

СКОЛЬЖЕНИЕ БАКТЕРИЙ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ ПОЛИАМИНОВ В ЭТОМ ПРОЦЕССЕ *

И.В. Цыганов, *Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН*

Л.Ю. Нестерова, *Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН*

А.Г. Ткаченко, *Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН*

Для цитирования:

Цыганов И.В., Нестерова Л.Ю., Ткаченко А.Г. Скольжение бактерий и функциональная активность полиаминов в этом процессе // Вестник Пермского федерального исследовательского центра. – 2024. – № 1. – С. 6–14. <https://doi.org/10.7242/2658-705X/2024.1.1>

Для перемещения в окружающей среде и эффективной колонизации субстратов, бактерии в ходе эволюции приобрели разнообразные механизмы транслокации. Среди них скольжение является единственным способом перемещения, который доступен бактериям, не имеющим специальных органелл – жгутиков и пилей. Такое движение генерируется благодаря экспансивной (толкающей) силе, возникающей во время деления бактериальных клеток. Способностью к скольжению обладают различные виды бактерий, включая микобактерии, в том числе патогенные. Из всех способов перемещения микроорганизмов в пространстве скольжение является наименее изученным. Данная работа посвящена рассмотрению особенностей бактериального скольжения и оценке функциональной активности в этом процессе полиаминов, нормальных продуктов обмена, присутствующих в клетках большинства живых организмов.

Ключевые слова: скольжение, микобактерии, полиамины, гликопептидолипиды, подвижность бактерий.

Введение

Окружающая среда является источником энергии и питания для всех видов организмов, включая бактерии. Поэтому возможность перемещения в пространстве, и, как следствие, быстрая колонизация субстратов является значительным конкурентным преимуществом в межвидовой борьбе. Исходя из этого, не удивительно, что в ходе эволюции у бактерий сформировались органеллы, обеспечивающие им способность к направленному движению,

а некоторые их виды приобрели способность координировать свои действия для максимизации скорости движения на уровне колоний. Способность к транслокации может быть реализована также для видов, лишенных органелл движения, однако обладающих специфическими механизмами перемещения в пространстве. Одним из таких способов является скольжение (sliding motility), реализуемое посредством пассивного перемещения бактерий, благодаря действию экспансивной

* Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (124020500028-4)

силы, возникающей во время их деления и давления друг на друга. Другим важным фактором скольжения является изменение свойств клеточной поверхности, способствующее снижению силы трения между клетками и средой [1-3]. Несмотря на то, что скольжение впервые было описано более 50 лет назад [1], оно остается наименее изученным способом перемещения бактерий. Недостаток исследований сказывается уже на этапе идентификации данного типа движения у бактерий. Например, непатогенный *Mycobacterium smegmatis* долгое время считался неподвижным видом, до тех пор, пока в 1999 г. не было установлено, что, благодаря особенностям клеточной стенки, он способен скользить по поверхностям полужидких сред [4]. Недавно стало известно, что скольжение свойственно многим видам микобактерий, в том числе патогенным [5]. Проблема исследования скольжения связана с трудностью его идентификации в тех случаях, когда один и тот же вид может использовать одновременно несколько типов движения на плотных средах. Например, *Pseudomonas aeruginosa* способен к роению при помощи жгутиков, а также к подтягиванию при участии пилей IV типа, а его мутант с делециями генов флагеллина и пиллина, не способный к этим видам движения, может перемещаться скольжением [6]. Учитывая это, важно знать различия, существующие между механизмами бактериальной транслокации, а также иметь представление о специфике скольжения в сравнении с другими механизмами подвижности.

В настоящее время, помимо скольжения, выделяют четыре типа движения бактерий: плавание (swimming), роение (swarming), подтягивание (twitching), и ползание (gliding). Для первых двух необходимо наличие жгутиков [7, с. 8], подтягивание возможно за счет пилей IV типа [9], а ползание, которое тоже иногда называют скольжением, также, возможно в отсутствие специализированных внешних органелл [10].

Плавание осуществляется в жидких средах за счет работы одного или нескольких жгутиков (рис. 1). Синхронное движение органелл по часовой или против часовой стрелки, а также время между чередованием этих режимов определяет направление и длительность движения (таксис) [8, с. 11]. Выбор направления осуществляется при помощи рецепторных белков, реагирующих на сигналы разной природы: химической (хемотаксис), световой (фототаксис), магнитного поля (магнитотаксис).

