

# Análisis bioinformático de la enzima ACC desaminasa dentro del género *Pseudomonas*.

Sepúlveda Isabella<sup>1</sup>, León Rodríguez Daniel Arturo<sup>2</sup>, Gaviria Arias Duverney<sup>2</sup>

## RESUMEN

Las bacterias promotoras de crecimiento vegetal (BPCV) se han convertido en grandes candidatas para el mejoramiento de la metodología agrícola y el aprovechamiento de recursos biológicos propios del suelo que permiten la implementación de la agricultura sostenible. Se han clasificado múltiples géneros bacterianos con características promotoras como *Pseudomonas* donde destacan mejoras en el rendimiento y calidad de las plantas. Específicamente, se ha evidenciado mejoras en condiciones de estrés, cualidad que ha sido descrita y atribuida a la producción enzimática de ácido 1-aminociclopropano-1-carboxilato (ACC) desaminasa, codificada por el gen *acdS*. En el presente trabajo, este gen fue analizado por herramientas bioinformáticas en el género *Pseudomonas*, evidenciando que múltiples especies y cepas son potencialmente productoras de esta enzima al tener grandes fragmentos del gen, pero tienen mayor similitud en especies tales como *P. palleroniana*, *P. fluorescens* y *P. brassicacearum*.

**PALABRAS CLAVE:** Bacterias promotoras de crecimiento vegetal, Bioinformática, ACC desaminasa, *Pseudomonas sp.*

---

1 Estudiante del programa de Microbiología, Facultad Ciencias de la Salud, Universidad Libre Pereira.

2 Docente investigador del programa de Microbiología, Facultad de Ciencias de la Salud, Universidad Libre Pereira.

## Bioinformatic analysis of the ACC deaminase enzyme within the genus *Pseudomonas*.

### ABSTRACT

Plant growth promoting bacteria (PGPB) have become great candidates for the improvement of agricultural methodology and the use of the soil's own biological resources that allow the implementation of sustainable agriculture. Multiple bacterial genera have been classified with promoter characteristics such as *Pseudomonas*, where improvements in the yield and quality of the plants stand out. Specifically, improvements have been evidenced under stress conditions, a quality that has been described and attributed to the enzymatic production of 1-aminocyclopropane acid -1-carboxylate (ACC) deaminase encoded by the *acdS* gene. In the present work, this gene was analyzed by bioinformatics tools in the bacterial genus *Pseudomonas*, showing that multiple species and strains are potential producers of this enzyme as they have large fragments of the gene but have greater similarity to species such as *P. palleroniana*, *P. fluorescens* and *P. brassicacearum*.

**KEYWORDS:** Plant growth promoting bacteria, Bioinformatic, ACC deaminase, *Pseudomonas*

## INTRODUCCIÓN

Durante la última década, ciertas actividades humanas relacionadas con el manejo de la agricultura ampliamente intensificadas y extendidas, han generado condiciones particulares que han repercutido gravemente en la productividad de la misma (1). En estas condiciones se incluyen factores bióticos y abióticos como fitopatógenos, sequía, salinidad, compactación, entre otros. Estos efectos son generados por prácticas como uso excesivo de fertilizantes químicos, monocultivo, manejo inadecuado del riego y consecuencias del cambio climático, que finalmente, inducen mecanismos de estrés en las plantas que inhiben el crecimiento, deteriorando la salud y el rendimiento de estas (2).

El estrés como problemática que reduce la productividad de cultivos limita el cumplimiento del abastecimiento de alimentos a nivel mundial, además de las pérdidas económicas que se generan en el sector como consecuencia. Es esto por lo que radica la importancia en el desarrollo de estrategias que induzcan tolerancia en la respuesta general de estrés, al tiempo que se recupera y promueve la agricultura sostenible. Dentro de las alternativas actuales se destacan: el reconocimiento y uso de especies de plantas más tolerantes, la modificación genética de éstas y el aprovechamiento del microbioma que expresa mecanismos contra el estrés, proporcionado por algunas bacterias promotoras de crecimiento vegetal (BPCV)(3–5).

