



2. Morisita M. Measurement the dispersion of individuals and analisis of the distributinal patterns // Mem. Fac. Sci. Kynshu Univ. 1959. Ser.E. Vol.2. P.215–235.
3. Lloyd M. Mean Erowding // J. Animal Ecol. 1967. Vol.36. P.1–30.
4. Дажо Р. Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. 415 с.
5. Смурров А.В. Новый тип статистического распределения и его применение в экологических исследованиях // Зоол. журн. 1975. Т.54, вып.2. С.283–289.
6. Милановский Е.В. Очерк геологии Среднего и Нижнего Поволжья. М.: Наука, 1939. С.195–199.
7. Беляченко А.В., Пискунов В.В., Сонин К.А. и др. Структура сообществ позвоночных животных в биогеоценозах и их экотонных зонах на Приволжских венцах юга Саратов-
- ской области // Вопросы биоценологии: Сб. науч. тр. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1998. С.3–14.
8. Птицы севера Нижнего Поволжья: В 5 кн. Кн. III. Состав орнитофауны / Е.В. Завьялов, Г.В. Шляхтин, В.Г. Табачишин и др. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2007. С.241–242.
9. Птицы севера Нижнего Поволжья: В 5 кн. Кн. III. Состав орнитофауны / Е.В. Завьялов, Г.В. Шляхтин, В.Г. Табачишин и др. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2007. С.78–79.
10. Земляной В.Л., Мосейкин В.Н. Утес Степана Разина // Ключевые орнитологические территории России. Т.1. Ключевые орнитологические территории международного значения Европейской России. М.: Союз охраны птиц России, 2000. С.462–463.

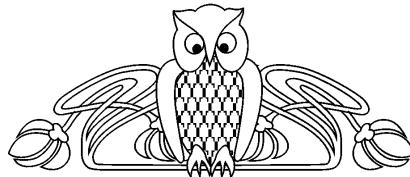
УДК 579.84+577.333+577.115

ХАРАКТЕРИСТИКА СОСТАВА ЖИРНЫХ КИСЛОТ ЛИПИДОВ А ЛИПОПОЛИСАХАРИДОВ БАКТЕРИЙ РОДА *AZOSPIRILLUM*

В.В. Игнатов^{*,**}, О.Н. Коннова^{**}, А.С. Бойко^{*,**},
А.А. Фомина^{*}, Ю.П. Федоненко^{**}, С.А. Коннова^{*,**}

* Саратовский государственный университет,
кафедра биохимии и биофизики

** Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов РАН, Саратов
E-mail: room308@ibppm.sgu.ru



На основании анализа липополисахаридов восьми штаммов бактерий рода *Azospirillum* показано, что доминирующими являются: 3-гидрокситетрадекановая, гексадекановая, 3-гидроксигексадекановая и октадеценовая жирные кислоты, что подтверждает отнесение этих микроорганизмов к α-субклассу *Proteobacteria*. Исключение составил профиль жирных кислот ЛПС типового штамма *A. lipoferum* Sp59b, в котором доминировали по содержанию дидекановая, 2-гидроксидидекановая, 3-гидроксидидекановая, 3-гидрокситетрадекановая, гексадекановая, октадеценовая кислоты. Выявлена корреляция выходов липополисахаридов из мембранны с содержанием в липидах А ненасыщенных жирных кислот.

Ключевые слова: *Azospirillum*, липополисахариды, структура, состав жирных кислот.