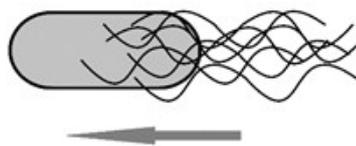


Рис. 1. Плавание бактерий

В основе роения также лежит работа жгутиков, но, в то же время, такой тип движения имеет ряд фундаментальных отличий. Роиться бактерии способны только на полужидких поверхностях и только коллективно, предварительно образовав «бактериальные плоты» [12]. Эти структуры способны перемещаться вне зависимости от внешних условий, не избегая неблагоприятных мест, а проходя сквозь них [13]. Объединение в плоты происходит с помощью сцепления жгутиками и сопровождается морфологическими изменениями: длина бактерий возрастает, появляются новые жгутики, что позволяет увеличивать скорость движения [12] (рис. 2).

Подтягивание реализуется бактериями не при помощи жгутиков, а благодаря пиллям IV типа. Данные органеллы короче и тоньше жгутиков. Пили, расположенные на дистальном конце тела бактерии, цепляются за субстрат, после чего происходит втя-

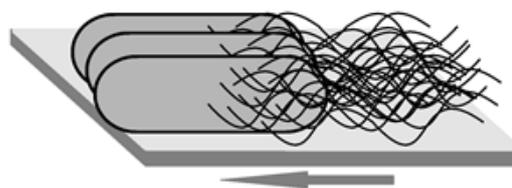


Рис. 2. Роение бактерий

гивание филаментов и резкий рывок [14] (рис. 3). Менее характерным, но возможным способом подтягивания является движение за счет толкания. Такой тип движения обнаружен у нитчатых цианобактерий [15], но он требует модификации органелл, поскольку обычные пилы для этого являются слишком тонкими и гибкими. Примечательно, что бактерии могут двигаться подтягиванием самостоятельно, но предпочитают совершать движения коллективно, используя для связи друг с другом латеральные пилы. Скорость движения при этом возрастает [16].

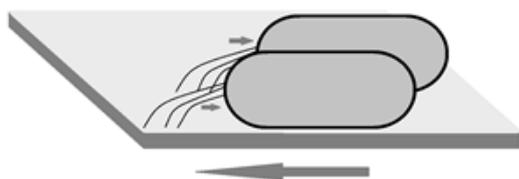


Рис. 3. Подтягивание бактерий

Ползание, как и скольжение, доступно безжгутиковым видам бактерий. В русскоязычной литературе оба типа движения зачастую переводят как «скольжение». Тем не менее, механизмы, лежащие в основе этих двух типов транслокации, заметно отличаются. Ползание, обнаруженное у миксобактерий, возможно, благодаря наличию протонных каналов в мембране, гомологичных статору у жгутика. Однако, поскольку миксобактерии являются безжгутиковыми микроорганизмами, протонные каналы могут перемещаться по липидной мембране. Большое количество каналов движется по спиральной траектории и заметно замедляется в тех участках, где бактерия соприкасается с поверхностью. Были обнаружены белки, которые связаны с каналами и в местах контакта бактерии с субстратом оказывают давление на клеточную стенку, заставляя клетку двигаться вперед и вращаться вокруг своей оси [17] (рис. 4).

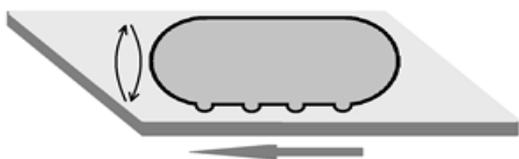


Рис. 4. Ползание бактерий

Механизм скольжения (sliding) кардинально отличается от описанных типов бактериальной транслокации. Сила, толкающая скользящие бактерии, возникает не из-за выполненной работы органелл, а генерируется пассивно во время деления бактерий в составе колонии [13]. Поэтому скольжение является единственным пассивным способом перемещения бактерий и термин «скольжение» корректно соотносить с английским словом «sliding», поскольку скольжение возможно при ослаблении силы трения между объектами, а при ползании (gliding) сила трения крайне необходима для сцепления между клеточной поверхностью и средой. Все делящиеся клетки способны оказывать давление на окружающие объекты из-за увеличения собственных размеров, но скользящие бактерии способны эффективно использовать эту силу для распространения по увлажненным поверхностям. В результате этого, во время скольжения формируется монослой, в котором клетки продвигают друг друга (рис. 5). Наслоение клеток практически не происходит из-за низкой силы трения между клеточной поверхностью и средой. Это достигается благодаря особым свойствам клеточной оболочки или секреции активных веществ, облегчающих скольжение [3]. На этой основе скользящие бактерии подразделяют на 3 группы. К первой группе относят бактерии, которые для уменьшения трения выделяют во внешнюю среду различные сурфактанты. Сюда входят такие виды, как *Pseudomonas aeruginosa*, *Pseudomonas fluorescens*, *Serratia marcescens*, *Legionella pneumophila* и другие. Они секретируют липопептиды [18]. Во вторую группу включают виды, которым для скольжения необходимы одновременно несколько соединений.



