

Ф. Ц. НИКОГОСЯН, М. А. ДАВТЯН

ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ПРОНИКНОВЕНИЕ И НАКОПЛЕНИЕ ПЕНТОЗ В КЛЕТКАХ ДРОЖЖЕЙ РОДА CANDIDA

Проникновение различных веществ в дрожжевые клетки осуществляется главным образом посредством транспортных систем при участии ферментоподобных катализаторов (пермеаз), действие которых контролируется физико-химическими условиями внешней и внутренней среды, действующих на разных звеньях этой системы. Помимо этого активного механизма, в некоторых случаях функционирует также пассивный механизм мембранного транспорта, который осуществляется простой диффузией [1, 5].

В литературе имеется ряд данных, посвященных изучению влияния различных физико-химических факторов среды (рН, температура, конкуренция, концентрация субстратов, аэробные и анаэробные условия и пр.) на проникновение сахаров в дрожжевые клетки. В частности, показано, что у дрожжей *Rhodotoryla gracilis* оптимум рН среды для проникновения Д-арабинозы как в аэробных, так и в анаэробных условиях составляет 5,5 [16]; у дрожжей *Candida beerwijkii* для проникновения Д-ксилозы — 5,0 [13], а у *Saccharomyces cerevisiae* для проникновения Д-ксилозы [17] и мальтозы [14] — 6,0 и 8,5 соответственно.

Влияние рН среды на проникновение объясняется, вероятно, тем, что она оказывает существенное воздействие на белково-липидную структуру и тем самым на свойство мембраны (в том числе и на пермеаз), а также на степень диссоциации амфотеров и других электролитов.

Процессы поглощения сахаров и выхода из клетки у микроорганизмов чрезвычайно чувствительны к температуре. В интервале между температурой, оптимальной для роста, и 20° величина температурного коэффициента для обоих процессов часто составляет примерно 4—5, а в пределах 15—5° может достигать 10—12. Эти значения гораздо выше тех, которые известны для метаболических процессов и ферментативных реакций, протекающих *in vitro* в таких же пределах температур [4].

Выявлена оптимальная температура (30°) для проникновения L-сорбозы [10], Д-ксилозы [15], L-арабинозы и Д-галактозы у дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* [9]. При этом температурный коэффициент проникновения Д-ксилозы в клетках *Candida beerwijkii* и *Rhodotoryla gra-*

cilis равен 2, что характерно для энзиматических реакций [13]. О биохимических причинах такой чувствительности к температуре известно немного, хотя полагают, что она связана с влиянием температуры на молекулы отдельных пермеаз и на мембранные липиды [4].

Сведения о влиянии рН и температуры на процесс проникновения сахаров в дрожжевые клетки у представителей рода *Candida* в литературе отсутствуют.

Мы задались целью изучить влияние температуры и рН среды на проникновение и накопление пентоз у различных видов дрожжей рода *Candida*.

При этом, помимо сравнительно-биохимического анализа, мы преследовали цель более четко разграничить активный и пассивный механизмы транспорта и выявить долю каждого из них в общем процессе проникновения.

Движущей силой при всех механизмах транспорта является разница в концентрации переносимого субстрата вне и внутри клетки. Однако каждый механизм характеризуется своим специфическим отношением к изменению концентрации субстрата: в частности, транспорту субстрата при участии переносчиков свойственна кинетика ферментативного катализа. Исходя из этих соображений, мы также исследовали влияние концентрации пентоз на процесс проникновения их у дрожжей рода *Candida*.

Методика. Объектом исследования служили представители дрожжей рода *Candida*—*C. guilliermondii* 71, *C. guilliermondii membranaefaciens* 72, *C. tropicalis* К₃₋₁₀, *C. chevalieri* 66, любезно предоставленные нам проф. В. И. Кудрявцевой из отдела типовых культур Института микробиологии АН СССР. В качестве субстратов применялись Д-ксилоза, L-арабиноза и Д-арабиноза.

Выращивание и получение голодающей культуры подробно описано в ряде работ нашей лаборатории [6].