Characterization of the Fatty-Acid Composition of Lipids A from *Azospirillum* Lipopolysaccharides

V.V. Ignatov, O.N. Konnova, A.S. Boyko,
A.A. Fomina, Yu.P. Fedonenko, S.A. Konnova

On the basis of the results from analyses of lipopolysaccharides of eight *Azospirillum* strains, we showed that the major fatty-acid contents in these lipopolysaccharides were those of 3-hydroxytetradecanoic, hexadecanoic 3-hydroxyhexadecanoic, and octadecenoic acids. This finding confirms that these microorganisms are correctly assigned to the α-subclass of *Proteobacteria*. An exception was the fatty-acid profile of the lipopolysaccharide from *A. lipoferum* type strain Sp59b, in which the predominant contents were those of dide-

canoic, 2-hydroxydidecanoic, 3-hydroxydidecanoic, 3-hydroxytetradecanoic, hexadecanoic and octadecenoic acids. A correlation was found between the release of lipopolysaccharides from the membrane and the content of unsaturated fatty acids in lipids A.

Key words: *Azospirillum*, lipopolysaccharide, structure, fatty-acid composition.

Среди свободноживущих почвенных азотфиксаторов бактерии рода *Azospirillum* вызывают большой интерес исследователей в связи с широким распространением в ассоциациях с хлебными злаками и способностью положительно влиять на рост и урожай растений-хозяев [1]. Следует отметить, что вопрос о молекулярном механизме формирования ассоциации азоспирилл с растениями до настоящего времени остается открытым. Важным в изучении данной проблемы следует признать анализ строения и функций различных структурных элементов клеточной поверхности бактерий, принимающих непосредственное участие в процессе взаимодействия.



Липополисахариды (ЛПС) играют важную роль во взаимоотношениях бактериальных клеток с окружающей средой. Гидрофобным участком ЛПС является липид А, имеющий огромное значение для функциональной и структурной целостности наружной мембраны грамотрицательных бактерий [2], а также ответственный за многообразие эндотоксических свойств ЛПС [3]. Жирные кислоты (ЖК) – важные структурные элементы липида А, определяющие его гидрофобность. Характерной особенностью изолированного липида А является его гетерогенность, обусловленная присущей ему неоднородностью химического состава и строения формирующих его жирных кислот [2]. Профиль ЖК липида А является одним из основных хемотаксономических критериев, используемых при классификации и идентификации микроорганизмов [4].

Данные о строении липида А ЛПС азоспирillus немногочисленны, получены на ограниченном числе штаммов, поэтому целью нашей работы было выявление особенностей состава жирных кислот липидов А, представителей трёх видов бактерий рода *Azospirillum*.

Материалы и методы

Бактериальные штаммы *A. brasiliense* SR75, Sp245, S17, Cd, Sp7, SR15, *A. irakense* KBC1, *A. lipoferum* Sp59b и RG20a культивировали на жидкой малатно-солевой среде с витаминами при 30°C до окончания экспоненциальной фазы роста.

После осаждения клеток центрифугированием с их поверхности удаляли капсулу как описано в работе [5], после чего клетки трижды обрабатывали ацетоном и высушивали на воздухе.

Выделение ЛПС из высушенной бактериальной массы (20 г) проводили 45% горячим водным фенолом по методу Вестфала [6]. Водные части экстрактов после освобождения диализом от остатков фенола концентрировали и очищали гель-фильтрацией на колонке с Sepharose CL-4B (55×1.8 см, $V_0 = 40$ мл), в качестве элюирующего раствора использовали 0.025 М NH_4HCO_3 (рН 8.3). Детекцию продуктов разделения в элюатах выполняли с помощью дифференциального

проточного рефрактометра LKB 2142 (LKB, Швеция). Все фракции, содержащие углеводы, которые не давали поглощения между 240 и 260 нм, объединяли, концентрировали и лиофилизовали.

Колориметрическое определение содержания в препаратах ЛПС углеводов, 2-кето-3-дезоксиоктоновой кислоты (КДО), белков, нуклеиновых кислот, фосфора проводили общепринятыми методами, описанными нами ранее [5]. Измерения выполняли на спектрофотометре СФ-46 (ЛОМО, СССР).

Определение состава жирных кислот ЛПС в виде метиловых эфиров жирных кислот (МЭЖК) проводили с помощью газожидкостной хроматографии (ГЖХ) на хроматографе Биохром 1 (СССР) и GL-2010 (Shimadzu, Япония). Метилирование выполняли согласно методу, описанному в работе [7].

