

МИКРОБИОЛОГИЯ

УДК 579.22

DOI: 10.17072/1994-9952-2019-3-291-299.

А. В. Ахова^a, Е. С. Шегина^b, А. Л. Лаврикова^b, М. В. Кузнецова^a, А. Г. Ткаченко^a

^a Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН – филиал ПФИЦ УрО РАН, Пермь, Россия

^b Пермский национальный исследовательский политехнический университет, Пермь, Россия

АКТИВНОСТЬ ОСНОВНЫХ ФЕРМЕНТОВ СИНТЕЗА ПОЛИАМИНОВ В ПРИРОДНЫХ ИЗОЛЯТАХ *ESCHERICHIA COLI*

Исследована способность природных изолятов *Escherichia coli*, выделенных из разных мест обитания, декарбоксилировать лизин, орнитин и аргинин. Данный признак является широко распространенным среди *E. coli*, поскольку лишь у 7% изолятов не было выявлено способности декарбоксилировать ни одну из трех аминокислот. Способность декарбоксилировать аргинин встречалась реже, чем способность декарбоксилировать лизин или орнитин. Природные изоляты характеризовались разными комбинациями аргинин-, орнитин- и лизиндекарбоксилазной активностей. Наиболее часто встречалось сочетание лизиндекарбоксилазной и орнитиндекарбоксилазной активности, в то время как сочетание орнитиндекарбоксилазной и аргининдекарбоксилазной активности в отсутствие способности декарбоксилировать лизин не выявлено. Зависимости наличия способности декарбоксилировать ту или иную аминокислоту изолятом от источника выделения не установлено.

Ключевые слова: кадаверин; путресцин; спермидин; декарбоксилаза; лизин; аргинин.

A. V. Akhova^a, E. S. Shegina^b, A. L. Lavrikova^b, M. V. Kuznetsova^a, A. G. Tkachenko^a

^a Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms UB RAS, Perm, Russian Federation

^b Perm National Research Polytechnic University, Perm, Russian Federation

ACTIVITY OF POLYAMINE BIOSYNTHESIS ENZYMES IN *ESCHERICHIA COLI* ISOLATES

The ability of *Escherichia coli* isolated from different habitats to decarboxylate lysine, ornithine, and arginine was studied. The decarboxylase activity is widespread among *Escherichia coli*, since only 7% of the isolates showed no ability to decarboxylate any of the three amino acids. The ability to decarboxylate arginine was less common than the ability to decarboxylate lysine or ornithine. Natural isolates were characterized by different combinations of arginine, ornithine, and lysine decarboxylase activity. The most common combination was lysine decarboxylase and ornithine decarboxylase activity, while the combination of ornithine decarboxylase and arginine decarboxylase activity, in the absence of decarboxylation of lysine, was not detected. There were no differences in the decarboxylase activity patterns of isolates from different sources.

Key words: cadaverine; putrescine; spermidine; aminoacyl decarboxylase; lysine; arginine.

Полиамины – природные поликатионы, необходимые для нормального развития эукариот, прокариот и вирусов, относятся к классу алифатических углеводов с двумя и более амино- или иминогруппами в составе молекулы [Tabor, Tabor, 1985; Kusano et al., 2008; Pegg, 2016].

Качественный и количественный состав полиаминов варьирует у различных видов микроорганизмов, а также зависит от возраста культуры и условий культивирования [Tabor, Tabor, 1985]. Основными полиаминами *Escherichia coli* являются путресцин (1,4-диаминобутан), кадаверин (1,5-диаминопентан) и спермидин (N-(3-аминопропил)-1,4-диаминобутан) [Igarashi, Kashiwagi, 2010]. Кроме того, в клетках

E. coli при специфических условиях роста могут образовываться аминопропилкадаверин (N-(3-аминопропил)-1,5-диаминопентан), ацелированные формы спермицина и путресцина, а также глутатионилспермидин [Tabor, Tabor, 1985; Chattopadhyay, Chen, Tabor, 2013]. Основные пути синтеза полиаминов в клетках *E. coli* представлены на рис. 1.

Первым этапом синтеза полиаминов является декарбоксилирование аминокислот-предшественников. Путресцин в клетках *E. coli* может синтезироваться двумя путями: 1) прямое декарбоксилирование орнитина при участии орнитиндекарбоксилазы (ОДК); 2) декарбоксилирование аргинина аргининдекарбоксилазой (АДК) с образованием

агматина, который затем гидролизуется агматину-реогидролазой (агматиназой) до мочевины и путресцина [Tabor, Tabor, 1985]. Кадаверин синтезируется в результате реакции декарбоксилирования лизина, катализируемой лизиндекарбоксилазой (ЛДК) [Sabo et al., 1974]. Спермидин синтезируется из L-метионина, который вначале аденилируется, а затем декарбоксилируется. В завершении синтеза полиамин-аминопропилтрансфераза (спермидинсинтаза) переносит аминопропильную группу с продукта декарбоксилирования S-

аденозилметионина на путресцин с образованием спермидина [Markham et al., 1980]. Полиамин-аминопропилтрансфераза также может катализировать присоединение аминопропильной группы к кадаверину с образованием аминопропилкадаверина и к спермидину с образованием спермина [Bowman, Tabor, Tabor, 1973]. Последняя реакция протекает с относительно низкой скоростью, и в обычных условиях накопление спермина за счет синтеза в клетках *E. coli* не происходит.

