

В.В. Клочко, Л.В. Авдеева

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

ЖИРНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ *ALTEROMONAS*-ПОДОБНЫХ БАКТЕРИЙ ЧЕРНОГО МОРЯ

*Штаммы *Alteromonas tacleodii*, выделенные из воды Черного моря, были сходны по своему жирнокислотному составу с типовым штаммом этого вида. Анализ липидного состава 10 штаммов *A. tacleodii*, выделенных из поверхностных слоев воды и с больших глубин в различных регионах Мирового океана, в том числе из воды Черного моря, показал, что глубинные и поверхностные изоляты этого вида образуют две группы, отличающиеся по своему жирнокислотному составу. Черноморские изоляты *Pseudoalteromonas haloplanktis*, *P. citrea* и *P. flavipulchra* соответствовали типовым штаммам этих видов по своим жирнокислотным профилям. На основании спектров жирных кислот установлено сходство трех неидентифицированных до вида штаммов псевдоальтеромонад с описанным в 2010 г. видом *P. lipolytica*. Показано присутствие трех изомеров C16:1 ω 7, C 16:1 ω 9 и C 16:1 ω 6 в составе гексадеценной кислоты у черноморских штаммов *Shewanella baltica*.*

К л ю ч е в ы е с л о в а: Alteromonas, Pseudoalteromonas, Shewanella, жирнокислотный состав, Черное море.

Свободно живущие в морской воде микроорганизмы рода *Alteromonas* (к настоящему времени описано 9 видов этого рода), более 40 видов рода *Pseudoalteromonas* – ассоцианты моллюсков, асцидий, губок, водорослей, обитатели льда и воды в различных регионах Мирового океана, а также многочисленные обитатели воды, донных осадков и морских беспозвоночных, относящиеся к роду *Shewanella*, представляют собой обширную группу *Alteromonas*-подобных морских протеобактерий. Их идентификация на основании одних только фенотипических особенностей затруднена и требует полифазного таксономического анализа с обязательным использованием сиквенса гена 16S рРНК [8]. В качестве одного из элементов полифазного анализа широко используется исследование общего жирнокислотного состава этих микроорганизмов.

В 2001 – 2006 годах из моллюсков и воды Черного моря в акватории заповедника Карадаг были выделены и идентифицированы с использованием фенотипических исследований и частичного сиквенса гена 16S рРНК представители родов *Alteromonas*, *Pseudoalteromonas*, *Shewanella* [2, 3]. Их жирнокислотный состав не был исследован. Некоторые изоляты не были идентифицированы до вида и требовали дополнительного таксономического анализа.

Целью настоящей работы было изучение общего жирнокислотного состава 29 штаммов *Alteromonas*-подобных бактерий, выделенных из воды и беспозвоночных Черного моря.

Материалы и методы. Объектом исследований служили поддерживаемые в Украинской коллекции микроорганизмов (УКМ) 29 штаммов морских про-

теобактерий, в том числе типовой штамм *Alteromonas macleodii* УКМ В-11033^T (АТСС 7126), штаммы того же вида УКМ В-11079, В-11124 и В-11126, изолированные из воды Черного моря, а также, для сравнения, штаммы этого вида, выделенные в различных регионах Мирового океана из поверхностных слоев морской воды и с глубины 3500 м и любезно переданные нам проф. Родригес-Валера (*Universidad Miguel Hernandez*, Испания). Таким образом, в нашем распоряжении были две группы штаммов *Alteromonas macleodii*: *поверхностные* – В-11116 (Андаманское море, Таиланд, поверхностные воды); В-11117 (Андаманское море, Таиланд, поверхностные воды); В-11119 (Эгейское море, поверхностные воды), В-11121 (побережье Великобритании, поверхностные воды); *глубинные* – В-11106 (Ионическое море, глубина 3500 м); В-11108 (Ионическое море, глубина 3500 м); В-11111 (Ионическое море, глубина 3500 м); В-11114 (Адриатическое море, глубина 1000 м); В-11115 (Адриатическое море, глубина 1000 м).