Результаты всех экспериментов обрабатывали статистически. Данные представлены в виде средних значений (как минимум трех экспериментов, каждый из которых проводился в трех повторностях) со средней квадратичной ошибкой. Доверительные интервалы определены для надежности 95%.

Результаты и их обсуждение

Экстракцией по Вестфалю были выделены ЛПС *A. brasiliense* Sp245, S17, Sp7, Cd, SR75, SR15, *A. irakense* KBC1, *A. lipoferum* Sp59b и RG20a. Выход ЛПС варьировал от 1 до 3% от веса сухой микробной массы в зависимости от штамма (табл. 1). Химический анализ показал, что использование хроматографических методов фракционирования экстрактов позволило добиться высокой степени очистки ЛПС, о чем свидетельствовали следовые количества нуклеиновых кислот в образцах (менее 0.1%). Для большинства полученных препаратов было отмечено незначительное количество белковых примесей (см. табл. 1), которые не визуализировались окрашиванием Кумасси-R250 при анализе ЛПС методом электрофореза в ДСН-ПААГ. Исключение составлял препарат ЛПС_{SR15}, в котором колориметрически идентифицировано 5.4% белка, а в электрофорограмме визуализирована полоса, соответствующая по окраске белковым компонентам.



Таблица I

Биополимерный состав ЛПС бактерий рода *Azospirillum*

Штаммы	Выход ЛПС, % от веса сухих клеток	Содержание, %			
		Углеводы	Белки	КДО	Фосфор
<i>A. brasilense</i>	SR75*	1.0	53.2 ± 0.2	2.1 ± 0.1	3.3 ± 0.1
	S17	1.7	29.0 ± 1.3	0.8 ± 0.4	0.3
	Cd**	3.2	28.4 ± 2.1	0.3 ± 0.1	3.5 ± 0.1
	Sp7	2.8	21.9 ± 0.3	0.6 ± 0.1	0.6
	SR15	1.1	24.5 ± 3.6	5.4 ± 0.2	0.2
<i>A. lipoferum</i>	Sp59b	2.6	38.8 ± 1.4	2.4 ± 0.2	4.4 ± 0.1
	RG20a	1.4	48.3 ± 3.3	2.3 ± 0.1	2.8 ± 0.1
<i>A. irakense</i>	KBC1	1.1	62.3 ± 2.7	0.9 ± 0.1	0.7
					3.4 ± 0.8

Примечание. «—» – содержание компонента не обнаружено; * – данные из работы [8]; ** – данные из работы [9].

Однако особенностью этого препарата, по данным спектроскопии ЯМР, является наличие заместителя пептидной природы в составе полисахаридной части О-антитела (неопубликованные данные), который, возможно, завышал результат анализа на белки.

При исследовании биополимерного состава показано, что на долю углеводов в препаратах ЛПС приходится от 22 до 62% их от массы.

Во всех ЛПС была идентифицирована КДО – единственный структурный элемент, который всегда присутствует в ЛПС и является своего рода маркером для молекулы ЛПС. Но если для ЛПС_{SR75}, ЛПС_{Cd}, ЛПС_{Sp59b} и ЛПС_{RG20a} ее содержание составило примерно 3–4%, то для ЛПС остальных штаммов – менее 1% (табл. 1). Кроме того, были выявлены значительные межштаммовые различия в содержании общего фосфора в вышеперечисленных ЛПС, что, как известно, оказывает существенное влияние на субмолекулярную организацию ЛПС в мембране. Разброс в содержании фосфора в образцах может быть следствием различий в степени фосфорилирования коровых олигосахаридов и глюкозаминиозы липидов А.

Известно, что фосфатные группы, присоединенные к КДО, экранируют кислотолабильную связь, затрудняя гидролиз ЛПС, а следовательно, и определение КДО. Возможно, низкое содержание КДО, отмеченное ранее для ЛПС некоторых штаммов *A. brasilense* и *A. lipoferum* [10] и показанное в

нашей работе для ЛПС_{Sp7}, ЛПС_{KBC1}, ЛПС_{S17} и ЛПС_{SR15}, вызвано именно этим.