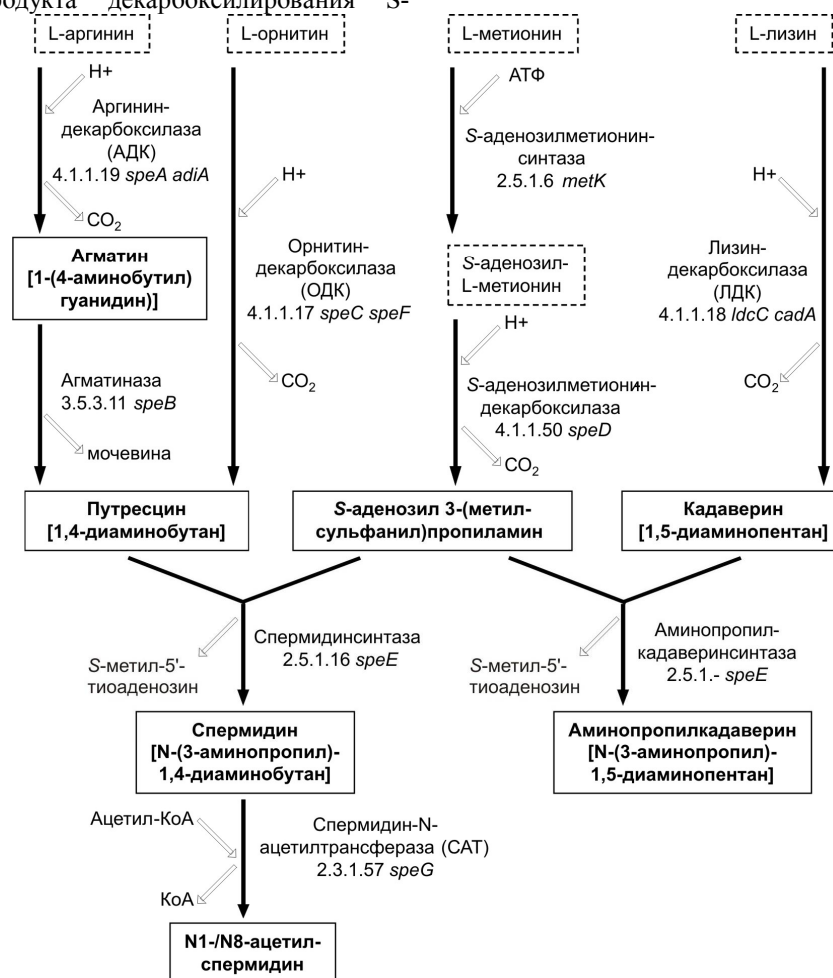


Рис. 1. Основные метаболические пути синтеза полиаминов *E. coli* K12

Ферменты, катализирующие реакции декарбоксилирования аминокислот-предшественников, могут быть представлены в клетках в двух формах: биосинтетические (конститутивные) и биодеградативные (индуцибельные) [Morris, Fillingame, 1974]. Изоформы различаются биохимическими свойствами, условиями активации и физиологическими функциями.

Индукцибельная форма АДК кодируется геном *adiA* и представляет собой гомодекамер, максимально активный при низких значениях pH (оптимум pH = 5.2) [Blethen, Boeker, Snell, 1968]. Повышение активности АДК *AdiA* наблюдается в клетках, выращенных на богатой среде (в присут-

ствии избытка субстрата) при низких значениях pH и в условиях низкой аэрации. Физиологической ролью данного фермента является противодействие закислению цитоплазмы и поддержание гомеостаза pH внутри бактериальной клетки. По всей вероятности, аргинин-зависимая система кислотостойкости функционирует за счет удаления протонов водорода из клетки в составе продукта реакции декарбоксилирования аргинина – путресцина [Richard, Foster, 2004]. Ген *speA* кодирует конститутивную форму АДК, которая активна в форме гомотетрамера в слабощелочной и нейтральной среде (оптимум pH = 8.4). Для формирования тетрамера и проявления активности необхо-

димы ионы Mg^{2+} . Ингибитором АДК SpeA, как на уровне транскрипции, так и на уровне активности белка, выступает продукт катализируемой ею реакции – путресцин [Wu, Morris, 1973]. Биосинтетическая форма фермента экспрессируется вне зависимости от изменения pH и вовлечена в процесс биосинтеза полиаминов. АДК SpeA локализуется в районе клеточной оболочки и предпочтительно утилизирует аргинин, поступающий из среды [Buch, Boyle, 1985].

