

УДК 579.68.8

О.М. Онищенко, Е.А. Киприанова, В.В. Клочко, С.И. Войчук, А.Н. Остапчук

Институт микробиологии и вирусологии им. Д.К. Заболотного НАН Украины,
ул. Академика Заболотного, 154, Киев ГСП, ДО3680, Украина

НОВЫЙ ВИД *ALTEROMONAS*, ИЗОЛИРОВАННЫЙ ИЗ ВОДЫ ЧЕРНОГО МОРЯ

Два штамма аэробных грамотрицательных хемогетеротрофных умеренно галофильных бактерий, изолированных из воды Черного моря, были изучены методами полифазного таксономического анализа. Филогенетический анализ, основанный на частичном сиквенсе гена 16S рРНК, показал принадлежность исследуемых культур к γ -протеобактериям и 99–100 % их близости к антарктическому виду *Alteromonas stellipolaris*. Однако черноморские изоляты отличались от названного вида своей неспособностью к образованию простек, отсутствием роста при +4°, 40°C и в присутствии 10 % NaCl, количественным соотношением важнейших жирных кислот, спектрами углеродного питания. Образумый бактериями экзополисахарид содержал рамнозу, фукозу, рибозу, маннозу, глюкозу, галактозу. Полученные данные позволяют прийти к выводу, что черноморские изоляты принадлежат к новому виду, которому дано название *Alteromonas tavrii* с типовым штаммом УКМ В-11103.

Ключевые слова: Черное море, полифазный таксономический анализ, *Alteromonas tavrii*.

Бактерии рода *Alteromonas* представляют собой обширную группу аэробных гетеротрофных морских бактерий, широко населяющих воды Мирового океана. В течение продолжительного времени род *Alteromonas* был представлен лишь одним видом *A. macleodii* [4], однако начиная с 2003 г., из воды Японского, Желтого, Восточного, Средиземного моря, Антарктиды и других источников было выделено и описано 10 новых видов альтеромонад [6, 7, 8, 10, 11, 12, 13, 14].

В 2001–2006 гг. из воды Черного моря нами были выделены и охарактеризованы галофильные морские микроорганизмы рода *Alteromonas* [2]. Подавляющее большинство черноморских изолятов принадлежали к виду *A. macleodii*. Два штамма на основании данных частичного сиквенса 16S рРНК оказались генетически близкими экстремофильному антарктическому виду *A. stellipolaris*, но в то же время существенно отличались от него по своим фенотипическим свойствам. Целью настоящей работы был полифазный таксономический анализ этих бактерий.

Материалы и методы. Объектами исследований были штаммы *Alteromonas sp.* №№ УКМ В-11103 и УКМ В-11105, выделенные из проб морской воды в акватории Карадагского природного заповедника [3].

Фенотипические исследования. Культуральные и морфологические свойства бактерий изучали, выращивая их на среде В для морских микроорганизмов [5], а также на агаризованной среде R2A (в нашей модификации) следующего состава (г/л): дрожжевой экстракт – 0,5; пептон – 0,5; глюкоза – 0,5; крахмал – 0,5; K₂HPO₄ – 0,3; MgSO₄ – 0,05; пируват натрия – 0,3, агар-агар 15. К среде добавляли 25 г/л NaCl.

Рост бактерий при различных температурах исследовали на агаризованных средах В и R2A. Чашки с посевами инкубировали при температуре 5 °C 10 сут., при 26 °C, 37 °C и 40 °C на протяжении 3 суток. Для обнаружения почек и простек штаммы выращивали на протяжении 6 суток при +12°C, после чего анализировали их морфологию в электронном микроскопе. Рост бактерий в присутствии различных концентраций NaCl исследовали на агаризованной среде R2A с добавлением 2,5; 5; 10 и 15 % NaCl при 26 °C.

Исследовали также: окисление/ферментацию глюкозы и маннита на среде Хью и Ливсона, модифицированной для морских организмов, наличие диметилпарафенилендиаминоксидазы, аргининдигидролазы, лизин- и орнитин- декарбоксилазы, способность к образованию гидролитических ферментов общепринятыми методами на среде ВМЕ и ассимиляцию различных органических соединений на синтетической агаризованной среде ВМ [5], содержащей по 0,1 % испытуемых веществ в качестве единственного источника углерода.