В составе липидной части ЛПС методом ГЖХ после метанолиза были идентифицированы насыщенные, ненасыщенные и гидроксикислоты с длиной углеродной цепи от C₁₀ до C₁₉ (табл. 2). Основными по содержанию большинства штаммов были 3-гидрокситетрадекановая (3-ОН-C_{14:0}), гексадекановая (C_{16:0}), 3-гидроксигексадекановая (3-ОН-C_{16:0}), октадеценовая (C_{18:1}) ЖК. Исключение составил профиль ЖК ЛПС_{Sp59b}, в котором доминировали по содержанию дидекановая (C_{12:0}), 2-гидроксидидекановая (2-ОН-C_{12:0}), 3-гидроксигидекановая (3-ОН-C_{12:0}), 3-гидрокситетрадекановая (3-ОН-C_{14:0}), гексадекановая (C_{16:0}), октадеценовая (C_{18:1}) кислоты. В ЛПС_{Cd} также были обнаружены дидекановая (C_{12:0}), 2-гидроксидодекановая (2-ОН-C_{12:0}), 3-гидроксигидекановая (3-ОН-C_{12:0}), но в меньшем количестве (6, 2 и 9% соответственно). В составе ЛПС_{Sp7}, ЛПС_{S17} идентифицирована (~ 8%) декановая (C_{10:0}) кислота. В ЛПС_{KBC1}, ЛПС_{SR15} показано наличие (~ 4%) нанодекановой (C_{19:0}) кислоты. Также во всех ЛПС в разных соотношениях были обнаружены ЖК (не идентифицированные и не представленные в табл. 2) с длиной цепи выше 19 углеродных атомов, метиловые эфиры которых в ГЖХ выходили в области как предельных, так и непредельных ЖК. Общее содержание идентифицированных ЖК в образцах ЛПС_{Sp7} составило ~ 95%, ЛПС_{SR75} – ~ 96%, ЛПС_{Cd} – ~ 93%, ЛПС_{S17} – ~ 98%, ЛПС_{Sp59b} – ~ 98%, ЛПС_{RG20a} – ~ 99%, ЛПС_{SR15} – ~ 82% и самое

Соотношение жирных кислот в препаратах ЛПС бактерий *A. brasiliense* SR75, S17, Cd, Sp7, SR15, *A. irakense* KBC1 и *A. lipofерум* Sp59b, RG20a