Микроорганизмы рода *Pseudoalteromonas* из воды и беспозвоночных Черного моря были представлены изолятами: *P. citrea* В-11044, В-11085; *P. haloplanktis* В-11082, В-11127; *P. flavipulchra* В-11129; *Pseudoalteromonas sp.* В-11086, В-11087, В-11089 и В-11130.

Также объектом исследований служили представители вида *Shewanella baltica* (черноморские изоляты УКМ В-11092, В-11093, В-11094), а также штаммы *Shewanella sp.* В-11095, В-11096, В-11097.

Для изучения жирнокислотных профилей названные штаммы выращивали на среде В для морских микроорганизмов [4]. Жирнокислотный состав бактерий изучали методом газожидкостной хроматографии метиловых эфиров жирных кислот. Анализ проводили на газовом хроматографе Agilent 6890N с масс-спектрометрическим детектором Agilent 5973 с использованием капиллярной колонки HP-5MS (Agilent, США). Пики метиловых эфиров жирных кислот идентифицировали с помощью базы данных масс-спектров NIST 02, а также путем их сравнения со стандартом бактериальных жирных кислот (Supelco, № 4708-U, США) [1].

Статистическая обработка результатов проводилась с использованием компьютерной программы Statistica 6.0 (StatSoft, Inc., 2001), считая значимыми различия при $p < 0,05$. Дендрограмма сходства штаммов *A. macleodii* по их жирнокислотным профилям построена методом кластерного анализа. Объекты объединяли методом Уорда, при котором внутри кластеров оптимизируется минимальная дисперсия. Различия объектов оценивали согласно квадратичному евклидову расстоянию. Этим же методом пользовались при построении дендрограммы сходства жирнокислотных профилей штаммов *Pseudoalteromonas spp.* и 27 типовых штаммов псевдоальтеромонад. Для построения дендрограммы использовали базы данных CCUG (Culture Collection, University of Goteborg, Швеция) и IJSEM (International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology), из которых брали данные для 27 типовых штаммов *Pseudoalteromonas* [5, 6].

Результаты исследований. Наиболее многочисленной в наших исследованиях была коллекция штаммов альтеромонад. В табл. 1 представлены жирнокислотные спектры трех черноморских изолятов *A. macleodii* и типового штамма этого вида.

Таблица 1

Жирнокислотные спектры штаммов *Alteromonas macleodii*, выделенных из воды Черного моря и типового штамма этого вида

| Жирные кислоты | УКМ 11124 | УКМ 11126 | УКМ 11079 | УКМ 11033' |
|----------------|-----------|-----------|-----------|------------|
| 3 OH C10:0 | 0 | 0 | 0 | 0,46 |
| C 12:0 | 2,5 | 3,39 | 3,52 | 4,80 |
| C 13:0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| C 14:1 | 0 | 0 | 0,71 | 0,66 |
| C 14:0 | 4,0 | 1,5 | 3,54 | 3,71 |
| C 15:1 | 4,3 | 1,25 | 1,36 | 0,2 |
| C 15:0 | 5,9 | 3,18 | 3,02 | 0,4 |
| C 16:1 | 42,3 | 38,0 | 44,31 | 44,48 |
| C 16:0 | 14,8 | 24,43 | 23,33 | 31,94 |
| C 17:1 | 13,0 | 10,39 | 5,53 | 0,69 |
| C 17:0 | 3,7 | 5,10 | 2,07 | 0,4 |
| C 18:1 | 8,6 | 10,02 | 11,98 | 12,27 |
| C 18:0 | 0,93 | 0,93 | 0,63 | 0,99 |

Главными компонентами жирнокислотного пула *Alteromonas macleodii* являлись C16:1 и C16:0 кислоты, что соответствовало литературным данным о липидном составе этого вида. Этому критерию отвечали и жирнокислотные профили черноморских изолятов.