En este último método se utilizan géneros y especies ya establecidos como *Acidithiobacillus ferrooxidans*, *Bacillus circulans*, *Bacillus edaphicus*, *Bacillus mucilaginosus*, *Burkholderia*, *Paenibacillus sp* y *Pseudomonas sp* con sus respectivos mecanismos, con la finalidad de colonizar la zona radicular de manera eficiente y proveer servicios a sus hospederos o lograr la expresión genética directamente en la planta. Uno de los principales mecanismos que controlan respuestas generales en la planta es la síntesis de moléculas que las estimulan y regulan hormonalmente (6).

Específicamente, el ácido 1-aminociclopropano-1-carboxilato (ACC) desaminasa o ACC desaminasa es una enzima sintetizada por varias BPCV, su característica como regulador hormonal se da al inhibir la producción de etileno, molécula conocida como “hormona del estrés”. En el mecanismo observado en la **figura 1** se describe la interacción de las BPCV y las raíces de las plantas en la síntesis de etileno desde el aporte de ácido indol acético por las bacterias y la estimulación de este a la enzima ACC sintetasa para la formación de ACC proveniente de S- adenosil- metionina, el ACC puede sintetizar etileno por la enzima ACC oxidasa de la planta o ser captada por microorganismos donde la ACC desaminasa es responsable de la escisión en amonio y  $\alpha$  cetobutirato, evitando que se sintetice la otra vía generando una respuesta de estrés innecesaria y perjudicial para la planta. (7,8)

Actualmente, se ha demostrado que los tratamientos de semillas y raíces con BPCV productoras de ACC desaminasa reducen el daño causado por fitopatógenos incluidos *Agrobacterium tumefaciens*, *Agrobacterium vitis*, *Erwinia carotovora*, *Fusarium oxysporum*, *Pythium ultimum*, *Rhizoctonia solani* y *Sclerotium rolfsii* en una amplia gama de cultivos (9,10) e inducen resistencia de las plantas en suelos salinos (11), en condiciones de sequía (12) y presencia de metales pesados (13).

La producción de ACC desaminasa depende de la expresión del gen *acdS* identificado en múltiples especies bacterianas pertenecientes a seleccionados géneros de BPCV mencionados con anterioridad. Dentro de estos, el género *Pseudomonas* ha sido reconocido por tolerar ambientes de estrés y mejorar el crecimiento y productividad de cultivos bajo estos (14), característica confirmada taxonómicamente al evaluar microorganismos productores de ACC desaminasa y detalladamente la presencia y expresión del gen *acdS* en especies como *Pseudomonas putida* y *Pseudomonas fluorescens* (15).

El presente trabajo tiene como objetivo llevar a cabo mediante herramientas bioinformáticas el análisis del gen *acdS* codificante para ACC desaminasa dentro del género *Pseudomonas*, su variabilidad entre especies y estructura.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Identificación del gen

Se realizó la búsqueda “*acdS*” haciendo uso de la base de datos disponible de GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) (16) del Centro Nacional para la Información Biotecnológica (NCBI) se optimizó la búsqueda a proteobacterias y por último al género *Pseudomonas*.

### Alineamiento del gen *acdS* para *Pseudomonas*

Con la herramienta bioinformática BLAST (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) (17) de NCBI se ejecutó el alineamiento del gen *acdS* dentro del género *Pseudomonas sp.* y se escogieron especies con identidades mayores al 80%. Posteriormente, con estas especies se realizó un alineamiento múltiple general haciendo uso de Clustal Omega (<https://www.ebi.ac.uk/Tools/msa/clustalo/>) (18) herramienta desarrollada por el Instituto Europeo de Bioinformática (EBI) del Laboratorio Europeo de Biología Molecular (EMBL), se evaluó la similaridad entre las especies y un acercamiento al árbol filogenético que proporciona esta herramienta

### Alineamiento múltiple y análisis filogenético

Se realizó la construcción y el análisis de las relaciones filogenéticas haciendo uso de la herramienta Phylogeny ([26](ht-</a></p></div><div data-bbox=)

[tps://www.phylogeny.fr/](https://www.phylogeny.fr/)) (19) perteneciente al servicio de Métodos y Algoritmos para Bioinformática (MAB) del Laboratorio de Informática, Robótica y Microelectrónica de Montpellier (LIR-MM)

## Estructura proteica

Se realizó la extracción de la estructura proteica ya identificada en Protein Data Bank (PDB) (<https://www.rcsb.org/>) (20), base de datos con la función de recopilar estructuras 3D de múltiples moléculas biológicas perteneciente al “*Research Collaboratory for Structural Bioinformatics*” (RCSB). Posteriormente, fue introducida al programa RasMol para su análisis estructural.