© О.М. Онищенко, Е.А. Киприанова, В.В. Клочко, С.И. Войчук, А.Н. Остапчук, 2011

Электронно-микроскопические исследования проводили при контрастировании уранил-ацетатом на электронном просвечивающем микроскопе JEM-1400 (Япония).

Чувствительность бактерий к антибиотикам исследовали методом диффузии в агар с использованием стандартных дисков с антибиотиками.

Хемотаксономический анализ. Моносахаридный состав экзополисахаридов и общий жирнокислотный состав клеток бактерий исследовали методом хромато-масс-спектрометрии (система Agilent 6890N/5973 inert). Для анализа жирнокислотного состава исследовали суточные культуры бактерий, выращенных на агаризованной среде В. Пики метиловых эфиров идентифицировали с помощью базы данных масс-спектров NIST 02, а также путем их сравнения со стандартами бактериальных жирных кислот (Supelco, № 4708-U, USA).

Для изучения состава экстрацеллюлярных полисахаридов бактерии выращивали на агаризованной среде В при 25 °С в течение 72 час. Образующую обильную вязкую слизь растворяли в дистиллированной воде, после чего осаждали из растворов двумя объемами этанола. Выпавший волокнистый осадок отделяли центрифугированием, подвергали диализу и лиофилизировали. Моносахаридный состав гидролизатов полученных препаратов исследовали с помощью капиллярной колонки DB-225ms (30m×0,25mm×0,25mm); изократический температурный режим 220 °С; газ-носитель – гелий; скорость потока – 1,0 мл/мин.; температура испарителя – 250 °С; деление потока – 1:100. Идентификацию моносахаридов проводили по времени удерживания, используя базу данных масс-спектров NIST 02, а также стандартную смесь моносахаридов.

Исследование геномов бактерий проводили с использованием техники амплификации ДНК по ранее описанной методике [2].

Результаты и их обсуждение. Результаты сравнительного анализа последовательностей 16S рРНК исследуемых изолятов показали их принадлежность к роду *Alteromonas* и выявили 99–100 % идентичности с геном типового штамма *A. stellipolaris* AY 831615.1.

Подобно другим представителям рода *Alteromonas*, исследуемые бактерии представляют собой грамотрицательные беспигментные оксидазопозитивные палочки с дыхательным типом метаболизма, длиной 1,7 μm и диаметром 0,75 μm. Подвижны с помощью одного жгутика. На среде В колонии кремово-белые, блестящие, слегка врастающие в агар, образуют обильную слизь. Требуют для роста наличия ионов Na⁺ и хорошо растут в присутствии 1-5, но не 10 % NaCl. Оптимальная температура для роста 25 °С; не растут при 5 °С, 37 и 40 °С.

Вид *Alteromonas stellipolaris* описан в 2004 г. для олиготрофных психротолерантных бактерий, изолированных методами обогащения из антарктических проб морской воды [10]. Отличительной особенностью этих микроорганизмов (впервые описанной для представителей рода *Alteromonas*) является способность к образованию почек и ветвящихся простек при низких температурах. Позже эти структуры были найдены и у некоторых других видов альтеромонад. Представляло интерес выяснить, присуще ли это свойство черноморским изолятам. Электронная микроскопия культур, выращенных на среде В как при оптимальной для роста температуре 25 °С, так и при 12 °С в течение 6 суток, не обнаружила у них простек, подобных описанному у *A. stellipolaris*, *A. hispanica*, *A. genovensis*, *A. tagae*, *A. simidui* [6, 8, 10, 11]. В то же время в препаратах культур, выращенных при 12 °С, мы обнаружили образования, сходные с почками *A. stellipolaris* (рис. 1). У бактерий, выросших при 25 °С, такие структуры не наблюдались.

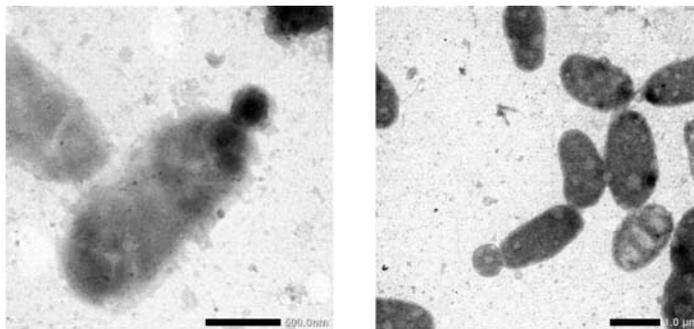


Рис. 1. Электронная микроскопия штаммов *Alteromonas* sp., выделенных из воды Черного моря и выращенных при температуре 12°С.