Жирные кислоты	Содержание МЭЖК, % от суммы площадей всех пиков							
	ЛПС _{SR75} *	ЛПС _{S17}	ЛПС _{Cd} **	ЛПС _{Sp7}	ЛПС _{KBC1}	ЛПС _{Sp59b}	ЛПС _{SR15}	ЛПС _{RG20a}
Декановая (C _{10:0})	0.6 ± 0.1	7.8 ± 0.2	0.5 ± 0.1	7.8 ± 0.5	0.5	0.2 ± 0.1	—	сл.
Дидекановая (C _{12:0})	0.2	сл.	6.1	сл.	1.7 ± 0.1	21.9 ± 0.6	2.2 ± 0.1	сл.
2-Гидроксидидекановая (2-ОН-C _{12:0})	1.5	0.2 ± 0.1	1.8 ± 0.4	0.6 ± 0.1	—	8.2 ± 0.2	0.5	сл.
3-Гидроксидидекановая (3-ОН-C _{12:0})	сл.	—	8.5 ± 0.5	сл.	—	30.7 ± 1.3	2.8 ± 0.2	—
Тетрадекановая (C _{14:0})	0.2 ± 0.1	0.3 ± 0.3	0.2	1.1 ± 0.6	0.9 ± 0.1	сл.	0.5	сл.
3-Гидрокситетрадекановая (3-ОН-C _{14:0})	42.3 ± 0.2	39.6 ± 2.3	32.4 ± 0.4	40.9 ± 3.9	30.2 ± 0.8	12.6 ± 0.2	23.8 ± 0.4	54.4 ± 1.5
Гексадециновая (C _{16:1})	сл.	0.8 ± 0.4	1.7 ± 0.3	сл.	0.2	1.4 ± 0.3	4.7 ± 0.1	0.9
Гексадекановая (C _{16:0})	9.7 ± 0.3	4.0 ± 0.6	3.9 ± 0.3	4.9 ± 0.7	1.6 ± 0.3	13.0 ± 0.1	4.7 ± 0.1	3.2 ± 0.7
3-Гидроксигексадекановая (3-ОН-C _{16:0})	33.2 ± 1.1	26.9 ± 4.3	19.2 ± 2.7	30.3 ± 3.6	25.8 ± 2.4	—	15.3 ± 0.1	36.4 ± 0.6
Октадекановая (C _{18:0})	0.2 ± 0.1	0.5	сл.	сл.	0.3	0.2 ± 0.1	0.6	сл.
Октадециновая (C _{18:1})	7.4 ± 1.1	18.0 ± 5.1	20.1 ± 0.5	8.7 ± 0.1	8.4 ± 0.1	10.1 ± 1.8	22.7 ± 0.19	4.7 ± 0.3
Нонадекановая (C _{19:0})					4.4		4.4 ± 0.1	

Примечание. сл. – содержание компонентов не более 0.1%; «–» – ЖК отсутствовали; * – данные из работы [8]; ** – данные из работы [9].

низкое содержание кислот было выявлено в препарате ЛПС_{KBC1} ~ 77% от суммы МЭЖК. Такие значения содержания МЭЖК можно объяснить присутствием в образцах некоторого количества длинноцепочечных жирных кислот (не представленных в табл. 2), а также кислот, содержание которых не превышало 0.1%.

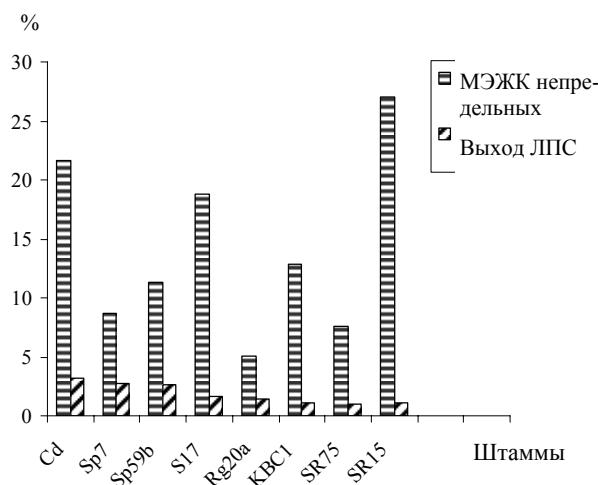
Как следует из литературы, гидроксикислоты представляют собой обязательную и, как правило, преобладающую составляющую липида А (на их долю приходится 50–75% от общего содержания кислот) [1]. Определение профиля гидроксиалкановых кислот часто используют для обнаружения эндотоксинов в различных биологических объектах [11] и почве [12], а также в качестве дополнительного хемотаксономического критерия для выяснения филогенетических связей между микроорганизмами [13, 14]. В исследовании азоспирилл мы также показали, что оксикислоты составляют 50–80% от содержания МЭЖК, обнаруженных хроматографически, что согласуется с литературными данными о количестве оксикислот в липидах А [1]. Однако в составе липида А *A. lipofерум* RG20a выявлено не-