## Resultados y discusión

La secuencia de nucleótidos del Gen *acdS* presentado en formato FASTA a continuación fue extraído de la base de datos de NCBI con **ID MN232215.1** en GenBank, es el caracterizado para el género *Pseudomonas sp.* cepa Q1. Esta secuencia cuenta con 1017 nucleótidos y codón de inicio y terminación integrado. Esta descripción fue escogida como base de los resultados próximos ya que contaba con secuencias codificantes completas a diferencia de los descritos para especies y cepas específicas dentro del mismo género y otros microorganismos.

A partir de la secuencia encontrada, se evidenció que el género de interés es

codificante para el gen *acdS* y que es potencialmente productor de ACC desaminasa, lo cual hace parte de sus características principales como BPCV (21,22). Sin embargo, es de suma importancia el reconocimiento de especies concretas para el entendimiento de las interacciones del suelo y para el potencial en la producción agroindustrial. Es esto por lo que, a través de la herramienta BLAST, se realizó la alineación de la secuencia anterior con el fin de identificar el porcentaje de identidad como se evidencia en la **tabla 1**.

Se seleccionaron 10 especies clasificadas dentro del género, especificadas en BLAST con el genoma completo o secuencias codificantes completas y con porcentaje de identidad superior al 80%. A pesar de que genéticamente se podría afirmar que por lo menos 10 cepas de diferentes especies dentro del género *Pseudomonas* son potencialmente productoras de ACC desaminasa, se necesita evidencia que confirme la actividad genética en el ambiente de la rizosfera, una de las mayores problemáticas.

En condiciones prácticas no se encuentra respaldo de todas las especies nombradas, los reportes de la extracción del genoma de suelos y la posterior identificación microbiana y del gen son casi inexistentes, específicamente dentro del género *Pseudomonas* solo se ha caracterizado de la rizosfera a *P. entomophila* PS-PJH como portadora del gen (23). Por otro lado, las investigaciones restantes atribuyen la producción de esta

enzima por ensayos en condiciones de estrés en presencia de microorganismos previamente caracterizados donde la respuesta es positiva comparativamente (24), como es el caso de la evaluación simbiótica de *P. putida* UW4 y un hongo en condiciones salinas (25).

Para la comparación entre los fragmentos pertenecientes a las especies mencionadas se realizó el respectivo alineamiento múltiple en Clustal, el cual fue utilizado como herramienta bioinformática que permitió identificar con mayor detalle las diferencias del gen en cada secuencia de ADN para cada una de las cepas escogidas con anterioridad. Teniendo en cuenta que el alineamiento contiene 10 secuencias de entre 1013 y 1017 nucleótidos este tuvo aproximadamente 271 alineaciones idénticas principalmente en el comienzo y en medio de la secuencia, sin embargo, se evidencian diversos tipos de modificaciones en las bases nitrogenadas pero principalmente en la longitud de la mayoría de fragmentos por la inserción de nucleótidos en *P. thivervalensis* y “gaps” en *P. syringae*.

Lo anterior es observado en el cladograma de la **figura 2**, como era de esperarse por la identidad del 99% de *P. palleroniana* arrojada por BLAST, este fragmento perteneciente a dicho organismo muestra mayor cercanía y es la única que se encuentra dentro del mismo clado del gen. Por la misma línea filogenética se encuentran ambas cepas de la especie *P. fluorescens* sin ninguna diferencia entre ellas y *P. brassicacea-*

*rum*; múltiples especies con porcentajes de identidad mayores al 90% como se destacó en la **tabla 1**. Por otro lado, el resto de especies con sus respectivas cepas se ubican en otro clado y son puntuadas más alejadas lo que confirma el porcentaje de identidad menor, exceptuando el caso de *P. thivervalensis* de la que se esperaba mayor cercanía filogenética para este fragmento en específico por su porcentaje de identidad superior. Los resultados de Phylogeny en la representación del árbol observado en la **figura 3** coincide con la presentada anteriormente en algunos aspectos, sin embargo, es mucho más excluyente filogenéticamente con las especies *P. thivervalensis* y *P. syringae* y ubica dentro de la misma línea filogenética los otros ocho fragmentos teniendo solo dos clados principales, pero con la misma lógica de la estructura de Clustal.