В клетках *E. coli* обнаружено две изоформы лизиндекарбоксилазы – LdcC и CadA (LdcI). Индуцибельная форма ЛДК кодируется геном *cadA* и активна в форме гомодекамера. Индукция данной изоформы происходит при культивировании на богатой среде (в присутствии избытка субстрата) в условиях слабой аэрации и низких значений pH [Auger, Bennett, 1989; Meng, Bennett, 1992]. Кроме того, на *Vibrio vulnificus* показано, что данная лизиндекарбоксилаза входит в *soxRS*-регулон и индуцируется в ответ на супероксидный окислительный стресс [Pomposiello, Bennik, Demple, 2001; Kim, Choi, Lee, 2006]. Оптимум pH ЛДК CadA равняется 5.5, и данный фермент является частью лизин-зависимой системы кислотоустойчивости, которая работает по принципу, описанному выше для системы защиты, основанной на декарбоксилировании аргинина [Kanjee, Houry, 2013]. В регуляцию экспрессии *cadA* вовлечены различные транскрипционные регуляторы, а также алармон ppGpp, отрицательно регулирующий активность ЛДК CadA как на уровне экспрессии гена, так и на уровне активности белка [Kanjee et al., 2011]. Описанная несколько позднее лизиндекарбоксилаза LdcC, считающаяся конститутивным ферментом, проявляет активность в широком диапазоне pH, максимум которой приходится на значения, близкие к нейтральным (оптимум pH = 7.6) [Kikuchi, Kurahashi, Nagano, 1997; Lemonnier, Lane, 1998]. ЛДК LdcC, как и индуцибельная форма фермента, активна в виде гомодекамера. Известно, что промотор гена *ldcC* специфичен для σ^S -субъединицы РНК-полимеразы, и экспрессия данного гена повышается в стационарной фазе роста и под действием фторхинолоновых антибиотиков [Kikuchi, Kurahashi, Nagano, 1997; Шумков и др., 2010]. Ингибиторами активности данного белка являются путресцин и спермидин, а также (p)ppGpp [Wertheimer, Leifer, 1983; Kanjee et al., 2011].

Биосинтетическая и биodeградативная формы орнитиндекарбоксилазы кодируются генами *speC* и *speF*, соответственно, и функционируют в форме димеров. Обе изоформы ОДК наиболее активны в нейтральных и слабощелочных условиях (для SpeC оптимум pH = 8.1; для SpeF оптимум pH = 7) [Applebaum, Dunlap, Morris, 1977; Kanjee et al., 2011].

Экспрессия гена *speC* находится под контролем

RpoS, а также отрицательно регулируется ц-АМФ, Crp и ppGpp [Wright, Boyle, 1982]. Активность данной изоформы ОДК стимулируется ГТФ и ингибируется путресцином, спермидином и ppGpp [Holtta, Janne, Pispas, 1972; Applebaum, Dunlap, Morris, 1977]. Кроме того, в регуляцию активности ОДК вовлечена двухкомпонентная сигнально-проводящая система *atoC-atoS* [Kygiakidis, Tiligada, 2009]. Активность фермента SpeF положительно регулируется ди-, три-, тетра- и пентафосфатами гуанозина [Kanjee et al., 2011]. Считается, что ОДК SpeC вовлечена в процесс биосинтеза полиаминов, а физиологической функцией ОДК SpeF является деградация орнитина. Кроме того, предполагается, что данная орнитиндекарбоксилаза может быть частью системы кислотоустойчивости, функционирующей при слабом кислотном стрессе [Kanjee, Houry, 2013].

Изучение декарбоксилазной активности бактерий представляет интерес с практической точки зрения. В частности, реакции декарбоксилирования играют важную роль при адаптации бактерий, в том числе патогенных, к кислотному стрессу, что позволяет преодолевать защитные барьеры макроорганизма (такие, как кислотная среда желудка или влагалища) и успешно его колонизировать [Castanie-Cornet et al., 1999]. Кроме того, одним из развивающихся направлений биотехнологии является разработка способов получения, в процессе микробного синтеза, сырья для производства пластиков, в том числе 1,5-диаминопентана и 1,4-диаминобутана [Wendisch, 2017].

В данной работе проведен анализ действия природных изолятов *E. coli* на способность декарбоксилировать лизин, орнитин и аргинин.

Материалы и методы исследования

В качестве объектов исследования использованы 62 природных изолята *E. coli* и штамм *E. coli* K12, полученный из Всероссийской коллекции микроорганизмов.