Рис. 5. Скольжение бактерий

Как правило, это липиды и полисахариды. Представителями этой группы являются *Bacillus subtilis* и *Sinorhizobium meliloti*. При изучении *B. subtilis* было обнаружено, что данный вид способен к скольжению благодаря флагеллумину. Кроме того, дальнейшие исследования показали, что штаммы с нарушением синтеза экзополисахаридов теряют способность скользить [19, с. 20]. Третий тип скольжения не требует секреции поверхностно активных веществ. К нему относят такие виды, как *Salmonella enterica* serovar Typhimurium [21] и различные виды микобактерий [22]. Про скольжение *S. enterica* известно только то, что для перемещения клеткам необходимо наличие поверхностного белка PagM, а скольжение микобактерий связывают с наличием в клеточной стенке гликопептидолипидов (ГПЛ) (рис. 6).

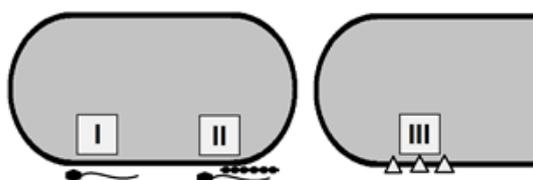


Рис. 6. Типы скольжения бактерий

В клеточной стенке наиболее известного представителя патогенных микобактерий – *Mycobacterium tuberculosis* – отсутствуют ГПЛ. Однако другие представители данного рода (нетуберкулезные микобактерии), в том числе способные вызывать заболевания, обладают способностью к скольжению за счет ГПЛ [5, с. 23].

Другим важным аспектом при изучении бактериального скольжения является исследование влияния внешних факторов на данный процесс, особенно соединений, характерных для тканей слизистых оболочек организма хозяина. Одним из таких факторов могут быть биогенные полиамины. Это алифатические углеводороды, имеющие в своем составе амино- и иминогруппы. Полиамины широко распространены в природе и синтезируются в клетках и тканях большинства организмов, выполняя регуляторную и сигналь-

ную функции у бактерий, участвуя в модуляции генной экспрессии и изменяя стабильность многих клеточных полимерных компонентов [24, с. 25]. Такие полиамины, как путресцин, кадаверин и в меньшей степени спермидин активно синтезируются многими бактериями и могут быть экспортированы в окружающую среду, в то время как клетки животных вырабатывают преимущественно спермин и спермидин. Некоторые бактерии, в первую очередь грамположительные, не продуцируют полиамины [26]. Однако эти соединения в значительных количествах присутствуют в органах и тканях эукариотических организмов и могут оказывать действие на клетки патогенных и сапрофитных микроорганизмов, развивающихся в теле хозяина [27]. Благодаря своей поликатионной природе, полиамины способны взаимодействовать с отрицательно заряженными структурами клеток, в том числе с компонентами клеточной стенки бактерий, что может оказывать влияние на свойства бактериальной оболочки, такие как способность к скольжению. Исходя из этого, целью настоящей работы является изучение влияния биогенных полиаминов на скольжение и свойства клеточной поверхности микобактерий.

Экспериментальный дизайн

В качестве объекта исследования использовали штамм *Mycobacterium smegmatis* mc² 155. Культуру, хранившуюся на чашках Петри с агаром Luria-Bertani (LB) (“Sigma”, США), высевали на пробирку с 5 мл жидкой среды Middlebrook 7H9 (“Difco”, Франция), содержащую глицерин, 50 мкг/мл ампициллина (“Applichem”, Германия) и 0,05% Tween 80 (“Panreac”, Испания). Культуры пересевали в пробирку со свежей питательной средой с расчетом достижения конечной оптической плотности 0,02 (ОП₆₀₀) и после культивирования в термостатируемом шейкере (37°C, 200 об/мин) до заданной плотности использовали в качестве инокулята.