Estructuralmente esta proteína está definida desde el 2004 donde utilizaron difracción de rayos X para el modelamiento tomada de PDB, este está reportado con múltiples sustratos y pertenecientes a varios organismos. Para la inclusión a este artículo fue tomada específicamente la estructura reportada para *Pseudomonas* como se evidencia en la **figura 4**, aunque esta no especifica de que especie o cepa es perteneciente.

Para la observación y análisis más detallado, se utilizó la herramienta Rasmol donde se introdujo la estructura anterior. De manera descriptiva, es clasificada como una enzima hidrolasa con 10083

átomos, 10351 enlaces, 1327 grupos y 12 cadenas destacados en la **figura 5**.

Se conoce que la interacción de la enzima con la ACC se da principalmente por la apertura del anillo de ciclopropano de ACC. En esta interacción está involucrado el nucleófilo de la enzima conocido como Tyr294 donde se ven comprometidos 48 átomos señalados de color verde en la **figura 6**, este funciona como un ácido para la acción del pirodoxal 5'-fosfato, molécula dependiente de esta enzima (26).

Se debe ampliar la parte estructural donde se involucren los cambios de cada secuencia de especies bacterianas asegurándose si estos logran interferir en la estructura e influir en las interacciones que finalmente pueden afectar positiva o negativamente la respuesta esperada.

## CONCLUSIONES

A través de herramientas bioinformáticas se pudo evidenciar el potencial del género *Pseudomonas* como productor de la enzima ACC desaminasa, ya que múltiples especies tienen el gen *acdS* dentro de su genoma y cercanía filogenética, se destacaron principalmente *P. palleroniana*, *P. fluorescens* y *P. brassicacearum*. Se logró además señalar partes importantes dentro de la estructura que permiten la interacción con la molécula precursora del estrés en plantas (ACC).

Por último, se recomiendan más estudios enfocados en la detección de genes en campo, además de su respectiva demostración de su forma activa, es importante aclarar que el modelamiento proteínico provee parte de las interacciones moleculares, pero este es variable según la secuencia, y como se ha evidenciado a lo largo de este artículo estas secuencias tienen modificaciones incluso dentro de organismos del mismo género, en este caso *Pseudomonas*.

## REFERENCIAS

1. Orozco-Mosqueda M del C, Glick BR, Santoyo G. ACC deaminase in plant growth-promoting bacteria (PGPB): An efficient mechanism to counter salt stress in crops. *Microbiol Res.* 2020;235(February):126439.
2. Horie T, Karahara I, Katsuhara M. Salinity tolerance mechanisms in glycophytes: An overview with the central focus on rice plants. *Rice.* 2012;5(1):1–18.
3. Roy SJ, Negrão S, Tester M. Salt resistant crop plants. *Curr Opin Biotechnol.* 2014;26:115–24.
4. Santoyo G, Hernández-Pacheco C, Hernández-Salmerón J, Hernández-León R. The role of abiotic factors modulating the plant-microbe-soil interactions: Toward sustainable agriculture. A review. *Spanish J Agric Res.* 2017;15(1):1–15.