Природные изоляты *E. coli* были выделены из фекалий здоровых животных фермерских хозяйств Пермского края (5 культур выделены от коров, 5 – от кроликов и 4 – от свиней). Птичьих патогенные *E. coli* (n=33) изолированы из внутренних органов вынужденно убитой птицы (цыплят-бройлеров) в период 2016–2018 гг. (крупное птицеводческое хозяйство Пермского края). Клинические уропатогенные *E. coli* (n = 5) получены из материала (моча, катетеры) пациентов с инфекцией мочевыводящих путей (ИМВП), находившихся на стационарном (9 медицинских организаций) лечении в г. Перми в 2017 г. Симбионтные эшерихии (n = 10) изолированы от людей при диспансеризации в 2018 г. Все изоляты были идентифицированы согласно Приказу МЗ СССР №535 от 22.04.1985 г.

Бактериологическое исследование проводили с использованием среды МакКонки («Merck», США), идентифицируя бактерии с помощью диагностической системы «Enterotest16» («Lachema», Чехия).

Определение декарбоксилазной активности проводили методом Мёллера с использованием декарбоксилазного бульона (ДК-бульона) («Sigma», Индия) – полноценной питательной среды, не содержащей изначально лизин, аргинин и орнитин [Moeller, 1955].

Для получения инокулята микроорганизмы, сохраняемые в полужидком Luria-Bertani-agar («Amresco», США) засеивали в 5 мл Luria-Bertani-бульона («Amresco», США) и культивировали без перемешивания при 37°C в течение 18–20 ч. Полученные бактериальные культуры разводили в ДК-бульоне, содержащем 10 г/л лизина, аргинина или орнитина («Panreac», Испания), в соотношении 1:10. Культивирование проводили в лунках 96-луночного планшета (общий объем культуры – 200 мкл) без перемешивания при 37°C. Изменение окраски регистрировали визуально каждый час в течение 6 ч. В качестве контроля бактерии параллельно выращивали на ДК-бульоне без добавления аминокислот.

Результаты

Наличие основных ферментов синтеза полиаминов было проанализировано у представителей *E. coli*, выделенных из разных мест обитания. В частности, исследованы обитатели кишечника здоровых сельскохозяйственных животных, культуры, изолированные из разных органов птицы при колибактериозе, а также симбионтные и уропатогенные эшерихии человека.

Определение декарбоксилазной активности проводили методом Мёллера с использованием в качестве селективной среды декарбоксилазного бульона (ДК-бульона) с добавкой лизина, аргинина или орнитина. Данный метод был разработан для идентификации энтеробактерий на основе их способности декарбоксиллировать перечисленные выше аминокислоты. За счет наличия в составе ДК-бульона индикаторов pH бромкрезолового фиолетового и крезолового красного его цвет в процессе культивирования может изменяться от желтого (pH<7) до фиолетового (pH>7). В состав ДК-бульона входит декстроза, ферментация которой бактериями приводит к накоплению кислых продуктов обмена и снижению pH среды, что сопровождается появлением желтой окраски. Закисление среды стимулирует декарбоксилазную активность бактерий, что приводит к накоплению полиаминов и защелачиванию среды культивирования, которая в результате окрашивается в фиолетовой цвет [Moeller, 1955]. Таким образом, поскольку на первых этапах культивирования происходит закисление среды, данным методом определяется, в первую очередь, активность индуцибельных форм ферментов.

Способность декарбоксиллировать орнитин, аргинин или лизин является широко распространенным признаком среди *Escherichia coli*, поскольку лишь у 7% изолятов не было выявлено способности декарбоксиллировать ни одну из трех аминокислот. Из 62 исследованных изолятов лизиндекарбоксилазной активностью обладали 53, орнитиндекарбоксилазную активность проявляли 43 изолята, а способность декарбоксиллировать аргинин была выявлена у 24 изолятов (таблица). Лабораторный штамм K12 проявлял лизиндекарбоксилазную активность.

Проявление декарбоксилазной активности (изменение окраски среды культивирования) природными изолятами *E. coli*

№ изолята / штамм	ДК-бульон						ДК-бульон + лизин						ДК-бульон + орнитин						ДК-бульон + аргинин					
	Время, ч.																							
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
3	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
7	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
9	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-
10	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-
11	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+

Способность декарбоксиллировать лизин у большинства исследованных изолятов определялась уже на 1–2 ч. культивирования. Орнитиндекарбоксилазная активность регистрировалась после двух часов культивирования, а способность декарбоксиллировать аргинин – после 3 ч. с момента засева инокулята. Разница во времени активации для разных декарбоксилаз может быть связана с состоянием инокулята, в качестве которого использовались клетки в стационарной фазе роста, переход к которой является одним из условий индукции лизиндекарбоксилазы [Kikuchi, Kurahashi, Nagano, 1997]. С другой стороны, при культивировании бактерий на ДК-бульоне закисление среды происходит постепенно и индуцибельная аргининдекарбоксилаза, обладающая наиболее низким значением оптимума рН, должна активироваться позже других ферментов.

