеточных ПАВ смесью хлороформа и метанола в соотношении 2:1 (смесь Фолча). Выделение ПАВ и определение их концентрации осуществляли, как описано нами ранее [7–10]. Супернатант получали путем центрифугирования культуральной жидкости (5000 g) в течение 25 мин.

Внеклеточные фитогормоны ауксины, цитокинины и абсцизовую кислоту (АБК) выделяли методом перераспределения фитогормонов в двух фазах растворителей, не смешивающихся между собой: этилацетате (для ауксинов и АБК), pH 3,0; н-бутаноле (для цитокининов), pH 8,0 [11]. Полученные экстракты упаривали под вакуумом при 40–45 °С, сухой остаток растворяли в этаноле и использовали для физико-химического анализа фитогормонов.

Предварительную очистку и концентрирование фитогормонов проводили на пластинках с силикагелем марки Silufol UV₂₅₄ (Chemapol, Чехия) в смеси растворителей, применяемых последовательно: хлороформ, 12,5 %-ный водный аммиак, этилацетат:уксусная кислота (20:1). Очищенные таким образом экстракты цитокининов, АБК и индольных соединений разделяли на пластинках с оксидом алюминия и кремния (Merck, Германия), как описано в работе [12]. Количественное

определение фитогормонов осуществляли с помощью сканирующего спектроденситометра «Сорбфил» (Россия), в качестве стандартов использовали синтетические фитогормоны фирм Sigma-Aldrich (Германия) и Acros Organics (Бельгия). Количество внеклеточных фитогормонов рассчитывали в мкг/л супернатанта.

Все опыты проводили в трех повторностях, количество параллельных определений в экспериментах составляло от 3 до 5. Статистическую обработку экспериментальных данных проводили, как описано ранее [7–10]. Различия средних показателей считали достоверными при уровне значимости $p < 0,05$.

Результаты и их обсуждение. Известно, что фитогормоны являются важными регуляторами роста и развития растений [13–15]. Однако некоторые из них (например, представитель ауксинов – индолил-3-уксусная кислота, ИУК) были впервые выделены не из растений, а из мочи человека, а также дрожжей и грибов (цит. по [15]).

Образование фитогормонов является неотъемлемой составляющей взаимодействия между растениями и ассоциированными с ними микроорганизмами (симбионты, эпифиты, обитатели ризосферы и ризопланы) [16–18]. Так, например, *Azotobacter* spp., *Rhizobium* spp., *Pantoea agglomerans*, *Rhodospirillum rubrum*, *Pseudomonas fluorescens*, *Bacillus subtilis*, *Paenibacillus polymyxa* образуют цитокинины, а большинство представителей рода *Rhizobium* синтезируют ИУК [19]. Образование ауксинов распространено у представителей свободноживущих и симбиотических цианобактерий [20]. Кроме того, синтез микроорганизмами гормонов-стимуляторов и ингибиторов может рассматриваться как фактор патогенности, поскольку фитопатогены способны образовывать эти соединения в сверхвысоких количествах, что приводит к нарушению гормонального статуса растения и возникновению ряда заболеваний [13, 21, 22]. Работа [23] является одной из первых, в которых исследовали роль и пути биосинтеза ауксинов у грамположительных фитопатогенных бактерий *Rhodococcus fascians*. Кроме ауксинов *R. fascians* синтезирует также и цитокинины [24]. Если синтез фитогормонов у фитопатогенных микроорганизмов, а также у стимулирующих рост растений бактерий объясняется их участием во взаимодействии с растениями [16–23], то физиологическая роль таких соединений у метанотрофов, дрожжей-сахаромицетов, непатогенных микромицетов до конца не выяснена [20]. Кроме того, в доступной литературе нам не удалось обнаружить информации об образовании фитогормонов продуцентами ПАВ.

Состав внеклеточных фитогормонов, синтезированных *A. calcoaceticus* IMB B-7241, *R. erythropolis* IMB Ac-5017 и *N. vaccinii* IMB B-7405 на гидрофильных субстратах представлен в табл. 1, 2.