5. Numan M, Bashir S, Khan Y, Mumtaz R, Shinwari ZK, Khan AL, et al. Plant growth promoting bacteria as an alternative strategy for salt tolerance in plants: A review. *Microbiol Res.* 2018;209(December 2017):21–32.
6. Nath Yadav A, Verma P, Singh B, Singh Chauahan V, Suman A, Kumar Saxena A. Plant Growth Promoting Bacteria: Biodiversity and Multifunctional Attributes for Sustainable Agriculture. *Adv Biotechnol Microbiol.* 2017;5(5).
7. Heydarian Z, Yu M, Gruber M, Glick BR, Zhou R, Hegedus DD. Inoculation of Soil with Plant Growth Promoting Bacteria Producing 1-Aminocyclopropane-1-Carboxylate Deaminase or Expression of the Corresponding *acdS* Gene in Transgenic Plants Increases Salinity Tolerance in *Camelina sativa*. *Front Microbiol.* 2016 Dec;7.
8. Backer R, Rokem JS, Ilangumaran G, Lamont J, Praslickova D, Ricci E, et al. Plant growth-promoting rhizobacteria: Context, mechanisms of action, and roadmap to commercialization of biostimulants for sustainable agriculture. *Front Plant Sci.* 2018;871(October):1–17.
9. Hao Y, Charles TC, Glick BR. An ACC deaminase containing *A. tumefaciens* strain D3 shows biocontrol activity to crown gall disease. *Can J Microbiol.* 2011;57(4):278–86.
10. Husen E, Wahyudi AT, Suwanto A. Growth enhancement and disease reduction of soybean by 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase-producing *Pseudomonas*. *Am J Appl Sci.* 2011;8(11):1073–80.
11. Gupta S, Pandey S. Enhanced salinity tolerance in the common bean (*Phaseolus vulgaris*) plants using twin ACC deaminase producing rhizobacterial inoculation. *Rhizosphere.* 2020;16.
12. Gowtham HG, S BS, Murali M, Shilpa N, Prasad M, Aiyaz M, et al. Induction of drought tolerance in tomato upon the application of ACC deaminase producing plant growth promoting rhizobacterium *Bacillus subtilis* Rhizo SF 48. *Microbiol Res.* 2020;234(August 2019):126422.
13. Belimov AA, Zinovkina NY, Safronova VI, Litvinsky VA, Nosikov V V, Zavalin AA, et al. Rhizobial ACC deaminase contributes to efficient symbiosis with pea (*Pisum sativum* L.) under single and combined cadmium and water deficit stress. *Environ Exp Bot.* 2019;167(August):103859.
14. Fan D, Schwinghamer T, Smith DL. Isolation and diversity of culturable rhizobacteria associated with economically important crops and un-

- cultivated plants in Québec, Canada. *Syst Appl Microbiol.* 2018;
15. Belimov AA, Safronova VI, Sergeyeva TA, Egorova TN, Matveyeva VA, Tsyganov VE, et al. Characterization of plant growth promoting rhizobacteria isolated from polluted soils and containing 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase. *Can J Microbiol.* 2001;47(7):642–52.
  16. Benson DA, Cavanaugh M, Clark K, Karsch-Mizrachi I, Lipman DJ, Ostell J, et al. GenBank. *Nucleic Acids Res [Internet].* 2012 Nov 26;41(D1):D36–42. Available from: <http://academic.oup.com/nar/article/41/D1/D36/1068219/GenBank>
  17. McGinnis S, Madden TL. BLAST: at the core of a powerful and diverse set of sequence analysis tools. *Nucleic Acids Res [Internet].* 2004 Jul 1;32(Web Server):W20–5. Available from: <https://academic.oup.com/nar/article-lookup/doi/10.1093/nar/gkh435>
  18. Madeira F, Park Y mi, Lee J, Buso N, Gur T, Madhusoodanan N, et al. The EMBL-EBI search and sequence analysis tools APIs in 2019. *Nucleic Acids Res [Internet].* 2019 Jul 2;47(W1):W636–41. Available from: <https://academic.oup.com/nar/article/47/W1/W636/5446251>
  19. Dereeper A, Guignon V, Blanc G, Audic S, Buffet S, Chevenet F, et al. Phylogeny.fr: robust phylogenetic analysis for the non-specialist. *Nucleic Acids Res [Internet].* 2008 May 19;36(Web Server):W465–9. Available from: <https://academic.oup.com/nar/article-lookup/doi/10.1093/nar/gkn180>
  20. Berman HM. The Protein Data Bank. *Nucleic Acids Res [Internet].* 2000 Jan 1;28(1):235–42. Available from: <https://academic.oup.com/nar/article-lookup/doi/10.1093/nar/28.1.235>
  21. Barnawal D, Pandey SS, Bharti N, Pandey A, Ray T, Singh S, et al. ACC deaminase-containing plant growth-promoting rhizobacteria protect *Papaver somniferum* from downy mildew. *J Appl Microbiol.* 2017 May;122(5):1286–98.
  22. Shen M, Kang YJ, Wang HL, Zhang XS, Zhao QX. Effect of Plant Growth-promoting Rhizobacteria (PGPRs) on plant growth, yield, and quality of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) under simulated seawater irrigation. *J Gen Appl Microbiol.* 2012;58(4):253–62.
  23. Kamala-Kannan S, Lee KJ, Park SM, Chae JC, Yun BS, Lee YH, et al. Characterization of ACC deaminase gene in *Pseudomonas entomoph-*