Скользящие колонии выращивали на полужидком агаре в пластиковых чашках Петри (40 мм). С этой целью в жидкую среду Middlebrook 7H9 добавляли агарозу (“Хеликон”, Россия) в концентрации 0,3%. Полиамины вносили в питательную среду, охлажденную до температуры 50°C, которую затем разливали по чашкам и подсушивали в течение 24 часов. Культуру *M. smegmatis* выращивали на питательной среде Middlebrook 7H9 до ОП₆₀₀ 0,2, наносили каплей (0,5 мкл) на поверхность агара в центре чашки Петри и культивировали в термостате при температуре 37°C в течение 24 часов.

Площадь скользящей колонии вычисляли с помощью программы Photoshop CC 2015.5 (“Adobe”, США). Для этого количество пикселей, занимаемых колонией на изображении, вычисляли с помощью указанной программы и далее пересчитывали в единицы площади (мм²) путем сравнения с количеством пикселей, приходящихся на диаметр чашки.

Монослой колонии наблюдали с помощью микроскопа МИКМЕД 6 (“ЛОМО”, Россия) при 400-кратном увеличении. Для наблюдения без окрашивания использовали конденсор фазового контраста. Монослой фотографировали на камеру микроскопа МС 6.3 (“ЛОМО”, Россия). Для сравнения плотности расположения клеток, фотографии загружали в программу Photoshop CC 2015.5, где максимально увеличивали контрастность изображения и сравнивали отношение черных пикселей (клетки на фото) к белым (фон).

Для анализа влияния полиаминов на количество ГПЛ в клеточных стенках микобактерий, бактериальные культуры выращивали до стационарной фазы, затем отмывали от питательной среды. Полученный клеточный осадок растворяли в смеси хлороформ:метанол (2:1) и подвергали действию ультразвука. После этого пробы повторно центрифугировали и отбирали супернатант, который смешивали с дистиллированной водой в пропорции 1:1. После перемешивания органическую фазу отбирали для ТСХ. Пробы выпари-

вали, растворяли в смеси хлороформ:метанол (9:1), наносили на пластины с силикагелем 60 (“Merk”, Германия) и разделяли с помощью тонкослойной хроматографии в системе хлороформ (4,5 мл) – метанол (0,5 мл). После прохождения фронта по всей пластине, ее высушивали и наносили 10 % раствор серной кислоты в этаноле и выдерживали в течение 90 секунд при температуре 180°C для обугливания.

Обработку результатов проводили с использованием пакета стандартных программ Statistica 6.0 (“StatSoft, Inc.”). Критерии оценки статистической значимости и вид представленных данных указаны в подписях к рисункам.

Результаты исследований

Присутствие в среде культивирования биогенных полиаминов приводило к ограничению скользящей подвижности клеток и, как следствие, к сокращению размеров скользящих колоний микобактерий. При этом статистически значимые изменения площади колоний вызывали только спермидин и спермин (рис. 7).

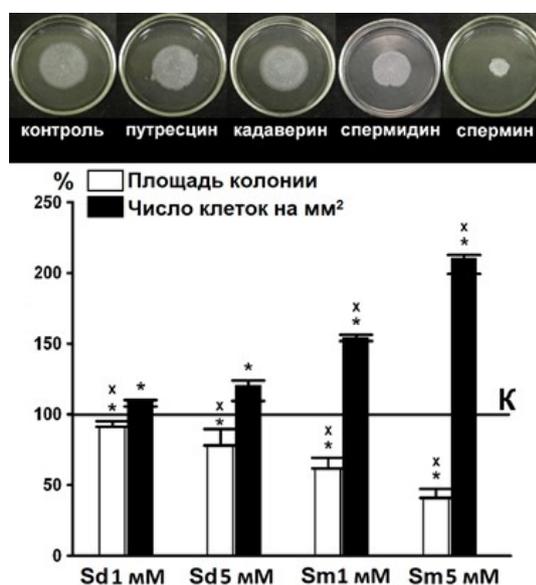


Рис. 7. Влияние биогенных полиаминов на скольжение микобактерий.
Sd – спермидин, Sm – спермин.

* – статистически значимое отличие от контроля; X – статистически значимое отличие от другой концентрации того же полиамина (критерий Манна-Уитни, $p \leq 0,05$)

Колонии, выросшие на среде с добавкой 5 мМ спермина, имели значительно меньший диаметр по сравнению с контрольными. При этом составляющие их клетки практически не распределялись по поверхности среды в виде монослоя, а располагались в несколько слоев, что характеризовалось увеличением количества клеток, приходящихся на единицу площади колонии (рис. 8). В то же время, уменьшение площади скользящей колонии под действием спермина и спермидина не было вызвано их бастериостатическим или бактерицидным эффектом, поскольку в данной концентрации, как было показано нами ранее, полиамины практически не влияют на скорость роста *M. smegmatis* [28].