Таблица 1. Синтез фитогормонов при культивировании *A. calcoaceticus* IMB B-7241 и *R. erythropolis* IMB Ac-5017 на этаноле

Фитогормоны	Концентрация, мкг/л	
	IMB B-7241	IMB Ac-5017
Ауксины:		
индолил-3-уксусная кислота	24,9	81,1
индол-3-карбоксиловая кислота	24,9	–
индол-3-масляная кислота	51,0	–
индол-3-уксусной кислоты гидразид	3,4	3,1
индол-3-карбоксальдегид	–	–
Общее количество ауксинов	104,2	84,2
Цитокинины:		
кинетин	–	–
зеатин	3,5	–
зеатин-рибозид	–	–
изопентенил-аденин	–	–
изопентенил-аденозин	–	–
Общее количество цитокининов	3,5	–
Абсцизовая кислота	1,3	3,6

Таблица 2. Образование фитогормонов при выращивании *A. calcoaceticus* IMB B-7241 и *N. vaccinii* IMB B-7405 на глицерине

Фитогормоны	Концентрация, мкг/л	
	IMB B-7241	IMB B-7405
Ауксины:		
индолил-3-уксусная кислота	14,3	–
индол-3-карбоксиловая кислота	12,1	–
индол-3-масляная кислота	95,6	139,9
индол-3-уксусной кислоты гидразид	–	–
гидразид индол-3-карбоксальдегид	–	–
Общее количество ауксинов	122,0	139,9
Цитокинины:		
кинетин	214,0	–
зеатин	42,2	–
зеатин-рибозид	96,3	–
изопентенил-аденин	–	–
изопентенил-аденозин	11,4	–
Общее количество цитокининов	363,9	–
Абсцизовая кислота	0,9	3,1

Примечание. «–» – не обнаружено. То же в табл. 2, 3.

Установлено, что штамм ИМВ В-7241 при культивировании на этаноле синтезировал более широкий спектр ауксинов, чем штамм ИМВ Ас-5017, образующий практически одну ИУК и следовые количества ИУК-гидразида (табл. 1).

Отметим, что оба штамма при выращивании на этаноле практически не синтезировали фитогормоны цитокининовой природы (штамм ИМВ В-7241 образовывал только небольшие количества зеатина). Количество АБК, синтезированной обоими штаммами, также было невысоким (1,3–3,6 мкг/л).

В то же время при выращивании *A. calcoaceticus* ИМВ В-7241 на глицерине, в отличие от культивирования этого штамма на этаноле, наблюдали синтез как ауксинов, так и цитокининов, а уровень синтеза АБК был практически одинаковым на обоих субстратах (0,9–1,3 мкг/л) (табл. 1, 2). При культивировании на глицерине *N. vaccinii* ИМВ В-7405 образовывал только индол-3-масляную кислоту (139,9 мкг/л) и незначительные количества АБК (табл. 2). Таким образом, *A. calcoaceticus* ИМВ В-7241 синтезирует более широкий спектр фитогормонов, чем два других исследованных штамма.

Суммарная концентрация ауксинов, синтезированных *A. calcoaceticus* ИМВ В-7241 на обоих субстратах, была практически одинаковой (104,2–122 мкг/л). Однако при выращивании на глицерине количество цитокининов, образуемых этим штаммом, было на два порядка выше, чем при выращивании на этаноле (363,9 и 3,5 мкг/л соответственно). Отметим, что концентрации фитогормонов ауксиновой природы, синтезированных *A. calcoaceticus* ИМВ В-7241 и *R. erythropolis* ИМВ Ас-5017 на этаноле, существенно не отличались (84,3–104,2 мкг/л), как и концентрации образующихся на глицерине *A. calcoaceticus* ИМВ В-7241 и *N. vaccinii* ИМВ В-7405 (122–139,9 мкг/л) (табл. 1, 2).

Таким образом, исследуемые штаммы, кроме внеклеточных метаболитов с поверхностно-активными и эмульгирующими свойствами, как установлено нами ранее [7–10], синтезируют и фитогормоны. Поскольку в таком случае возможно образование комплекса микробных метаболитов, то вполне вероятно, что в зависимости от способа выделения состав фитогормонов может быть различным. Поэтому на следующем этапе анализировали фитогормоны, выделенные из супернатанта до и после экстракции ПАВ *N. vaccinii* ИМВ В-7405.