Влияние рН среды изучалось в шкале 2,5—11, температура изучалась в шкале от 10—50°. Инкубационная смесь объемом 10 мл содержала 0,1 г соответствующих пентоз, 60—100 мг дрожжей, 1,6 мл М/15 раствора и 8,4 мл М/15 фосфатного буфера. После инкубации (5 часов для L- и Д-арабинозы и 1—2 часа для Д-ксилозы) при 28—30° с непрерывной аэрацией производилось определение пентоз в биомассе. Для этого из инкубационной смеси переносилась отобранная проба в 5 мл, содержащая 30—50 мг сухого вещества, в другую колбу, немедленно дважды промывалась холодным М/15 NaCl. Затем биомасса экстрагировалась в 80% этаноле с гидромодулем.

$$\frac{V}{P} = \frac{\text{этанол}}{\text{вес сух. дрож.}} = 30 \text{ в течение 1 часа.}$$

Для анализов бралось по 0,5 мл из отдельных экстрактов, в которых определяли пентозы по методу Зайцевой-Афанасьева [2].

Результаты выражались в микромолях сахара на 100 мг сухих дрожжей или в конечной молярной концентрации (М сахара в дрожжевой клетке с учетом содержания 75% воды в интактной клетке).

Скорость проникновения сахаров (V) выражалась в мкмольях проникшего сахара на 1 мг сухого веса дрожжей в течение 1 мин.

Степень концентрирования сахаров оценивалась по отношению концентрации накопленного в клетках сахара (M₁) к концентрации во внешней среде (M).

Температурный коэффициент Вант-Гоффа (Q_{10}) определялся по формуле

$$Q_{10} = \frac{V_{t+10}}{V_t}$$

где V_t — скорость реакции проникновения при исходной температуре, а V_{t+10} — скорость при повышении температуры на 10° .

Энергию активации (μ) процесса проникновения определяли по следующей формуле: $\mu = 0,457 \cdot T_1 \cdot T_2 \lg Q_{10}$, где T_1 и T_2 являются температурами, при которых были определены скорости проникновения.

Полученные данные статистически обработаны.

Экспериментальные данные и их обсуждение. Данные по изучению влияния рН среды приведены в табл. 1. Полученные данные по проникновению Д-ксилозы, L-арабинозы, Д-арабинозы в клетке культуры *C. guilliermondii* 71 показывают фактически одинаковые оптимальные рН (рН=4,5).

У *C. guilliermondii membranaefaciens* 72 количество проникшей Д-ксилозы, L-арабинозы и Д-арабинозы значительно низко при рН=2,2, с повышением рН среды количество проникшего сахара увеличивается и достигает максимума при рН=7,2 для Д-ксилозы, 6,6 для Д-арабинозы и 5,5 для L-арабинозы. Выше этих значений рН проникновение и накопление всех трех сахаров резко падает, особенно для Д-арабинозы.

У *C. tropicalis* K_{3-10} оптимальной рН для проникновения L-арабинозы является 5,5, для Д-ксилозы—6,6. При отклонении рН среды в щелочную сторону проникновение этих пентоз резко уменьшается.

Результаты, полученные с *C. chevalieri* 66, показывают, что оптимальной рН для проникновения Д-ксилозы является 6,6, для L-арабинозы—7,2, а для Д-арабинозы—4,5. С повышением щелочности среды количество проникшего сахара уменьшается. Данные показывают, что разные культуры дрожжей рода *Candida* обладают специфическими особенностями в отношении оптимумов рН проникновения пентоз. Примечательным является тот факт, что одна и та же пентоза у различных культур имеет различные оптимумы рН. Этот факт свидетельствует о наличии различий между переносчиками одного и того же сахара у различных культур. Наблюдаемые различия в оптимуме рН для разных сахаров у одной и той же культуры являются, по всей вероятности, доказательством наличия специфических переносчиков для каждого сахара. В этом отношении дрожжевая клетка проявляет даже стереоспецифичность. Следует отметить, что на вышеприведенных результатах не могло отразиться усвоение пентоз (синтез биомассы, скорость почкования), ибо исследования проводились в начальные периоды инкубации, когда, согласно исследованиям Элиазян [8], не замечается более или менее заметного усвоения пентоз. Является важным вопрос о связи оптимума рН проникновения с их усвоением. По данным нашей лаборатории [8], при рН=5,5 у *C. tropicalis* K_{3-10} заметно усваивается Д-ксилоза, тогда как L-арабиноза и Д-арабиноза совершенно не усваиваются. Между тем, как было видно из табл. 1, у этой культуры оптимальным рН