Изучение микроструктуры скользящих колоний показало, что плотность клеток была обратно пропорциональна размеру колоний (см. рис. 8) и клетки в среде с добавкой спермина располагались более плотно, чем в контроле.

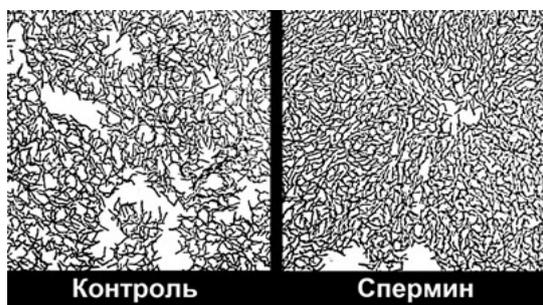


Рис. 8. Микрофотография монослоя скользящих колоний

Согласно принятой в настоящее время модели скользящего движения, гликопептидолипиды внешних слоев клеточной оболочки, благодаря их ацильным концам, создают гидрофобную среду на поверхности клеток, которая уменьшает трение о гидрофильную поверхность среды. Учитывая способность полиаминов влиять на экспрессию бактериальных генов, можно предположить, что спермидин и спермин оказывают влияние на скольжение, регулируя количество ГПЛ в клеточной стенке микобактерий. При сравнительном анализе профилей ГПЛ, полученных методом тонкослойной хро-

матографии, показано, что присутствие в среде спермидина и спермина не вызвало изменения количества ГПЛ в клетках *M. smegmatis* (рис. 9).

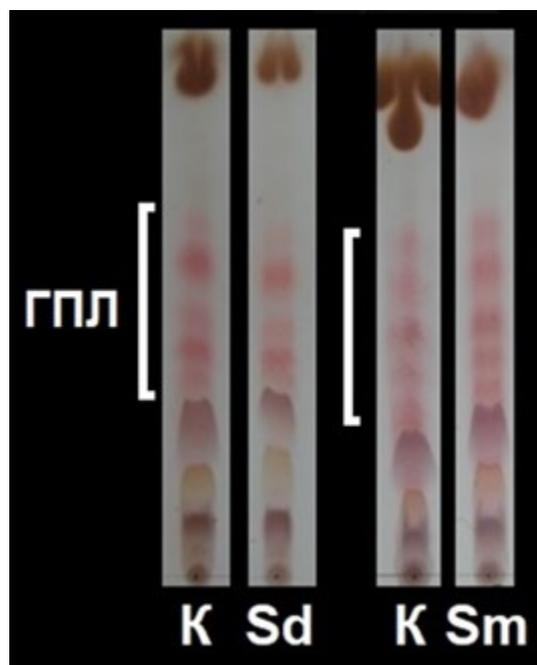


Рис. 9. Влияние спермидина (Sd) и спермина (Sm) на количество GPL микобактерий

Одним из возможных механизмов влияния полиаминов на скольжение может быть изменение степени гидрофобности клеточной поверхности за счет взаимодействия с уже присутствующими в клеточной стенке ГПЛ. Однако значимых изменений показателя, характеризующего гидрофобность/гидрофильность клеточной поверхности *M. smegmatis*, в присутствии полиаминов обнаружить не удалось (табл.). В то же время под действием биогенных полиаминов значительно изменялся заряд клеточной поверхности. Об изменении этого показателя свидетельствовало снижение отрицательных значений электрокинетического потенциала (дзета-потенциала) клеток. Наиболее выраженное изменение этого параметра наблюдалось в присутствии спермина. При этом величина эффекта зависела от времени экспозиции клеток в среде, содержащей полиамины (см. табл.).

Таким образом, складывается впечатление, что присутствие в клеточном окружении биогенных полиаминов, в первую

Влияние полиаминов на дзета-потенциал и гидрофобность поверхности микобактерий

	Дзета-потенциал (mV)		Степень гидрофобности (%)
	30 мин	180 мин	
Контроль	-24,80 (22,60; 25,70)	-28,30 (24,40; 28,75)	81,59 (77,95; 85,25)
Спермидин	-15,15 (13,10; 16,60)*	-8,99 (8,24; 9,45)*x	84,65 (80,98; 88,53)
Спермин	-10,95 (8,50; 13,50)*	-6,05(5,52; 6,52)*x	84,58 (79,59; 89,59)
Представление данных – среднее значение (минимальное; максимальное). * – статистически значимое отличие от контроля; x – статистически значимое отличие от варианта с экспозицией 30 мин (критерий Манна-Уитни, (p≤0.05)).			