Полученные на протяжении последнего десятилетия данные о биогеографии *A. macleodii* показали наличие внутри этого вида двух отличающихся экотипов – глубинного и поверхностного [7]. Впервые эти экотипы были обнаружены среди штаммов, выделенных из воды Средиземного моря – его поверхностных слоев и глубин от 400 до 3500 м. Позже отличия в структуре геномов были исследованы более детально и на более широком спектре изолятов [7]. Эти отличия касались последовательностей гена гиразы B и межгенного спейсерного участка ITS, расположенного между генами 16S и 23S, и зависели не от районов Мирового океана, из которых были выделены бактерии, а от глубины, на которой они были изолированы. К настоящему времени накоплено много данных о генетических особенностях глубинных и поверхностных экотипов этого вида.

Нами был исследован жирнокислотный состав 10 штаммов *Alteromonas macleodii* (пяти глубинных и пяти поверхностных), изолированных из различных регионов Мирового океана (табл. 2).

Таблица 2

Содержание жирных кислот в штаммах *Alteromonas macleodii* глубинного и поверхностного происхождения

| Жирные кислоты | Содержание жирных кислот, % | | | | | | | | | |
|----------------|-----------------------------|---------|---------|---------|---------|------------------|---------|---------|---------|---------|
| | Поверхностные штаммы | | | | | Глубинные штаммы | | | | |
| | B-III16 | B-III17 | B-III19 | B-III21 | B-III26 | B-III06 | B-III08 | B-III11 | B-III14 | B-III15 |
| 3 OH C10:0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,65 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| C 12:0 | 3,32 | 3,60 | 2,89 | 3,61 | 3,39 | 4,71 | 3,80 | 3,91 | 4,08 | 4,00 |
| C 13:0 | 0 | 0 | 0,30 | 0,39 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| C 14:1 | 0 | 0 | 0,52 | 0,52 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| C 14:0 | 2,66 | 3,90 | 2,61 | 2,90 | 1,50 | 2,34 | 3,00 | 2,57 | 2,85 | 3,00 |
| C 15:1 | 0,99 | 2,70 | 1,44 | 1,48 | 1,25 | 0 | 0,80 | 0,65 | 0,69 | 0,70 |
| C 15:0 | 2,91 | 4,50 | 2,27 | 2,34 | 3,18 | 2,15 | 1,70 | 1,66 | 1,73 | 3,00 |
| C 16:1 | 40,20 | 40,10 | 40,45 | 40,10 | 38,00 | 45,84 | 41,50 | 43,54 | 42,95 | 43,80 |
| C 16:0 | 21,9 | 22,00 | 23,85 | 23,03 | 24,43 | 24,06 | 23,00 | 23,12 | 21,08 | 25,00 |
| C 17:1 | 8,20 | 8,00 | 8,40 | 7,15 | 10,39 | 5,73 | 5,25 | 6,98 | 7,56 | 6,00 |
| C 17:0 | 2,31 | 3,60 | 3,79 | 3,73 | 5,10 | 2,06 | 2,90 | 2,95 | 3,08 | 3,25 |
| C 18:1 | 12,69 | 10,10 | 11,36 | 9,69 | 10,02 | 11,77 | 13,30 | 13,63 | 14,60 | 10,80 |
| C 18:0 | 0 | 0,90 | 0,70 | 0,76 | 0,93 | 0,69 | 1,40 | 1,00 | 1,36 | 2,80 |

В наших опытах среднее содержание мононенасыщенной C16:1 кислоты у глубинных штаммов составляло $43,5 \pm 1,6\%$, у поверхностных – $39,8 \pm 1,0\%$. Содержание другой мононенасыщенной C18:1 кислоты также было больше у глубинных, чем у поверхностных штаммов – $12,8 \pm 1,5\%$ и $10,8 \pm 1,3\%$ соответственно. Небольшие, но заметные отличия наблюдались и в содержании некоторых других жирных кислот (C12:0, C15:0, C17:1, C18:1) у большинства штаммов.

Жирнокислотные профили анализируемых бактерий отличались не только количественным, но и качественным составом. Так, ненасыщенная C14:1 кислота присутствовала у некоторых поверхностных культур, но отсутствовала у глубоководных; напротив – 3ОН-C10:0 кислота была найдена только у двух глубоководных штаммов, но не у обитателей поверхностных слоев морской воды.