обычно высокое содержание оксикислот – 92%, что может оказывать существенное влияние на активность этого ЛПС в отношении иммунной системы теплокровных животных. В исследуемых образцах также были обнаружены ненасыщенные ЖК (от 5 до 30%). Нужно отметить, что ненасыщенные ЖК в составе липида А встречаются редко. Однако для α-субкласса *Proteobacteria* октадециновая кислота является характеристической и на ее долю, по литературным данным, обычно приходится от 40 до 70% от общего содержания ЖК [4]. Одним из объяснений относительно высокого содержания ненасыщенных ЖК в липидах А азоспирилл может служить проявление компенсаторных явлений в мембранах, вызванных изменением температуры среды [15, 16]. Возможно, этим объясняется высокий адаптивный потенциал азоспирилл, благодаря которому они широко распространены в различных климатических зонах. Данные по составу ЖК ЛПС_{Sp7}, ЛПС_{SR75}, ЛПС_{RG20a}, ЛПС_{KBC1}, ЛПС_{S17} хорошо согласуются с приведенными в литературе для липополисахаридов ряда штаммов *A. brasiliense* и *A. lipofерум* [8, 17, 18], а также бактерий рода *Rhizobium* [19]. Профиль ос-



новных жирных кислот липидов А большинства штаммов характерен для типичных представителей рода *Azospirillum*, исключение составил ЛПС_{Sp59b}.

Полученные в ходе исследования представления о составе жирных кислот липидов А позволяют выдвинуть обоснованное предположение о причинах существенных различий в выходах ЛПС у различных штаммов азоспирилл. Интересно, что у большинства исследуемых штаммов наблюдалось увеличение выхода ЛПС с возрастанием в липиде А количества ненасыщенных жирных кислот (рисунок).



Соотношение содержания непредельных ЖК и выходов ЛПС внешней мембранны бактерий *A. brasiliense* SR15, SR75, S17, Sp7, Cd, *A. irakense* KBC1 и *A. lipoferum* Sp59b, Rg20a

Известно, что наличие в мембранных липидах ненасыщенных углеводородных цепей приводит к нарушению строгой параллельности последних в местах локализации двойных связей, что делает мембранны менее прочными и более «жидкими» [20]. Очевидно, увеличение количества ненасыщенных жирных кислот, входящих в состав липидов А, приводит к упрощению извлечения ЛПС из мембранны и, таким образом, увеличению его выхода. Так, при минимальном содержании ненасыщенных жирных кислот в образцах ЛПС_{Rg20a}, ЛПС_{KBC1} и ЛПС_{SR75} (рисунок) наблюдались и минимальные выходы ЛПС (1.4; 1.1 и 1%, соответственно). Более высокое содержание ненасыщенных ЖК в ЛПС_{S17} коррелирует с увеличением выхода до ~ 2%. При наибольшем содержании ненасыщенных

ЖК выход препарата ЛПС_{Cd} оказался максимальным. Однако эта закономерность наблюдалась не у всех исследуемых штаммов, что может быть связано с присутствием в составе их липидов А неидентифицированных длинноцепочечных ЖК. В случае ЛПС_{SR15} на их долю приходится до 7% от общего содержания ЖК.

Полученные данные позволяют констатировать, что свойства жирных кислот, связанные с особенностями их химического строения, взаимно компенсируются, влияя на организацию внешней мембранны, что также отражается на выходе ЛПС. Таким образом, наблюдаемая вариабельность состава и соотношения жирных кислот в липидах А внешней мембранны азоспирилл, вероятно, демонстрирует высокие адаптивные возможности этих микроорганизмов и является одной из причин их повсеместного распространения.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 08-04-00669).