очередь спермидина и спермина, вызывает изменение свойств клеточной поверхности микобактерий, в частности ее заряда, что приводит к ограничению скольжения.

Однако, рассуждая о возможных механизмах влияния полиаминов на скольжение, нельзя полностью исключать эффект этих соединений на генную экспрессию. Известно, что у граммотрицательных микроорганизмов существует широкий, по-

стоянно пополняющийся спектр регулируемых полиаминами генов, объединенных в "полиаминовый модулон" [29]. В структуру полиаминового модулона входят также гены, оказывающие влияние на формирование биопленок, которое во многом определяется свойствами клеточной поверхности [30]. Не исключено, что подобный эффект имеет место и у микобактерий.

Библиографический список

1. *Henrichsen J.* Bacterial surface translocation: a survey and a classification // *Bacteriological Reviews.* – 1972. – Vol. 36. – № 4. – P. 478–503. <https://doi.org/10.1128/br.36.4.478-503.1972>.
2. *Daffé M., Draper P.* The envelope layers of mycobacteria with reference to their pathogenicity // *Advances in microbial physiology.* – 1997. – Vol. 39. – P. 131–203. [https://doi.org/10.1016/s0065-2911\(08\)60016-8](https://doi.org/10.1016/s0065-2911(08)60016-8).
3. *Hölscher T., Kovács Á.T.* Sliding on the surface: bacterial spreading without an active motor // *Environmental Microbiology.* – 2017. – Vol. 19. – № 7. – P. 2537–2545. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13741>.
4. *Martínez A., Torello S., Kolter R.* Sliding motility in mycobacteria // *Journal of Bacteriology.* – 1999 – Vol. 181 – № 23. – P.7331–7338. <https://doi.org/10.1128/JB.181.23.7331-7338.1999>.
5. *Lai L.Y., Lin T.L., Chen Y.Y., Hsieh P.F., Wang J.T.* Role of the Mycobacterium marinum ESX-1 Secretion System in Sliding Motility and Biofilm Formation // *Frontiers in Microbiology.* – 2018 – Vol. 30. – № 9. – P. 1160. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01160>.
6. *Murray T.S., Kazmierczak B.I.* Pseudomonas aeruginosa exhibits sliding motility in the absence of type IV pili and flagella // *Journal of Bacteriology.* – 2008. – Vol. 190. – № 8. – P. 2700–2708. <https://doi.org/10.1128/JB.01620-07>.
7. *Manson M.D.* Bacterial motility and chemotaxis // *Advances in Microbial Physiology.* – 1992. – Vol. 33. – P. 277–346. [https://doi.org/10.1016/s0065-2911\(08\)60219-2](https://doi.org/10.1016/s0065-2911(08)60219-2).
8. *Harshey R.M.* Bacterial motility on a surface: many ways to a common goal // *Annual Review of Microbiology.* – 2003. – № 57. – P. 249–273. <https://doi.org/10.1146/annurev.micro.57.030502.091014>.
9. *Turnbull L., Whitchurch C.B.* Motility assay: twitching motility // *Methods in Molecular Biology.* – 2014 – Vol. 1149 – P. 73–86. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-0473-0_9.
10. *Balagam R., Litwin D.B., Czerwinski F., Sun M., Kaplan H.B., Shaevitz J.W., Igoshin O.A.* Myxococcus xanthus gliding motors are elastically coupled to the substrate as predicted by the focal adhesion model of gliding motility // *PLOS Computational Biology.* – 2014. – Vol. 10. – № 5. – P. e1003619. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1003619>.