Подобно большинству представителей рода *Alteromonas*, оба штамма гидролизуют крахмал и желатин, не обладают аргинин-дигидролазой, лизин- и орнитин-декарбоксилазой, не обнаруживают липазной и лецитиназной активности. Устойчивы к β -лактамным антибиотикам – пенициллину и цефазолину – и высоко чувствительны к стрептомицину, олеандомицину, эритромицину, тетрациклину, фурадонину, рифампицину, левомицетину, налидиксовой кислоте, ципрофлоксацину. Целый ряд фенотипических особенностей (в том числе устойчивость к различным концентрациям ионов натрия, рост при различных температурах, неспособность к образованию кислоты из маннита) отличают черноморские изоляты от эволюционно наиболее близкого им *A. stellipolaris*.

Наиболее существенные отличия наблюдаются между штаммами *A. stellipolaris* и черноморскими культурами в спектрах углеродного питания. Представители *A. stellipolaris* усваивают довольно широкий спектр субстратов, в то время как штаммы 11103 и 11105 хорошо растут лишь на трех С-источниках: глюконате, пирувате и l-глутаминовой кислоте. Штамм 11103 ассимилирует впридачу глюкозу, d-галактозу, инулин, гликоген, цитруллин и l-пролин, хотя растет на этих источниках слабее.

Обеим культурам недоступны d-фруктоза, трегалоза, мальтоза, ацетат, пропионат, маннит, твин 40 и твин 80, усваиваемые всеми штаммами *A. stellipolaris*, а также манноза, сахароза, целлобиоза, лактоза, d-раффиноза и декстрин, усваиваемые всеми, кроме одного, штаммами этого вида. Более детально спектр потребляемых субстратов приведен ниже, в диагнозе описываемых бактерий.

Жирнокислотные спектры черноморских изолятов представлены в табл. 1. Важнейшими компонентами их жирнокислотного пула являются С 16:1 и С 16:0 кислоты, составляющие в сумме 69,77–75,04 %. Заметим, что у типового штамма *A. stellipolaris* сумма этих двух кислот вполнину меньше [10].

Таблица 1

Жирнокислотный состав клеток *Alteromonas sp.*, выделенных из воды Черного моря.

Жирные кислоты	Штаммы <i>Alteromonas</i>	
	11103	11105
С 12:0	1.65	0.97
С 14:0	0.95	0.91
трансС 15:1	0	0.55
С 15:0	1.17	2.43
С 16:1	39.10	49.22
С 16:0	30.67	25.82
трансС 17:1	4.65	7.70
С 17:0	2.95	2.92
трансС 18:1	16.60	8.27
С 18:0	2.26	1.23

Способность к образованию экстрацеллюлярных полисахаридов, играющих важную роль в экологии морских микроорганизмов (прикрепление бактерий к субстрату, адсорбция ионов тяжелых металлов и др.), свойственна многим видам альтеромонад. Экзополисахариды найдены как у глубоководных, так и у поверхностных экотипов *A. macleodii*; из термального источника, находящегося вблизи островов Фиджи на глубине 2000 м, был выделен продуцент полисахарида, описанный как *A. macleodii subsp. fijensis* [9]. Полисахарид, близкий по вязкости кантану, содержал глюкозу, маннозу и галактозу, галактуроновою и глюкуроновою кислоты.

Оба изученных нами штамма образовывали при росте на среде В обильную вязкую слизь. Выделяемые полисахариды были сходны по моносахаридному составу, хотя их количественные соотношения несколько отличались (табл. 2).

В доступной нам литературе мы не нашли сведений о других образуемых альтеромонадами углеводсодержащих биополимерах, кроме упомянутого экзополисахарида *A. macleodii subsp. fijensis*. Капсульные полисахариды родственных бактерий рода *Pseudoalteromonas* изучены более подробно [1]; однако и среди них мы не нашли веществ, напоминающих по составу экстрацеллюлярные полисахариды черноморских изолятов.