Природные изоляты характеризовались разными комбинациями аргинин-, орнитин- и лизиндекарбоксилазной активностей (рис. 2). Из всех исследованных изолятов 17 были способны декарбоксиллировать все три аминокислоты. Два изолята проявляли лизиндекарбоксилазную и аргининдекарбоксилазную активности. Наиболее часто у природных изолятов встречалось сочетание лизиндекарбоксилазной и орнитиндекарбоксилазной активностей (24 изолята). Изолятов, обладающих орнитиндекарбоксилазной и аргининдекарбоксилазной активностью в отсутствие способности декарбоксиллировать лизин, не выявлено.

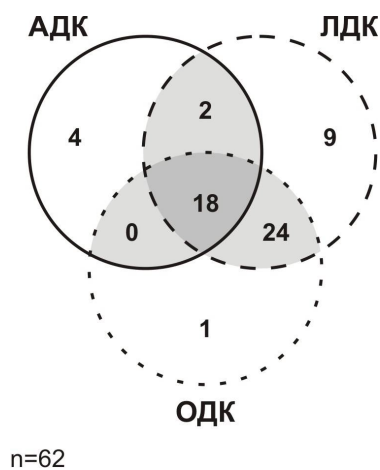


Рис. 2. Встречаемость аргинин-, орнитин- и лизиндекарбоксилазной активностей в природных изолятах *E. coli*

Следует отметить, что использованный метод определения декарбоксилазной активности, по видимому, применим только для высокоактивных ферментов. Об этом свидетельствует отсутствие изменения окраски среды при культивировании

лабораторного штамма K12 на среде, содержащей орнитин и аргинин, несмотря на то, что в геноме данного микроорганизма присутствуют гены, кодирующие орнитин- и аргининдекарбоксилазы. Вероятно, в условиях наших экспериментов активность ферментов в клетках лабораторного штамма и накопление полиаминов в среде культивирования недостаточно велики для того, чтобы вызвать изменение ее окраски.

Таким образом, активность ключевых ферментов синтеза полиаминов обнаруживается у большинства представителей *E. coli*, изолированных из разных мест обитания. Способность декарбоксиллировать аргинин встречается реже, чем способность декарбоксиллировать лизин или орнитин. Зависимости наличия способности декарбоксиллировать ту или иную аминокислоту изолятом от источника выделения не установлено. В результате работы были выявлены обладающие способностью декарбоксиллировать лизин, аргинин и/или орнитин микроорганизмы, которые потенциально могут быть использованы в качестве продуцентов 1,5-диаминопентана и 1,4-диаминобутана.

Работа выполнена в рамках государственного задания, номер госрегистрации темы 01201353249.

Библиографический список

- Шумков М.С. и др. Изменение экспрессии *ldcC* *Escherichia coli* как фактор адаптации к антибиотикам // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2010. Вып. 1. С. 36–40.
- Applebaum D., Dunlap J., Morris D. Comparison of the biosynthetic and biodegradative ornithine decarboxylases of *Escherichia coli* // Biochemistry. 1977. Vol. 16, № 8. P. 1580–1584.
- Auger E., Bennett G. Regulation of lysine decarboxylase activity in *Escherichia coli* K-12 // Archives of Microbiology. 1989. Vol. 151, № 5. P. 466–468.
- Blethen S., Boeker E., Snell E. Arginine decarboxylase from *Escherichia coli*. I. Purification and specificity for substrates and coenzyme // Journal of Biological Chemistry. 1968. Vol. 243, № 8. P. 1671–1677.
- Bowman W., Tabor C., Tabor H. Spermidine biosynthesis. Purification and properties of propylamine transferase from *Escherichia coli* // Journal of Biological Chemistry. 1973. Vol. 248, № 7. P. 2480–2486.
- Buch J., Boyle S. Biosynthetic arginine decarboxylase in *Escherichia coli* is synthesized as a precursor and located in the cell envelope // Journal of Bacteriology. 1985. Vol. 163, № 2. P. 522–527.
- Castanie-Cornet M. et al. Control of acid resistance in *Escherichia coli* // Journal of Bacteriology.