11. *Magariyama Y., Sugiyama S., Kudo S.* Bacterial swimming speed and rotation rate of bundled flagella // *FEMS Microbiology Letters*. – 2001. – Vol. 199. – № 1. – P. 125–129. [https://doi.org/ 10.1111/j.1574-6968.2001.tb10662.x](https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2001.tb10662.x).
12. *Verstraeten N., Braeken K., Debkumari B., Fauvart M., Fransaer J., Vermant J., Michiels J.* Living on a surface: swarming and biofilm formation // *Trends in Microbiology*. – 2008. – Vol. 16. – № 10. – P. 496–506. [https://doi.org/ 10.1016/j.tim.2008.07.004](https://doi.org/10.1016/j.tim.2008.07.004).
13. *Kearns D.B.* A field guide to bacterial swarming motility // *Nature Reviews Microbiology*. – 2010. – Vol. 8. – № 9. – P. 634–644. [https://doi.org/ 10.1038/nrmicro2405](https://doi.org/10.1038/nrmicro2405).
14. *Mattick J.S.* Type IV pili and twitching motility // *Annual Review of Microbiology*. – 2002. – Vol. 56. – P. 289–314. [https://doi.org/ 10.1146/annurev.micro.56.012302.160938](https://doi.org/10.1146/annurev.micro.56.012302.160938).
15. *Khayatan B., Meeks J.C., Risser D.D.* Evidence that a modified type IV pilus-like system powers gliding motility and polysaccharide secretion in filamentous cyanobacteria // *Molecular Microbiology*. – 2015. – T. 98. – № 6. – P. 1021–1036. [https://doi.org/ 10.1111/mmi.13205](https://doi.org/10.1111/mmi.13205).
16. *Wall D., Kaiser D.* Type IV pili and cell motility // *Molecular Microbiology*. – 1999. – Vol. 32. – № 1. – P. 1–10. [https://doi.org/ 10.1046/j.1365-2958.1999.01339.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2958.1999.01339.x).
17. *Faure L.M., Fiche J.B., Espinosa L., Ducret A., Anantharaman V., Luciano J., Lhospice S., Islam S.T., Tréguier J., Sotes M., Kuru E., Van Nieuwenhze M.S., Brun Y.V., Théodoly O., Aravind L., Nollmann M., Mignot T.* The mechanism of force transmission at bacterial focal adhesion complexes // *Nature*. – 2016. – Vol. 539. – № 7630. – P. 530–535. [https://doi.org/ 10.1038/nature20121](https://doi.org/10.1038/nature20121).
18. *Nogales J., Vargas P., Farias G.A., Olmedilla A., Sanjuán J., Gallegos M.T.* FleQ coordinates flagellum-dependent and -independent motilities in *Pseudomonas syringae* pv. tomato DC3000 // *Applied and Environmental Microbiology*. – 2015. – Vol. 81. – № 21. – P. 7533–7545. [https://doi.org/ 10.1128/AEM.01798-15](https://doi.org/10.1128/AEM.01798-15).
19. *Grau R.R., de Oña P., Kunert M., Leñini C., Gallegos-Monterrosa R., Mhatre E., Vileta D., Donato V., Hölscher T., Boland W., Kuipers O.P., Kovács Á.T.* A Duo of Potassium-Responsive Histidine Kinases Govern the Multicellular Destiny of *Bacillus subtilis* // *mBio*. – 2015. – Vol. 6. – № 4. – P. e00581. [https://doi.org/ 10.1128/mBio.00581-15](https://doi.org/10.1128/mBio.00581-15).
20. *van Gestel J., Vlamakis H., Kolter R.* From cell differentiation to cell collectives: *Bacillus subtilis* uses division of labor to migrate // *PLOS Biology*. – 2015. – Vol. 13. – № 4. – P. e1002141. [https://doi.org/ 10.1371/journal.pbio.1002141](https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002141).
21. *Park S.Y., Pontes M.H., Groisman E.A.* Flagella-independent surface motility in *Salmonella enterica* serovar Typhimurium // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. – 2015. – Vol. 112. – № 6. – P. 1850–1855. [https://doi.org/ 10.1073/pnas.1422938112](https://doi.org/10.1073/pnas.1422938112).
22. *Recht J., Martínez A., Torello S., Kolter R.* Genetic analysis of sliding motility in *Mycobacterium smegmatis* // *Journal of Bacteriology*. – 2000. – Vol. 182. – № 15. – P. 4348–4351. [https://doi.org/ 10.1128/JB.182.15.4348-4351.2000](https://doi.org/10.1128/JB.182.15.4348-4351.2000).
23. *Strollo S.E., Adjemian J., Adjemian M.K., Prevots D.R.* The burden of pulmonary nontuberculous mycobacterial disease in the United States // *Annals of the American Thoracic Society*. – 2015. – Vol. 12. – № 10. – P. 1458–1464. [https://doi.org/ 10.1513/AnnalsATS.201503-173OC](https://doi.org/10.1513/AnnalsATS.201503-173OC).
24. *Nolan L.M., Cavaliere R., Turnbull L., Whitchurch C.B.* Extracellular ATP inhibits twitching motility-mediated biofilm expansion by *Pseudomonas aeruginosa* // *BMC Microbiology*. – 2015. – № 15. – P. 55. <https://doi.org/10.1186/s12866-015-0392-x>.
25. *Kurihara S., Suzuki H., Tsuboi Y., Benno Y.* Dependence of swarming in *Escherichia coli* K-12 on spermidine and the spermidine importer. *FEMS Microbiology Letters*. – 2009. – Vol. 294. – № 1. – P. 97–101. [https://doi.org/ 10.1111/j.1574-6968.2009.01552.x](https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2009.01552.x).
26. *Zamakhaev M., Tsyganov I., Nesterova L., Akhova A., Grigorov A., Bespyatykh J., Azhikina T., Tkachenko A., Shumkov M.* Mycolicibacterium *smegmatis* possesses operational agmatinase but contains no detectable polyamines. *International journal of Mycobacteriology*. – 2020. – Vol. 9. – № 2. – P. 138–143. [https://doi.org/ 10.4103/ijmy.ijmy_48_20](https://doi.org/10.4103/ijmy.ijmy_48_20).
27. *Gugliucci A.* Polyamines as clinical laboratory tools // *Clinica Chimica Acta*. – 2004. – Vol. 344. – № 1–2. – P. 23–35. [https://doi.org/ 10.1016/j.cccn.2004.02.022](https://doi.org/10.1016/j.cccn.2004.02.022).
28. *Nesterova L.Yu., Tsyganov I.V., Tkachenko A.G.* Biogenic Polyamines Influence the Antibiotic Susceptibility and Cell-Surface Properties of *Mycobacterium smegmatis* // *Applied Biochemistry and Microbiology*. – 2020. – Vol. 56. – № 4. – P. 387–394. [https://doi.org/ 10.1134/S0003683820040110](https://doi.org/10.1134/S0003683820040110).
29. *Igarashi K., Kashiwagi K.* Characterization of genes for polyamine modulon // *Methods in Molecular Biology*. – 2011. – Vol. 720. – P. 51.–65. [https://doi.org/ 10.1007/978-1-61779-034-8_3](https://doi.org/10.1007/978-1-61779-034-8_3).