На основании процентного содержания жирных кислот в клетках 10 исследуемых штаммов *A. macleodii* была построена дендрограмма (рис. 1), показавшая разделение штаммов на две группы по глубине их обитания.

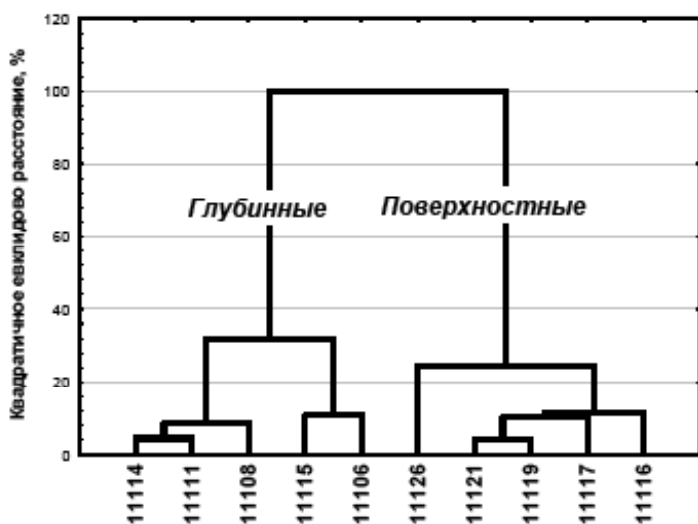


Рис. 1. Распределение штаммов *Alteromonas macleodii* по их жирнокислотным профилям

Таким образом, анализ липидного состава штаммов *A. macleodii* показал, что глубинные и поверхностные изоляты этого вида четко отличаются по своему жирнокислотному составу.

Соотношение насыщенных и ненасыщенных жирных кислот в клетках бактерий зависит от изменений температуры окружающей среды. Преобладание ненасыщенных жирных кислот в клетках глубинных штаммов, по сравнению с поверхностными, может быть обусловлено их обитанием при более низкой температуре Мирового океана на больших глубинах. Можно предположить, что обнаруженные нами отличия являются отражением различных экологических условий обитания рассматриваемого вида – типичного убиквиста, широко распространенного в различных регионах Мирового океана.

Жирнокислотный состав черноморских изолятов, отнесенных к роду *Pseudoalteromonas*, в целом был близок жирнокислотным профилям типовых штаммов тех видов, к которым эти штаммы были ранее отнесены на основании таксономических исследований (табл.3). Представленные данные подтверждают, что преобладающими компонентами жирнокислотного пула псевдоальтеромонад являются C16:0, C16:1, C17:1 и C18:1 кислоты.

Таблица 3

**Жирнокислотный состав черноморских изолятов бактерий
рода *Pseudoalteromonas* и некоторых типовых штаммов этого рода**

| Жирные кислоты | <i>P. flavipulchra</i> NCIMB 2033 [†] | <i>P. flavipulchra</i> УКМ В-11129 | <i>P. citrea</i> ATCC 29719 [†] | <i>P. citrea</i> УКМ В-11044 | <i>P. citrea</i> УКМ В-11085 | <i>P. haloplanktis</i> CECT 4188 [†] | <i>P. haloplanktis</i> УКМ В-11082 | <i>P. haloplanktis</i> УКМ В-11127 |
|----------------|---|---------------------------------------|---|---------------------------------|---------------------------------|--|---------------------------------------|---------------------------------------|
| ЗОН C10:0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| C 11:0 | 0 | 0,3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| ЗОН C11:0 | 0,2 | 0 | 0,2 | 0 | 0 | 0,4 | 0 | 0 |
| C 12:0 | 0 | 1,3 | 0,6 | 1,9 | 2,2 | 2,0 | 1,4 | 1,1 |
| ЗОН C12:0 | 0,2 | 0 | 1,1 | 0 | 0 | 1,9 | 0 | 0 |
| C 13:0 | 0,3 | 0,4 | 0,4 | 0,5 | 0 | 0,2 | 0,8 | 0,5 |
| iC 13:0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| C 14:1 | 0,2 | 0 | 1,0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| C 14:0 | 1,0 | 1,6 | 3,1 | 2,0 | 0,7 | 2,0 | 1,3 | 1,1 |
| C 15:1 | 2,4 | 3,2 | 3,8 | 3,8 | 2,2 | 2,5 | 11,1 | 8,2 |
| C 15:0 | 2,7 | 7,8 | 3,0 | 9,4 | 7,24 | 3,3 | 15,0 | 12,9 |
| C 16:1 | 29,6 | 34,8 | 41,2 | 34,3 | 38,7 | 40,5 | 29,9 | 33,0 |
| C 16:0 | 19,5 | 18,9 | 22,6 | 22,7 | 26,4 | 30,1 | 13,3 | 16,8 |
| C 17:1 | 20,2 | 17,9 | 6,9 | 15,1 | 3,09 | 6,0 | 19,3 | 18,9 |
| C 17:0 | 6,7 | 6,03 | 1,6 | 8,4 | 6,0 | 3,9 | 5,9 | 5,4 |
| C 18:1 | 6,9 | 3,7 | 7,1 | 0,7 | 1,5 | 2,6 | 1,2 | 1,3 |
| C 18:0 | 0,7 | 0 | 0,5 | 0,5 | 0 | 1,9 | 0 | 0,8 |