Полученные данные свидетельствуют о своеобразии штаммов *Alteromonas*, выделенных из воды Черного моря, и об их отличии от других описанных к настоящему времени видов альтеромонад.

В табл. 3 представлены отличия, позволяющие дифференцировать эти микроорганизмы от известных видов рода *Alteromonas*.

Таблица 2

Состав экзополисахаридов, образуемых штаммами *Alteromonas sp.* 11103 и 11105

Моносахарид	Содержание моносахаридов, % , в препаратах из штаммов	
	11103	11105
Рамноза	2,9	21,6
Фукоза	4,5	1,1
Рибоза	10,9	3,7
Манноза	9,2	4,2
Галактоза	24,2	32,7
Глюкоза	22,6	33,8

Таблица 3

Признаки, позволяющие дифференцировать черноморские изоляты [*Alteromonas sp.*] от известных видов рода *Alteromonas*

Признак	<i>Alteromonas sp.</i>	<i>A.stellipolaris</i> [10]	<i>A.marina</i> [13]	<i>A.litorea</i> [14]	<i>A.adidita</i> [7]	<i>A.hispanica</i> [8]	<i>A.tagae</i> [6]	<i>A.simidui</i> [6]	<i>A.genovensis</i> [11]	<i>A.mcLeodii</i> [4]	<i>A.halophila</i> [12]
Экстрацеллюлярная слизь	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Почки	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+
Простеки	-	+	+	-	-	+	+	+	+	+	-
Рост в присутствии NaCl:											
2%	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+
10%	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+
15%	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-	+
Рост при температуре:											
+5°C	-	+	+	-	+	+	-	-	+	-	-
+37°C	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
+40°C	-	-	+	+	-	+	+	+	-	+	+
Гидролиз:											
агара	нд	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
крахмала	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+
желатина	+	+	+	+	в	+	+	+	+	+	+
эскулина	-	+	+	+	нд	+	+	+	+	-	+
Усвоение:											
d-фруктозы	-	+	+	+	+	-	-	+	нд	+	+
d-галактозы	-	+	+	+	нд	-	+	+	нд	+	-
d-мальтозы	-	+	+	+	+	+			-	+	+
сахарозы	-	в	+	+	+		+	+	нд	+	-
d-трегалозы	-	+	нд	нд	+	-	+	+	нд	+	-

Примечание: нд – нет данных; в – признак варьирует; +* простеки ветвящиеся; +** простеки короткие, прямые

Таким образом, по своей морфологии, культуральным, биохимическим, хемотаксономическим свойствам черноморские изоляты существенно отличаются от эволюционно наиболее близкого им экстремофильного вида *A. stellipolaris* а также других описанных к настоящему времени видов альтеромонад.

Полученные данные позволяют предположить, что черноморские изоляты являются представителями нового самостоятельного вида рода *Alteromonas*. Несмотря на то, что к настоящему времени мы не располагаем результатами гибридизации ДНК-ДНК исследуемых культур с типовым штаммом *A.stellipolaris*, это предположение представляется нам вполне обоснованным. Мы дали новому виду название *Alteromonas tavrui* от старинного названия Крымского полуострова – Таврида, у берегов которого были выделены культуры.

Описание *Alteromonas tavrui*

Грамотрицательные палочки (1,7×0,75 μm) с одним полярным жгутиком. При низких температурах образуют почки; простеки не наблюдаются. На среде В для морских бактерий (72 час., 25 °C) образуют кремово-белые слизистые колонии размером 2-5 мм. Пигментов не образуют. Хорошо растут при 10–25 °C, не растут при 5 и 40 °C. Требуют для роста присутствия ионов натрия, галотолерантны: хорошо растут на среде R2A с 1–5 % NaCl. В присутствии 10 % NaCl рост отсутствует. Каталаза и цитохромоксидаза позитивны. Гидролизуют крахмал и желатин, не гидролизуют эскулин и твин-80. Не образуют кислоту из глюкозы и маннита, не имеют аргинин-дигидролазы, лизин- и орнитиндекарбоксилазы, α- и β-глюкозидазы.

Оба штамма усваивают в качестве единственного С-источника глюкозат, пируват и l-глутаминовую кислоту. Штамм 11103 ассимилирует впридачу глюкозу, d-галактозу, инулин, гликоген, цитруллин и l-пролин, хотя растет на этих источниках слабее.