1999. Vol. 181. P. 3525–3535.
- Chattopadhyay M., Chen W., Tabor H. *Escherichia coli* glutathionylspermidine synthetase/amidase: phylogeny and effect on regulation of gene expression // FEMS Microbiology Letters. 2013. Vol. 338, № 2. P. 132–140.
- Höltta E., Jänne J., Pispä J. Ornithine decarboxylase from *Escherichia coli*: stimulation of the enzyme activity by nucleotides // Biochemical and Biophysical Research Communications. 1972. Vol. 47. P. 1165–1171.
- Igarashi K., Kashiwagi K. Modulation of cellular function by polyamines // International Journal of Biochemistry and Cell Biology. 2010. Vol. 42, № 1. P. 39–51.
- Kanjee U. et al. The enzymatic activities of the *Escherichia coli* basic aliphatic amino acid decarboxylases exhibit a pH zone of inhibition // Biochemistry. 2011. Vol. 50, № 43. P. 9388–9398.
- Kanjee U., Houry W.A. Mechanisms of acid resistance in *Escherichia coli* // Annual Review of Microbiology. 2013. Vol. 67. P. 65–81.
- Kikuchi Y., Kurahashi O., Nagano T. RpoS-dependent expression of the second lysine decarboxylase gene in *Escherichia coli* // Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry. 1997. Vol. 62, № 6. P. 1267–1270.
- Kim J., Choi S., Lee J. Lysine decarboxylase expression by *Vibrio vulnificus* is induced by SoxR in response to superoxide stress // Journal of Bacteriology. 2006. Vol. 188, № 24. P. 8586–8592.
- Kusano T. et al. Polyamines: essential factors for growth and survival // Planta. 2008. Vol. 228, № 3. P. 367–381.
- Kyriakidis D., Tiligada E. Signal transduction and adaptive regulation through bacterial two-component systems: the *Escherichia coli* AtoSC paradigm // Amino Acids. 2009. Vol. 37, № 3. P. 443–458.
- Lemonnier M., Lane D. Expression of the second lysine decarboxylase gene of *Escherichia coli* // Microbiology. 1998. Vol. 144, № 3. P. 751–760.
- Markham G. et al. S-adenosylmethionine synthetase from *Escherichia coli* // Journal of Biological Chemistry. 1980. Vol. 255. P. 9082–9092.
- Meng S., Bennett G. Nucleotide sequence of the *Escherichia coli* cad operon: a system for neutralization of low extracellular pH // Journal of Bacteriology. 1992. Vol. 174, № 8. P. 2659–2669.
- Moeller V. Simplified tests for some amino acid decarboxylases and for the arginine dihydrolase system // Acta Pathologica et Microbiologica Scandinavica. 1955. Vol. 36. P. 158–172.
- Morris D., Fillingame R. Regulation of amino acid decarboxylation // Annual Review of Biochemistry. 1974. Vol. 43. P. 303–321.
- Pegg A. Functions of polyamines in mammals // Journal of Biological Chemistry. 2016. Vol. 291, № 29. P. 14904–14912.
- Pomposiello P., Bennik M., Demple B. Genome-wide transcriptional profiling of the *Escherichia coli* responses to superoxide stress and sodium salicylate // Journal of Bacteriology. 2001. Vol. 183, № 13. P. 3890–3902.
- Richard H., Foster J. *Escherichia coli* glutamate- and arginine-dependent acid resistance systems increase internal pH and reverse transmembrane potential // Journal of Bacteriology. 2004. Vol. 186, № 18. P. 6032–6041.
- Sabo D. et al. Purification and physical properties of inducible *Escherichia coli* lysine decarboxylase // Biochemistry. 1974. Vol. 13. P. 662–670.
- Tabor C.W., Tabor H. Polyamines in microorganisms // Microbiological Reviews. 1985. Vol. 49. P. 81–99.
- Wu W., Morris D. Biosynthetic arginine decarboxylase from *Escherichia coli*. Purification and properties // Journal of Biological Chemistry. 1973. Vol. 248, № 5. P. 1687–1695.
- Wendisch V. Microbial production of amino acid-related compounds // Advances in Biochemical Engineering/Biotechnology. 2017. Vol. 159. P. 255–269.
- Wertheimer S., Leifer Z. Putrescine and spermidine sensitivity of lysine decarboxylase in *Escherichia coli*: evidence for a constitutive enzyme and its mode of regulation // Biochemical and Biophysical Research Communications. 1983. Vol. 114, № 2. P. 882–888.
- Wright J., Boyle S. Negative control of ornithine decarboxylase and arginine decarboxylase by adenosine-3,5-monophosphate in *E. coli* // Molecular and General Genetics. 1982. Vol. 186. P. 482–487.

References

- Applebaum D., Dunlap J., Morris D. Comparison of the biosynthetic and biodegradative ornithine decarboxylases of *Escherichia coli*. *Biochemistry*. V. 16, N 8 (1977): pp. 1580-1584.
- Auger E., Bennett G. Regulation of lysine decarboxylase activity in *Escherichia coli* K-12. *Archives of Microbiology*. V. 151, N 5 (1989): pp. 466-468.
- Blethen S., Boeker E., Snell E. Arginine decarboxylase from *Escherichia coli*. I. Purification and specificity for substrates and coenzyme. *Journal of Biological Chemistry*. V. 243, N 8 (1968): pp. 1671-1677.
- Bowman W., Tabor C. Tabor H. Spermidine biosynthesis. Purification and properties of propylamine transferase from *Escherichia coli*. *Journal of Biological Chemistry*. V. 248, N 7 (1973): pp. 2480-2486.