Основываясь на литературных данных [4] о процентном содержании жирных кислот у типовых штаммов известных к настоящему времени видов рода *Pseudoalteromonas*, мы попытались выяснить, можно ли на основании жирнокислотных профилей установить сходство неидентифицированных черноморских изолятов с какими-либо видами этого рода.

Было установлено, что три штамма *Pseudoalteromonas* sp. (УКМ В-11086, В-11087 и В-11089) были наиболее близки по жирнокислотному составу, описанному в 2010 г. виду *P. lipolytica*, выделенному из морской воды в устье реки Янцзы [10] (табл. 4).

Таблица 4

**Жирнокислотный состав неидентифицированных до вида
штаммов *Pseudoalteromonas*, выделенных из воды Черного моря**

| Жирные кислоты | <i>P. lipolytica</i> LMEB 39 [†] | <i>Pseudoalteromonas</i> sp. | | | |
|----------------|--|------------------------------|----------------|----------------|----------------|
| | | УКМ В-11086 | УКМ В-11087 | УКМ В-11089 | УКМ В-11130 |
| ЗОН C10:0 | 0,7 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| C 11:0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| ЗОН C11:0 | 1,7 | 0 | 0,4 | 0 | 0 |
| C 12:0 | 2,5 | 2,5 | 1,6 | 1,5 | 0 |
| ЗОН C12:0 | 9,8 | 0,4 | 0 | 0 | 0 |
| C 13:0 | 0,4 | 0 | 0,5 | 0 | 0 |
| iC 13:0 | 0 | 0 | 0,4 | 0,5 | 0 |
| C 14:1 | 0 | 0 | 0 | 0,6 | 0 |
| C 14:0 | 0,8 | 1,4 | 1,1 | 1,1 | 3,5 |
| C 15:1 | 0,8 | 2,4 | 1,5 | 3,7 | 0 |
| C 15:0 | 2,4 | 4,9 | 5,6 | 5,2 | 1,2 |
| C 16:1 | 23,9 | 41,1 | 26,5 | 34,2 | 9,8 |
| C 16:0 | 15,3 | 23,8 | 19,4 | 24,4 | 29,7 |
| C 17:1 | 9,3 | 14,2 | 21,1 | 14,5 | 0 |
| C 17:0 | 5,0 | 5,3 | 11,0 | 6,6 | 1,8 |
| C 18:1 | 12,1 | 3,6 | 8,1 | 6,5 | 43,5 |
| C 18:0 | 2,4 | 0,8 | 1,2 | 0,6 | 1,1 |

Как видно из табл. 4, особое положение занимает штамм УКМ В-11130, содержащий более 43 % C18:1 и всего 9,8 % C16:1 кислоты. Известным псевдоальтеромонадам присуще более низкое (до 23,3 %) содержание C18:1 кислоты и более высокое (до 32 %) количество C16:1 кислоты. Таким образом, принадлежность штамма УКМ В-11130 к роду *Pseudoalteromonas*, несмотря на полученные ранее данные частичного сиквенса 16S рРНК, представляется сомнительной и требует более детального таксономического анализа.