Не усваивают: d-фруктозу, трегалозу, мальтозу, маннозу, сахарозу, целлобиозу, лактозу, d-раффинозу, декстрин, d-силозу, d- и l-арабинозу, l-фукозу, l-рамнозу, мелицитозу, крахмал, салицин, формиат, ацетат, пропионат, бутират, валериат, каприлат, пеларгонат, оксалат, малонат, сукцинат, фумарат, глутарат, адипат, пимелат, себакат, тартрат, лактат, гликолат, цитрат, итаконат, малат, маннит, дульцит, сорбит, инозит, адонит, глицерин, бутиленгликоль, этанол, бензоат, o-оксибензоат, m-оксибензоат, p-оксибензоат, фенилацетат, глицин, α-аланин, β-аланин, l-серин, l-треонин, l-лейцин, l-валин, l-аспартат, l-лизин, l-аргинин, l-орнитин, l-метионин, l-цистеин, l-гистидин, l-тирозин, l-фенилаланин, l-триптофан, антранилат, бетаин, саркозин, гиппурат, ацетамид, твин 20, твин 40 и твин 80.

Устойчивы к β-лактамам антибиотикам – пенициллину и цефазолину – и высоко чувствительны к стрептомицину, олеандомицину, эритромицину, тетрациклину, фурадонину, рифампицину, левомецетину, налидиксовой кислоте, ципрофлоксацину.

В жирнокислотном спектре клеток присутствуют С 16:1 и С 16:0 жирные кислоты (составляющие в сумме 69–75 % общего жирнокислотного пула), С 18:1 (8–16 %) и ряд минорных компонентов.

Образуют обильную слизь, полисахарид слизи содержит рамнозу, фукозу, рибозу, маннозу, глюкозу, галактозу.

Типовой штамм *Alteromonas tavrui* УКМ В-11103.

О.М. Онищенко, О.А. Кіпріанова, В.В. Клочко, С.І. Войчук, А.М. Остапчук

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

НОВИЙ ВИД *ALTEROMONAS*, ІЗОЛЬОВАНИЙ З ВОДИ ЧОРНОГО МОРЯ

Резюме

Два штами аеробних грамотрицателних хемогетеротрофних помірно галофільних бактерій, ізольованих з води Чорного моря, були досліджені методами поліфазного таксономічного аналізу. Філогенетичний аналіз, заснований на частковому сиквенсі гена 16S рРНК, показав належність досліджуваних культур до γ-протеобактерій і 99–100 % їх близькості до антарктичного виду *Alteromonas stellipolaris*. Проте чорноморські ізоляти відрізнялись від названого виду своєю нездатністю до утворення простек, відсутністю росту при +4°C, 40 °C і 10 % NaCl, кількісним співвідношенням найважливіших жирних кислот, спектрами вуглецевого живлення. Утворений бактеріями екзополісахарид містив рамнозу, фукозу, рибозу, маннозу, глюкозу, галактозу. Одержані дані дозволяють прийти до висновку, що чорноморські ізоляти належать до нового виду *Alteromonas tavrui* з типовим штамом УКМ В-11103.

Ключові слова: Чорне море, поліфазний таксономічний аналіз, *Alteromonas tavrui*.

**NEW SPECIES OF *ALTEROMONAS*
ISOLATED FROM THE BLACK SEA WATER**

S u m m a r y

Two strains of aerobic Gram-negative chemoheterotrophic moderately halophilic bacteria isolated from the Black Sea water were studied using the methods of polyphasic taxonomic analysis. Phylogenetic analysis based on the partial 16S rRNA gene sequence revealed affiliation of the studied strains to γ -proteobacteria and 99-100 % of their relatedness to the Antarctic species *Alteromonas stellipolaris*. However the Black Sea isolates differed from the above species by their inability to form prosthecae, absence of growth at +4° and 40 °C and by the presence of 10 % NaCl, quantitative correlation of the most important fatty acids and carbon nutrition spectra. Exopolysaccharide produced by bacteria contained rhamnose, fucose, ribose, mannose, glucose and galactose. The data obtained permit to conclude that the Black Sea isolates belong to the new species *Alteromonas tavrui* with the type strain UCM B-11103.