30. Sakamoto A., Terui Y., Yamamoto T., Kasahara T., Nakamura M., Tomitori H., Yamamoto K., Ishihama A., Michael A.J., Igarashi K., Kashiwagi K. Enhanced biofilm formation and/or cell viability by polyamines through stimulation of response regulators UvrY and CpxR in the two-component signal transducing systems, and ribosome recycling factor // The International Journal of Biochemistry & Cell Biology. – 2012 – Vol. 44. – № 11. – P. 1877–1886. <https://doi.org/10.1016/j.biocel.2012.07.010>.

BACTERIAL SLIDING AND FUNCTIONING OF POLYAMINES IN THIS PROCESS

Tsyganov I.V., Nesterova L.Yu., Tkachenko A.G.

Institute of ecology and genetics of microorganisms UB RAS

For citation:

Tsyganov I.V., Nesterova L.Yu., Tkachenko A.G. Bacterial sliding and functioning of polyamines in this process // Perm Federal Research Center Journal. – 2024. – № 1. – P. 6–14. <https://doi.org/10.7242/2658-705X/2024.1.1>

In the course of evolution, bacteria have acquired a variety of translocation mechanisms for movement in the environment and efficient colonization of substrates. Among them, sliding is the only mode of migration that is available to bacteria that do not have specialized organelles such as flagella and pili. Such translocation is generated due to the expansive (pushing) force arising during bacterial cell division. For various species of bacteria, including mycobacteria (many of which are pathogenic), sliding capacity is intrinsic. Of all the ways in which microorganisms move in space, sliding is the least studied. This work is devoted to the consideration of the peculiarities of bacterial sliding, as well as the evaluation of the functional activity of polyamines, that are normal metabolites for cells of most living organisms, in this process.

Keywords: sliding motility, mycobacteria, polyamines, glycopeptidolipids, bacterial motility.

Сведения об авторах

Цыганов Иван Вадимович, лаборант лаборатории адаптации микроорганизмов, Институт экологии и генетики микроорганизмов – филиал Пермского федерального исследовательского центра УрО РАН («ИЭГМ УрО РАН»), 614081, г. Пермь, ул. Голева, 13; e-mail: zamegagurrendan@gmail.com

Нестерова Лариса Юрьевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории адаптации микроорганизмов, «ИЭГМ УрО РАН»; e-mail: larisa.nesterova@bk.ru

Ткаченко Александр Георгиевич, доктор медицинских наук, профессор, заведующий лабораторией адаптации микроорганизмов, «ИЭГМ УрО РАН»; e-mail: agtkachenko@iegm.ru

Материал поступил в редакцию 29.02.2024 г.