Установлено, что после удаления ПАВ из супернатанта штамма ИМВ В-7405 спектр ауксинов и цитокининов расширился. Общая концентрация ауксинов, выделенных после экстракции ПАВ, увеличивалась в 1,9 раза по сравнению с таковой до извлечения ПАВ (262,3 и 139,9 мкг/л соответственно). Отметим, что после экстракции ПАВ из супернатанта в нем не удалось обнаружить

Т а б л и ц а 3. Качественный и количественный состав фитогормонов, синтезированных *N. vaccinii* ИМВ В-7405 на глицерине, до и после экстракции ПАВ

Фитогормоны	Концентрация, мкг/л	
	до экстракции ПАВ	после экстракции ПАВ
Ауксины:		
индолил-3-уксусная кислота	–	17,8
индол-3-карбоксилловая кислота	–	18,2
индол-3-масляная кислота	139,9	226,3
индол-3-уксусной кислоты гидразид	–	–
индол-3-карбоксальдегид	–	–
Общее количество ауксинов	139,9	262,3
Цитокинины:		
кинетин	–	–
зеатин	–	2,8
зеатин-рибозид	–	22,5
изопентенил-аденин	–	–
изопентенил-аденозин	–	4,5
Общее количество цитокининов	–	29,8
Абсцизовая кислота	3,1	–

П р и м е ч а н и е. Концентрация ПАВ, синтезируемых штаммом ИМВ В-7405, составляла 1,6 г/л.

АБК, однако были выявлены фитогормоны цитокининовой природы, хотя и в невысокой концентрации (29,8 мкг/л). Такие результаты могут быть обусловлены рядом факторов: образованием комплексов фитогормонов с ПАВ, снижением эффективности экстракции фитогормонов в присутствии ПАВ, одновременной экстракцией смесью Фолча вместе с ПАВ некоторых фитогормонов (в частности, АБК). Выяснению этих вопросов и будет посвящена наша следующая работа.

Заключение. Таким образом, в результате проведенной работы впервые установлена способность продуцентов ПАВ синтезировать внеклеточные фитогормоны. Полученные данные являются подтверждением наших предыдущих выводов [10] о возможности реализации безотходной технологии с использованием *A. calcoaceticus* ИМВ В-7241, *R. erythropolis* ИМВ Ас-5017 и *N. vaccinii* ИМВ В-7405, позволяющей получить в одном процессе микробные препараты с различными биологическими свойствами. Так, при извлечении препаратов ПАВ осажденные клетки могут быть использованы для очистки воды от нефти [7, 8], а полученный супернатант культуральной жидкости – для дальнейшего выделения ПАВ с антиадгезивными и антимикробными (в том числе и по отношению к фитопатогенным бактериям) свойствами [7, 10]. Учитывая, что в водной фазе, оставшейся после экстракции ПАВ, содержатся фитогормоны ауксиновой и цитокининовой природы, ее можно использовать для стимуляции роста микроорганизмов и растений.

Кроме того, полученные результаты указывают на необходимость проведения исследований по влиянию условий культивирования продуцентов на биологические свойства синтезированных целевых продуктов микробного синтеза.