- ila strain PS-PJH isolated from the rhizosphere soil. *J Basic Microbiol.* 2010;50(2):200–5.
24. Teng S, Liu Y, Zhao L. [Isolation, identification and characterization of ACC deaminase-containing endophytic bacteria from halophyte *Suaeda salsa*]. *Wei Sheng Wu Xue Bao.* 2010 Nov;50(11):1503–9.
25. Gamalero E, Berta G, Massa N, Glick BR, Lingua G. Interactions between *Pseudomonas putida* UW4 and *Gigaspora rosea* BEG9 and their consequences for the growth of cucumber under salt-stress conditions. *J Appl Microbiol.* 2010;108(1):236–45.
26. Karthikeyan S, Zhou Q, Zhao Z, Kao C., Tao Z, Robinson H, et al. Crystal structure of 1-Aminocyclopropane-1-carboxylate Deaminase from *Pseudomonas*. *Protein Data Bank.* 2004;
27. Saleem M, Arshad M, Hussain S, Bhatti AS. Perspective of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) containing ACC deaminase in stress agriculture. *J Ind Microbiol Biotechnol.* 2007;34(10):635–48.

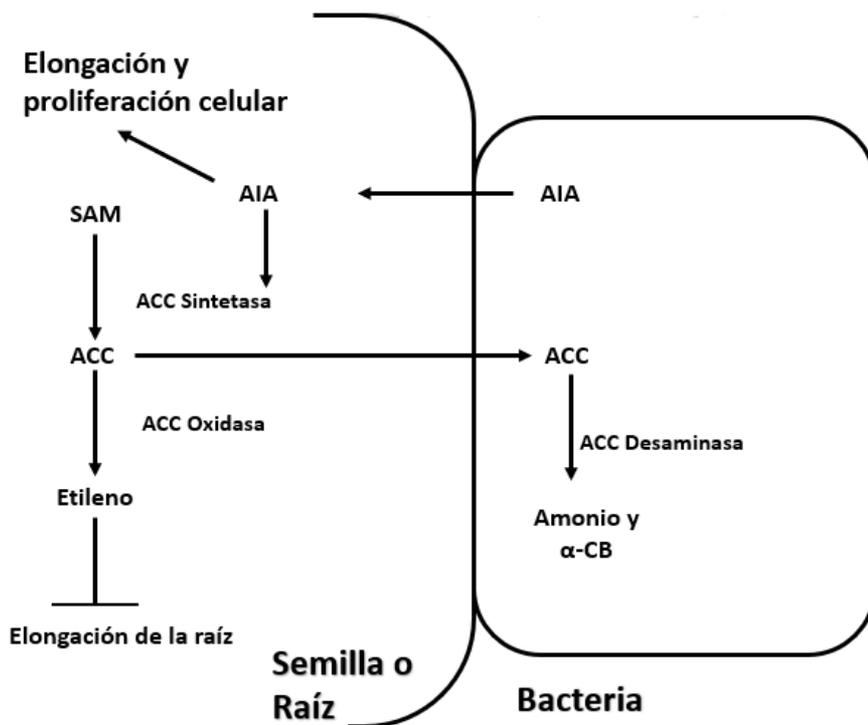
## TABLAS

**Tabla 1:** Porcentaje de identidad del gen *acdS* en múltiples especies de *Pseudomonas*

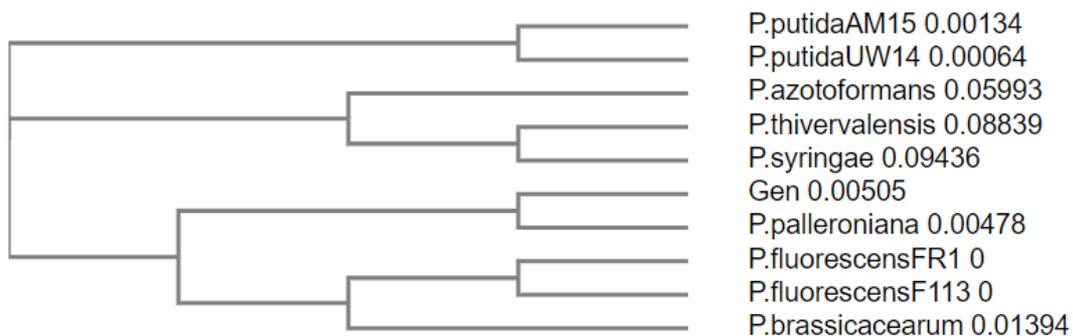
<b>Microorganismo (especie)</b>	<b>Cepa</b>	<b>Código de acceso (GenBank)</b>	<b>Porcentaje de identidad</b>
<i>Pseudomonas sp.</i>	Q1	<a href="#">MN232215.1</a>	100%