В заключение остановимся на некоторых особенностях жирнокислотного состава 6 штаммов бактерий рода *Shewanella*, выделенных из воды и моллюсков Черного моря. Три из них принадлежали к виду *S. baltica* и три – не были идентифицированы до вида.

Как и у всех *Alteromonas*-подобных бактерий, ненасыщенная кислота C16:1 является одним из основных компонентов жирнокислотного пула [9]. Как у шеванелл, так и у псевдоальтеромонад эта кислота, как правило, представлена изомером C16:1 ω 7, в небольших и даже следовых количествах обнаруживаются изомеры C16:1 ω 9 и C16:1 ω 6.

В наших опытах все штаммы *Shewanella baltica* давали расщепление общего пика гексадеценовой (C16:1) кислоты на два других. Проведя анализ с использованием базы данных масс-спектров NIST 02 [1], нами было установлено (рис.2), что у штаммов *S. baltica* В-11092, В-11093 и В-11094 жирная кислота C16:1 состояла из трех изомеров – C16:1 ω 9, C16:1 ω 7 и C16:1 ω 6.

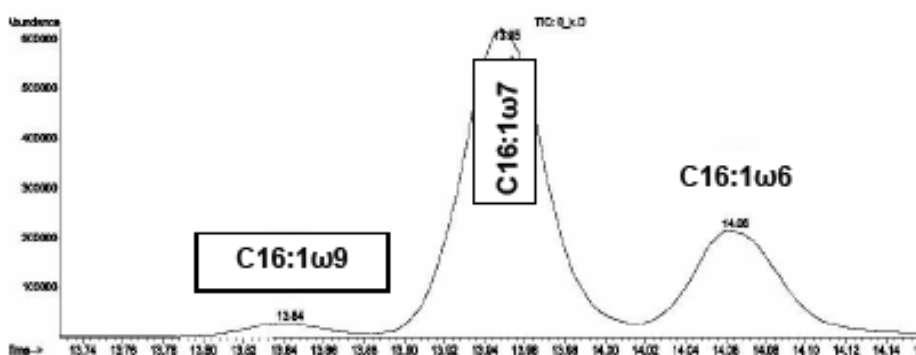


Рис.2. Изомеры C16:1 кислоты у штамма *Shewanella baltica* В-11092

У штаммов с неопределенной видовой принадлежностью одновременное наличие трех изомеров C16:1 кислоты не было обнаружено. У штамма *Shewanella sp.* В-11097 был определен только изомер C16:1 ω 7, у *Shewanella sp.* В-11095 два изомера – C16:1 ω 7 и C16:1 ω 9 и у *Shewanella sp.* В-11096 – C16:1 ω 7 и C16:1 ω 6.

Выяснение вопроса о том, является ли обнаруженная нами особенность закономерностью, требует исследования более широкого спектра представителей рода *Shewanella*. Интересен в целом и вопрос о том, насколько важны данные хромато-масс-спектрометрического анализа для проведения хемотаксономических исследований и каков удельный вес этих данных в решении проблем систематики бактерий.

Клочко В.В., Авдеева Л.В.

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

ЖИРНОКИСЛОТНИЙ СКЛАД *ALTEROMONAS*-ПОДІБНИХ БАКТЕРІЙ ЧОРНОГО МОРЯ

Резюме

Штами *Alteromonas macleodii*, виділені з води Чорного моря, були подібними за своїм жирнокислотним складом типовому штаму цього виду. Аналіз ліпідного складу 10 штамів *A. macleodii*, виділених з поверхневих шарів води і з великих глибин в різних регіонах Світового океану, в тому числі і з води Чорного моря, показав, що глибинні і поверхневі ізоляти цього виду утворюють дві групи, які різняться за своїм жирнокислотним складом. Чорноморські ізоляти *Pseudoalteromonas haloplanktis*, *P. citrea* і *P. flavipulchra* відповідали типовим штамам цих видів за своїм жирнокислотним профілем. На основі спектрів жирних кислот встановлено схожість трьох неідентифікованих до виду штамів псевдоальтеромонад з описаним в 2010 р. видом *P. lipolytica*. Показана наявність трьох ізомерів C16:1 ω 7, C 16:1 ω 9 і C 16:1 ω 6 в складі гексадеценної кислоти у чорноморських штамів *Shewanella baltica*.