- Buch J., Boyle S. Biosynthetic arginine decarboxylase in *Escherichia coli* is synthesized as a precursor and located in the cell envelope. *Journal of Bacteriology*. V. 163, N 2 (1985): pp. 522-527.
- Castanie-Cornet M. et al. Control of acid resistance in *Escherichia coli*. *Journal of Bacteriology*. V. 181 (1999): pp. 3525-3535.
- Chattopadhyay M.K., Chen W., Tabor H. *Escherichia coli* glutathionylspermidine synthetase/amidase: phylogeny and effect on regulation of gene expression. *FEMS Microbiology Letters*. V. 338, N 2 (2013): pp. 132-40.
- Holtta E., Janne J., Pispä J. Ornithine decarboxylase from *Escherichia coli*: stimulation of the enzyme activity by nucleotides. *Biochemical and Biophysical Research Communications*. V. 47 (1972): pp. 1165-1171.
- Igarashi K., Kashiwagi K. Modulation of cellular function by polyamines. *International Journal of Biochemistry and Cell Biology*. V. 42, N 1 (2010): pp. 39-51.
- Kanje U. et al. The enzymatic activities of the *Escherichia coli* basic aliphatic amino acid decarboxylases exhibit a pH zone of inhibition. *Biochemistry*. V. 50, N 43 (2011): pp. 9388-9398.
- Kanje U., Houry W.A. Mechanisms of acid resistance in *Escherichia coli*. *Annual Review of Microbiology*. V. 67 (2013): pp. 65-81.
- Kikuchi Y., Kurahashi O., Nagano T. RpoS-dependent expression of the second lysine decarboxylase gene in *Escherichia coli*. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*. V. 62, N 6 (1997): pp. 1267-1270.
- Kim J., Choi S., Lee J. Lysine decarboxylase expression by *Vibrio vulnificus* is induced by SoxR in response to superoxide stress. *Journal of Bacteriology*. V. 188, N 24 (2006): pp. 8586-8592.
- Kusano T. et al. Polyamines: essential factors for growth and survival. *Planta*. V. 228, N 3 (2008): pp. 367-81.
- Kyriakidis D., Tiligada E. Signal transduction and adaptive regulation through bacterial two-component systems: the *Escherichia coli* AtoSC paradigm. *Amino Acids*. V. 37, N 3 (2009): pp. 443-58.
- Lemonnier M., Lane D. Expression of the second lysine decarboxylase gene of *Escherichia coli*. *Microbiology*. V. 144, N 3 (1998): pp. 751-760.
- Markham G. et al. S-adenosylmethionine synthetase from *Escherichia coli*. *Journal of Biological Chemistry*. V. 255 (1980): pp. 9082-9092.
- Meng S., Bennett G. Nucleotide sequence of the *Escherichia coli* cad operon: a system for neutralization of low extracellular pH. *Journal of Bacteriology*. V. 174, N 8 (1992): pp. 2659-2669.
- Moeller V. Simplified tests for some amino acid decarboxylases and for the arginine dihydrolase system. *Acta Pathologica et Microbiologica Scandinavica*. V. 36 (1955): pp. 158-172.
- Morris D., Fillingame R. Regulation of amino acid decarboxylation. *Annual Review of Biochemistry*. V. 43 (1974): pp. 303-321.
- Pegg A. Functions of polyamines in mammals. *Journal of Biological Chemistry*. V. 291, N 29 (2016): pp. 14904-14912.
- Pomposiello P., Bennik M., Dimple B. Genome-wide transcriptional profiling of the *Escherichia coli* responses to superoxide stress and sodium salicylate. *Journal of Bacteriology*. V. 183, N 13 (2001): pp. 3890-3902.
- Richard H., Foster J. *Escherichia coli* glutamate- and arginine-dependent acid resistance systems increase internal pH and reverse transmembrane potential. *Journal of Bacteriology*. V. 186, N 18 (2004): pp. 6032-6041.
- Sabo D. et al. Purification and physical properties of inducible *Escherichia coli* lysine decarboxylase. *Biochemistry*. V. 13 (1974): pp. 662-670.
- Shumkov M.S. et al. [Alterations of *Escherichia coli* ldcC expression as a factor of adaptation to antimicrobials] *Vestnik Permskogo universiteta. Biologija*. Iss. 1 (2010): pp. 36-40. (In Russ.).
- Tabor C.W., Tabor H. Polyamines in microorganisms. *Microbiological Reviews*. V. 49 (1985): pp. 81-99.
- Wu W., Morris D. Biosynthetic arginine decarboxylase from *Escherichia coli*. Purification and properties. *Journal of Biological Chemistry*. V. 248, N 5 (1973): pp. 1687-1695.
- Wendisch V. Microbial production of amino acid-related compounds. *Advances in Biochemical Engineering/Biotechnology*. V. 159 (2017): pp. 255-269.
- Wertheimer S., Leifer Z. Putrescine and spermidine sensitivity of lysine decarboxylase in *Escherichia coli*: evidence for a constitutive enzyme and its mode of regulation. *Biochemical and Biophysical Research Communications*. V. 114, N 2 (1983): pp. 882-888.
- Wright J., Boyle S. Negative control of ornithine decarboxylase and arginine decarboxylase by adenosine-3,5-monophosphate in *E. coli*. *Molecular and General Genetics*. V. 186 (1982): pp. 482-487.