Список использованной литературы

1. Marchant, R. Biosurfactants: a sustainable replacement for chemical surfactants? / R. Marchant, I. M. Banat // *Biotechnol. Lett.* – 2012. – Vol. 34, N 9. – P. 1597–1605.
2. Characterization of two antimicrobial peptides produced by a halotolerant *Bacillus subtilis* strain SK.DU.4 isolated from a rhizosphere soil sample / P. Baindara [et al.] // *AMB Express.* – 2013. – Vol. 3. – doi: 10.1186/2191-0855-3-2.
3. Simultaneous production of lipases and biosurfactants by submerged and solid-state bioprocesses / L. M. Colla [et al.] // *Bioresour. Technol.* – 2010. – Vol. 101, N 21. – P. 8308–8314. – doi: 10.1016/j.biortech.2010.05.086.
4. Metabolic relationship between polyhydroxyalkanoic acid and rhamnolipid synthesis in *Pseudomonas aeruginosa*: comparative ¹³C NMR analysis of the products in wild-type and mutants / M. H. Choi [et al.] // *J. Biotechnol.* – 2011. – Vol. 151, N 1. – P. 30–42. – doi: 10.1016/j.jbiotec.2010.10.072.
5. Sharma, D. Simultaneous production of biosurfactants and bacteriocins by probiotic *Lactobacillus casei* MRTL3 / D. Sharma, B. Singh Saharan // *Int. J. Microbiol.* – 2014. – doi: 10.1155/2014/698713.
6. Exopolysaccharides and antimicrobial biosurfactants produced by *Paenibacillus macerans* TKU029 / T. W. Liang [et al.] // *Appl. Biochem. Biotechnol.* – 2014. – Vol. 172, N 2. – P. 933–950.
7. Intensification of surfactants' synthesis by *Rhodococcus erythropolis* IMV Ac-5017, *Acinetobacter calcoaceticus* IMV B-7241 and *Nocardia vaccinii* K-8 on fried oil and glycerol containing medium / T. Pirog [et al.] // *Food Bioprod. Proces.* – 2013. – Vol. 91, N 2. – P. 149–157.
8. Biosurfactants of *Rhodococcus erythropolis* IMV Ac-5017: synthesis intensification and practical application / T. Pirog [et al.] // *Appl. Biochem. Biotechnol.* – 2013. – Vol. 170, N 4. – P. 880–894.
9. Biosurfactant synthesis by *Rhodococcus erythropolis* IMV Ac -5017, *Acinetobacter calcoaceticus* IMV B-7241, *Nocardia vaccinii* IMV B-7405 on byproduct of biodiesel product / T. Pirog [et al.] // *Food Bioprod. Proces.* – 2015. – Vol. 93, N 1. – P. 11–18.
10. Действие поверхностно-активных веществ *Acinetobacter calcoaceticus* ИМВ В-7241, *Rhodococcus erythropolis* ИМВ Ас-5017 и *Nocardia vaccinii* К-8 на фитопатогенные бактерии / Т. П. Пирог [и др.] // *Прикл. биохим. и микробиол.* – 2013. – Т. 49, № 4. – С. 364–371.
11. Методические рекомендации по определению фитогормонов. – Киев: Ин-т ботаники АН УССР, 1988. – 78 с.
12. Методические подходы к определению фитогормонов с помощью спектроденситометрической тонкослойной хроматографии / С. В. Савинский [и др.] // *Физиол. и биохим. культ. раст.* – 1987. – Т. 19, № 2. – С. 210–215.
13. Plant hormones: biosynthesis, signal transduction, action! / ed. P. J. Davies. – Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Publishers, 2004. – 750 p.
14. Metabolism and molecular activities of cytokinins / eds. J. Guern, C. Peaud-Lenoel. – Springer Science & Business Media. – 2012. – 354 p.
15. Enders, T. A. Auxin activity: past, present, and future // T. A. Enders, L. C. Strader / *Am. J. Botany.* – 2015. – Vol. 102, N 2. – P. 180–196.
16. Моргун, В. В. Ростстимулирующие ризобактерии и их практическое применение / В. В. Моргун, С. Я. Коць, Е. В. Кириченко // *Физиол. и биохим. культ. раст.* – 2009. – Т. 41, № 3. – С. 187–207.
17. Fukaki, H. Hormone interactions during lateral root formation / H. Fukaki, M. Tasaka // *Plant Mol. Biol.* – 2009. – Vol. 69, N 4. – P. 437–449.

18. *Ahmed, A.* Auxins as one of the factors of plant growth improvement by plant growth promoting rhizobacteria / A. Ahmed, S. Hasnain // *Pol. J. Microbiol.* – 2014. – Vol. 63, N 3. – P. 261–266.
19. *Glick, B. R.* Plant growth-promoting bacteria: mechanisms and applications / B. R. Glick // *Scientifica (Cairo)*. – 2012. – doi: 10.6064/2012/963401.
20. Микроорганизмы – продуценты стимуляторов роста растений и их практическое применение / Е. А. Цавкелова [и др.] // *Прикл. биохим. и микробиол.* – 2006. – Т. 42, № 2. – С. 133–143.
21. *Kazan, K.* Intervention of phytohormone pathways by pathogen effectors / K. Kazan, R. Lyons // *Plant Cell*. – 2014. – Vol. 26, N 6. – P. 2285–2309.
22. *Nafisi, M.* Interplays between the cell wall and phytohormones in interaction between plants and necrotrophic pathogens / M. Nafisi, L. Fimognari, Y. Sakuragi // *Phytochemistry*. – 2015. – Vol. 112. – P. 63–71. – doi: 10.1016/j.phytochem.2014.11.008.
23. Biosynthesis of auxin by the gram-positive phytopathogen *Rhodococcus fascians* is controlled by compounds specific to infected plant tissues / O. Vandeputte [et al.] // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2005. – Vol. 71, N 3. – P. 1169–1177.
24. A successful bacterial coup d'état: how *Rhodococcus fascians* redirects plant development / E. Stes [et al.] // *Annu. Rev. Phytopathol.* – 2011. – Vol. 49. – P. 69–86. – doi: 10.1146/annurev-phyto-072910-095217.

Поступила в редакцию 27.09.2015