<i>Pseudomonas palleroniana</i>	MAB3	<a href="#">CP025494.1</a> : 133977-134993	99,02%
<i>Pseudomonas thivervalensis</i>	PLM3	<a href="#">CP022202.1</a> : 1815125-1816141	93,61%
<i>Pseudomonas fluorescens</i>	FR1	<a href="#">CP025738.1</a> : 4135924-4136940	93,61%
<i>Pseudomonas fluorescens</i>	F113	<a href="#">CP003150.1</a> : 4112465-4113481	93,61%
<i>Pseudomonas brassicacearum</i>	LBUM300	<a href="#">CP012680.1</a> : 2962428-2963444	93,12%
<i>Pseudomonas putida</i>	AM15	<a href="#">EF011160.1</a> : 1-1013	87,18%
<i>Pseudomonas putida</i>	UW4	<a href="#">AY823987.1</a> : 1-1013	87,18%
<i>Pseudomonas azotoformans</i>	P45A	<a href="#">CP041236.1</a> : 2433206-2434218	86,98%
<i>Pseudomonas syringae</i>	USA011	<a href="#">CP045799.1</a> : 1905878-1906851	81,68%

## FIGURAS

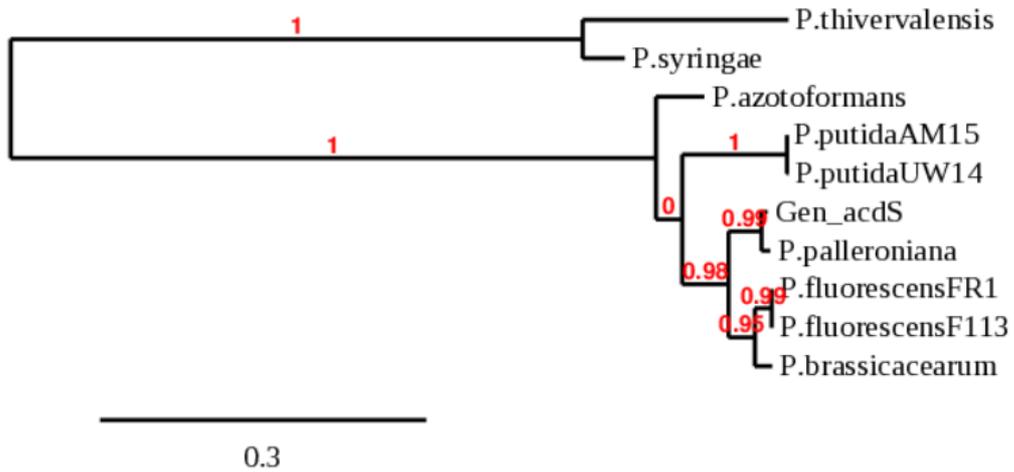
**Figura 1:** Interacción molecular de ACC desaminasa proveniente de BPCV en la inhibición del etileno en plantas. Claves: ACC: Ácido 1- aminociclopropano 1- carboxilato, AIA: ácido indol acético, SAM: S- adenosil- metionina,  $\alpha$ -CB:  $\alpha$ - cetobutirato. Adaptada de: (27).



**Figura 2.** Cladograma de Clustal para la alineación múltiple de los fragmentos del gen *acdS* en múltiples especies de *Pseudomonas*.