Библиографический список

1. Steenhoudt O., Vanderleyden J. *Azospirillum*, a free living nitrogen-fixing bacterium closely associated with grasses genetic, biochemical and ecological aspects // FEMS Microbiol. Rev. 2000. Vol.24. P.487–506.
2. Красикова И.Н., Соловьева Т.Ф., Оводов Ю.С. Структура и свойства липида А – компонента эндотоксинов грам-отрицательных бактерий // Химия природных соединений. 1989. №5. С.601–616.
3. Galanos C., Lüderitz O., Rietschel E.T. Synthetic and natural *Escherichia coli* free lipid A express identical endotoxic activities // Eur. J. Biochem. 1985. Vol.148. P.1–5.
4. Busse H.J., Denner E.B.M., Lubitz W. Classification and identification of bacteria: current approaches to an old problem. Overview of methods used in bacterial systematic // J. Biotech. 1996. Vol.47. C.3–38.
5. Коннова С.А., Макаров О.Е., Сквортsov I.M., Игнатов В.В. Isolation, fractionation and some properties of polysaccharides produced in a bound form by *Azospirillum brasiliense* and their possible involvement in *Azospirillum* – wheat root interaction // FEMS Microbiol. Lett. 1994. Vol.118, №2. P.93–99.
6. Вестфаль О., Янн К. Бактериальные липополисахариды // Методы химии углеводов. М.: Мир, 1967. С.325–332.
7. Mayer H., Tharanathan R.N., Weckesser J. Analysis of lipo-polysaccharides of Gram-negative bacteria // Meth. Microbiol. 1985. Vol.18. P.157–207.
8. Федоненко Ю.П., Борисов И.В., Коннова О.Н. и др. Установление строения повторяющегося звена О-специфического полисахарида *Azospirillum brasiliense* SR75 и гомология LPS-локусов в плазмidaх *Azospirillum brasiliense* штаммов SR75 и SP245 // Микробиология. 2005. Т.74, №5. С.626–632.



9. Коннова О.Н., Бурыгин Г.Л., Федоненко Ю.П. и др. Химический состав и иммунохимическая характеристика липополисахарида азотфикссирующих ризобактерий *Azospirillum brasiliense* Cd // Микробиология. 2006. Т.75, №3. С.383–388.
10. Choma A., Russa R., Mayer H., Lorkiewicz Z. Chemical analysis of *Azospirillum* lipopolysaccharides // Arch. Microbiol. 1987. Vol.146. P.341–345.
11. Maitra S.K., Nachum R., Pearson F.C. Establishment of beta-hydroxy fatty acids as chemical marker molecules for bacterial endotoxin by gas chromatography-mass spectrometry // Appl. Environ. Microbiol. 1986. Vol.52. P.510–514.
12. Parker J.H., Smith G.A., Fredrickson H.L. et al. Sensitive assay, based on hydroxy fatty acids from lipopolysaccharide lipid A, for Gram-negative bacteria in sediments // Appl. Environ. Microbiol. 1982. Vol.44. P.1170–1177.
13. Stead D.E. Grouping of plant-pathogenic and some other *Pseudomonas* spp. by using cellular fatty acid profiles // Intern. J. Syst. Bacteriol. 1992. Vol.42, №2. P.281–295.
14. Heike R.U.S., Freudenberg M., Weckesser J., Mayer H. Lipopolysaccharide of *Rhodospirillum salinarum* 40: structural studies on the core and lipid A region // Arch. Microbiol. 1995. Vol.164. P.280–289.
15. Крепс Е.М. Липиды клеточных мембран. Л.: Наука, 1981. 339 с.
16. Бергельсон Л.Д. Мембранные молекулы, клетки. М.: Наука, 1982. 183 с.
17. Choma A., Russa R., Lorkiewicz Z. Chemical composition of lipopolysaccharide from *Azospirillum lipoferum* // FEMS Microbiol. Lett. 1984. Vol.22. P.245–248.
18. Федоненко Ю.П., Здоровенко Э.Л., Коннова С.А. и др. Сравнительная характеристика липополисахаридов и О-специфических полисахаридов *A. brasiliense* Sp245 и его омегон-Km мутантов KM018 и KM252 // Микробиология. 2004. Т.73, №2. С.180–187.
19. Wilkinson S.G. Bacterial lipopolysaccharides – themes and variation // Prog. Lipid Res. 1996. Vol.35, №3. P.283–343.
20. Кагава Я. Биомембранные. М.: Выш. шк., 1985. 303 с.