The paper is presented in Russian.

К е y w o r d s: the Black Sea, polyphasic taxonomic analysis, *Alteromonas tavrui*

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

1. Иванова Е.П., Романенко Л.А., Михайлов В.В. Морские протеобактерии семейства *Alteromonadaceae*. – Владивосток: Дальнаука, 2001. – 124 с.
2. Онищенко О.М., Кіпріанова О.А., Родігес-Валера Ф. та ін. Таксономічне дослідження бактерій родів *Alteromonas* та *Pseudoalteromonas*, виділених з води та безхребетних Чорного моря // Мікробіол. журн. – 2005. – 67, № 4. – С. 3–14.
3. Смірнов В.В., Онищенко О.М., Кіпріанова О.А. Морські грамнегативні еубактерії, ізольовані з води, молюсків та водоростей Чорного моря // Мікробіол. журн. – 2001. – 63, № 4. – С. 3–8.
4. Baumann, L., Baumann, P., Mandel, M., Allen, R. D.: Taxonomy of aerobic marine eubacteria // J. Bacteriol. – 1972. – 110. – P. 402-429.
5. Baumann P., Baumann L. The marine gram-negative Eubacteria // The Prokaryotes. A handbook on habitats, isolation and identification of bacteria / Ed. by Starr M.P., Stolp H., Truper H. et al. – Berlin etc.: Springer-Verlag, 1986. – 2. – P. 1302 – 1331.
6. Chiu, H-H., Shieh, W. Y., Lin, S. Y., Tseng, C-M., Chiang, P-W., Wagner-Döbler, I. *Alteromonas tagae* sp. nov. and *Alteromonas simiduii* sp. nov., mercury-resistant bacteria isolated from a Taiwanese estuary// Int. J. Syst. Bacteriol. – 2007. – 57. – P. 1209-1216.
7. Ivanova, E. P., Bowman, J. P., Lysenko, A. M., Zhukova, N. V., Gorshkova, N.M., Sergeev, A. F. & Mikhailov, V.V. *Alteromonas addita* sp nov // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2005. – 55. – P. 1065-1068.
8. Martínez-Checa, F., Béjar, V., Llamas, I., del Moral, A. Quesada, E. *Alteromonas hispanica* sp. nov., a polyunsaturated-fatty-acid-producing, halophilic bacterium isolated from Fuente de Piedra, southern Spain // Int. J. Syst. Bacteriol. – 2005. – 55. – P. 2385 -2390.
9. Raguene G., Pignet P., Gauthier G., Peres A., Christen R., Rougeaux H., Barbier G., Guezennec J. Description of a New Polymer-secreting Bacterium from a Deep-Sea Hydrothermal Vent, *Alteromonas macleodii* subsp. fijiensis and Preliminary Characterization of the Polymer // Appl. Environ. Microbiol. – 1996. – 62, № 1. – P. 67-73.
10. Van Trappen, S., Tan, T.-L., Yang, J., Mergaert, J., Swings J. *Alteromonas stellipolaris* sp. nov.: novel budding and prostecate bacteria from Antarctic seas Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2004. – 54. – P. 1157-1163.
11. Vandecandelaere, I., Nercessian, O., Segaeert, E., Achouak, W. et al. *Alteromonas genovensis* sp. nov., isolated from a marine electroactive biofilm and emended description of *Alteromonas macleodii* Baumann et al. 1972 (Approved lists 1980). Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2008. – 58. – P. 2589-2596.
12. Yi – Guang Chen, Huai – Dong Xiao, Shu-Kun Tang et al. *Alteromonas halophila* sp. nov., a new moderately halophilic bacterium isolated from a sea anemone // Antonie van Leeuwenhoek. – 2009. – 96. – P. 259-266.
13. Yoon, J.-H., Kim, I.-G., Kang, K. H., Park, Y.-H. *Alteromonas marina* sp. nov., isolated from seawater of the East Sea in Korea // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2003. – 53. – P. 1625-1630.
14. Yoon J.-H., Yeo S.-H., Oh T.-K., Park Y.-H. *Alteromonas litorea* sp. nov., a slight halophile isolated from an intertidal sediment of the Yellow Sea in Korea // Int. J. Syst. Bacteriol. – 2004. – 54. – P. 1197-1201.

Отримано 15.11.2010