Ключові слова: *Alteromonas*, *Pseudoalteromonas*, *Shewanella*, жирнокислотний склад, Чорне море.

Klochko V.V., Avdeeva L.V.

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

FATTY ACID COMPOSITION *ALTEROMONAS*-LIKE BACTERIA ISOLATED FROM THE BLACK SEA WATER.

S u m m a r y

Alteromonas macleodii strains isolated from the Black sea water were similar in their fatty acids composition with the type strain of this species. Analysis of lipid composition of 10 *A. macleodii* strains isolated from the deep and surface water layers in different World ocean regions including the Black sea water has shown that the deep and surface isolates of this species formed two groups different in their fatty acids profiles. The Black sea isolates of *Pseudoalteromonas haloplanktis*, *P. citrea*, *P. flavipulchra* conformed to these species type strains in their fatty acids composition. On the basis of the fatty acids spectra similarity of three *Pseudoalteromonas* species strains with *P. lipolytica* described in 2010 has been established. Presence of three isomers C16:1 ω 7, C 16:1 ω 9 and C16:1 ω 6 - components of hexadecenic acid in the Black sea isolates of *Shewanella baltica* has been shown.

Key words: *Alteromonas*, *Pseudoalteromonas*, *Shewanella*, Black Sea, fatty acids composition.

1. Клочко В.В., Остапчук А.Н., Буценко Л.Н., Онищенко О.М., Киприанова Е.А. Жирнокислотный состав бактерий рода *Psychrobacter*, выделенных из воды Черного моря // Мікробіологія і біотехнологія. – 2008. – № 1. – С. 44-49.
2. Онищенко О.М., Киприанова Е.А. Бактерии рода *Shewanella* из воды и моллюсков Черного моря // Мікробіол. журн. – 2006. – т.68, № 2. – С. 12-21.

3. *Онищенко О.М., Кіпріанова О.А., Родрігес-Валера Ф., Бейок С.* Таксономічне дослідження бактерій родів *Alteromonas* і *Pseudoalteromonas*, виділених з води та безхребетних Чорного моря // Мікробіол. журн. – 2005. – т.67, № 4. – С. 3-13.
4. *Baumann P., Baumann L.* The marine Gram-negative *Eubacteria* // Prokaryotes. – 1986. – v. 2. – P. 1302-1331.
5. http://www.ccug.se/default.cfm?page=search_cfs.cfm
6. <http://ijs.sgmjournals.org/search>
7. *Lopez-Lopez A., Bartual S., L. Stal, Onishchenko O., Rodriguez-Valera F.* Genetic analysis of housekeeping genes reveals a deep-sea ecotype of *Alteromonas tacleodii* in the Mediterranean Sea // Environ. Microbiol. – 2005. – № 75. – P. 649-659.
8. *Mikhailov V., Romanenko L., Ivanova E.* The Genus *Alteromonas* and Related Proteobacteria // Prokaryotes. – 2006. – v.6. – P. 597-645.
9. *Venkateswaranlt K., Moser P., Dollhopf M.* Polyphasic taxonomy of the genus *Shewanella* and description of *Shewanella oneidensis* sp. Nov. // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 1999. – № 49. – P. 705-724.
10. *Xue-Wei Xu, Yue-Hong Wu, Chun-Sheng Wang, Xiao-Hui Gao, Xiao-Gu Wang, Min Wu.* *Pseudoalteromonas lipolytica* sp. nov., isolated from the Yangtze River estuary // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2010. – № 60. – P. 2176-2181.

Отримано 18.05.2014