Поступила в редакцию 04.08.2019

Об авторах

Ахова Анна Викторовна, кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории адаптации

About the authors

Akhova Anna Viktorovna, candidate of biology,

микроорганизмов

«Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН» – филиал Пермского федерального исследовательского центра УрО РАН
ORCID: 0000-0002-3477-750X
614081, Пермь, ул. Голева, 13;
akhovan@mail.ru; (342)2122159

Шегина Елена Сергеевна, студент, факультет химических технологий, промышленной экологии и биотехнологий
ФГБОУ ВО «Пермский национальный исследовательский политехнический университет»
ORCID: 0000-0003-0456-4586
614990, Пермь, Комсомольский пр., 29;
lena_shegina@mail.ru; 89128890173

Лаврикова Анастасия Леонидовна, студент, факультет химических технологий, промышленной экологии и биотехнологий
ФГБОУ ВО «Пермский национальный исследовательский политехнический университет»
ORCID: 0000-0001-8293-076X
614990, Пермь, Комсомольский пр., 29;
Anastasia.lavrickova2017@yandex.ru; 89125841216

Кузнецова Марина Валентиновна, доктор медицинских наук, ведущий научный сотрудник лаборатории молекулярной микробиологии и биотехнологии
«Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН» – филиал Пермского федерального исследовательского центра УрО РАН
ORCID: 0000-0003-2448-4823
614081, Пермь, ул. Голева, 13; mar@iegm.ru;
(342)2124476

Ткаченко Александр Георгиевич, доктор медицинских наук, зав. лабораторией адаптации микроорганизмов
«Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН» – филиал Пермского федерального исследовательского центра УрО РАН
ORCID: 0000-0002-8631-8583
614081, Пермь, ул. Голева, 13;
agtkachenko@iegm.ru; (342)2122159

scientific researcher of Laboratory of Microbial Adaptation
Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms, Perm Federal Research Center UB RAS.
ORCID: 0000-0002-3477-750X
13, Golev str., Perm, Russia, 614081;
akhovan@mail.ru; (342)2122159

Shegina Elena Sergeevna, undergraduate student, Faculty of Chemical Technologies, Industrial Ecology and Biotechnology
Perm National Research Polytechnic University.
ORCID: 0000-0003-0456-4586
29, Komsomolsky Av., Perm, Russia, 614990;
lena_shegina@mail.ru; 89128890173

Lavrikova Anastasia Leonidovna, undergraduate student, Faculty of Chemical Technologies, Industrial Ecology and Biotechnology
Perm National Research Polytechnic University.
ORCID: 0000-0001-8293-076X
29, Komsomolsky Av., Perm, Russia, 614990;
Anastasia.lavrickova2017@yandex.ru;
89125841216

Kuznetsova Marina Valentinovna, doctor of medicine, leading researcher of Laboratory of Molecular Microbiology and Biotechnology
Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms, Perm Federal Research Center UB RAS.
ORCID: 0000-0003-2448-4823
13, Golev str., Perm, Russia, 614081;
mar@iegm.ru; (342)2124476

Tkachenko Alexander Georgievich, doctor of medicine, head of Laboratory of Microbial Adaptation
Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms, Perm Federal Research Center UB RAS.
ORCID: 0000-0002-8631-8583
13, Golev str., Perm, Russia, 614081;
agtkachenko@iegm.ru; (342)2122159

Информация для цитирования:

Активность основных ферментов синтеза полиаминов в природных изолятах *Escherichia coli* / А.В. Ахова, Е.С. Шегина, А.Л. Лаврикова, М.В. Кузнецова, А.Г. Ткаченко // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2019. Вып. 3. С. 291–299. DOI: 10.17072/1994-9952-2019-3-291-299.

Akhova A.V., Shegina E.S., Lavrikova A.L., Kuznetsova M.V., Tkachenko A.G. [Activity of polyamine biosynthesis enzymes in *Escherichia coli* isolates]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologija*. Iss. 3 (2019): pp. 291-299. (In Russ.). DOI: 10.17072/1994-9952-2019-3-291-299.