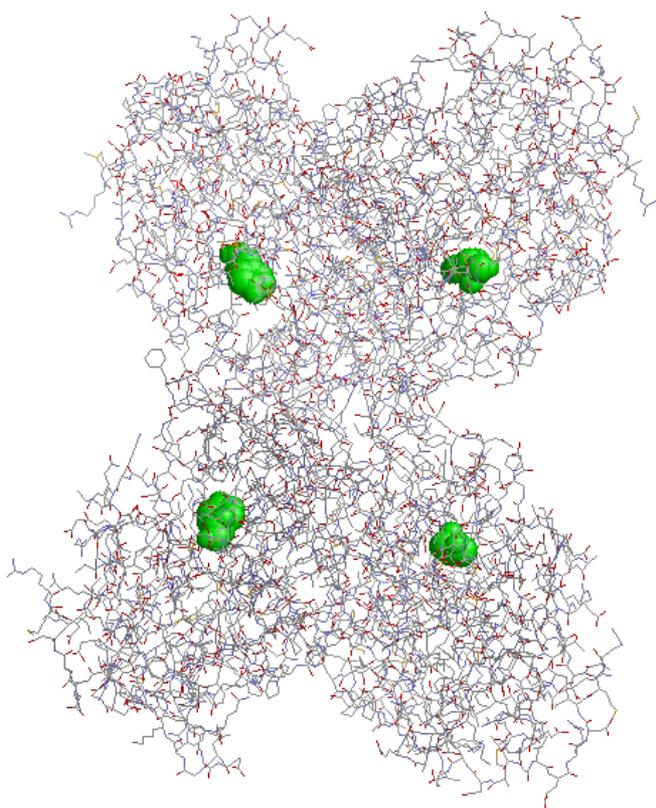
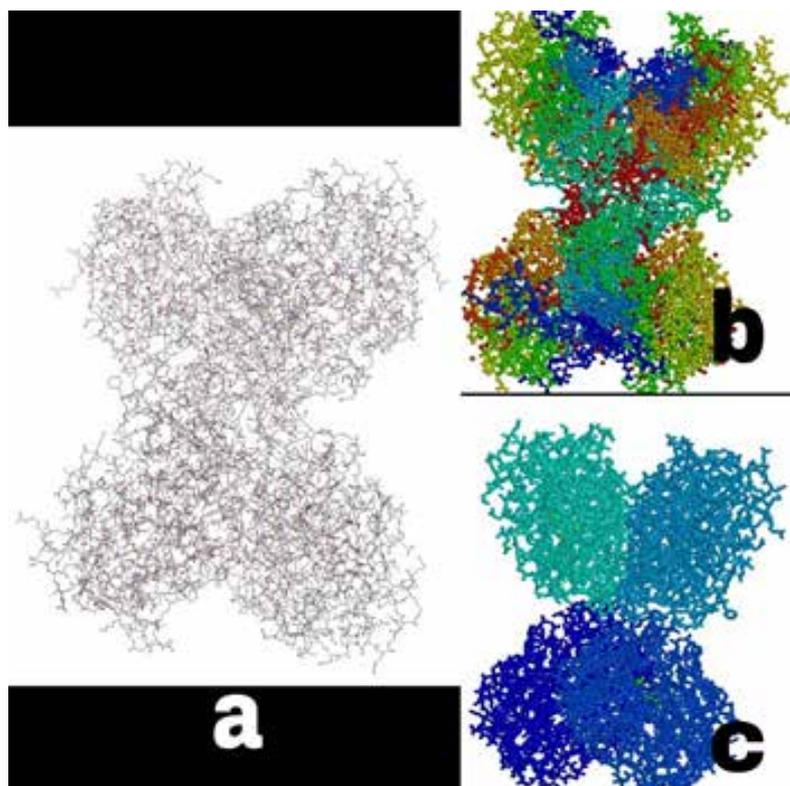
**Figura 3.** Cladograma de Phylogeny para la alineación múltiple de los fragmentos del gen *acdS* en múltiples especies de *Pseudomonas*.



**Figura 4.** Estructura proteica para ACC desaminasa de *Pseudomonas*. Tomada de Protein Data Bank (26)



**Figura 5.** Estructura de ACC desaminasa y demostración de sus principales características. a: Estructura con selección de átomos, b: Estructura con selección de grupos, c: Estructura con selección de cadenas



**Figura 6.** Selección de nucleófilos en la estructura proteica de ACC desaminasa