Таблица 1

Влияние pH среды на проникновение пентоз
 Концентрация субстрата в среде — 0,07 М. Продолжительность инкубации — 5 час.
 (для L- и D-арабиноз), 2 часа (для D-ксилозы)

№ и дата опытов	pH среды	D-ксилоза			L-арабиноза			D-арабиноза		
		μM в 100 мг сухих дрожжей	$\frac{\mu\text{M}}{\text{л мг/мин}} \times 10^3$	$\frac{M_1}{M}$	μM в 100 мг сухих дрожжей	$\frac{\mu\text{M}}{\text{л мг/мин}} \times 10^3$	$\frac{M_1}{M}$	μM в 100 мг сухих дрожжей	$\frac{\mu\text{M}}{\text{л мг/мин}} \times 10^3$	$\frac{M_1}{M}$
<i>Candida guilliermondii</i> 71										
оп. 27	2,2	5,9±0,02	0,27	0,20	0,0	0,00	0,00	1,0±0,0	0,03	0,04
2.V.68	4,5	3,00±0,3	1,60	1,10	6,0±0,07	0,20	0,20	15,3±0,3	0,50	0,51
оп. 33	5,5	20±0,04	1,10	0,60	4,1±0,03	0,17	0,15	—	—	—
4.VI.68 г.	6,6	10±0,07	0,50	0,30	3,5±0,07	0,11	0,13	4,4±0,40	0,14	0,18
оп. 114	7,2	5,2±0,30	0,29	0,20	3,0±0,20	0,10	0,12	2,7±0,40	0,09	0,10
26.VI.71 г.	8,0	—	—	—	—	—	—	1,0±0,04	0,03	0,04
	11,0	—	—	—	—	—	—	0,3±0,04	0,01	0,01
<i>Candida guilliermondii membranaefaciens</i> 72										
оп. 74	2,5	29±1,2	1,60	1,10	0,0	0,00	0,00	7,0±1,7	0,20	0,36
11.V.68 г.	4,5	53±13	2,90	2,20	12±0,0	0,40	0,40	16±4,0	0,50	0,62
	5,5	57±12	3,10	2,20	25±0,5	0,85	0,90	16±4,0	0,50	0,62
оп. 111	6,6	60±11	3,30	2,30	19±0,5	0,73	0,70	18±5,0	0,60	0,68
25.V.71 г.	7,2	61±20	3,40	2,30	6,4±0,9	0,24	0,20	0,0	0,00	0,00
	9,0	37±2,0	2,00	1,40	—	—	—	—	—	—
оп. 116	11,0	33±0,04	1,80	0,20	—	—	—	—	—	—
5.XI.71 г.										
<i>Candida tropicalis</i> K ₃₋₁₀										
оп. 73	2,5	0,9±0,1	0,07	0,03	3,8±0,2	0,12	0,14	4,2±0,2	0,14	0,13
19.IV.68 г.	4,5	1,4±0,7	0,11	0,05	14,3±1,3	0,47	0,54	30±0,0	1,00	1,13
	5,5	2,3±0,4	0,19	0,09	20,6±5,6	0,07	0,72	50±2,5	1,64	1,89
оп. 112	6,6	3,2±0,2	0,26	0,12	18,6±3,3	0,06	0,62	45±1,7	1,48	1,56
25.V.71 г.	7,1	1,7±0,04	0,13	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Candida chevalieri</i> 66										
оп. 73	2,5	4,3±0,4	0,35	0,16	0,3±0,01	0,01	0,01	4,8±0,7	0,16	0,20
19.V.68 г.	4,5	6,3±2,0	0,52	0,24	1,1±0,2	0,04	0,05	6,1±0,8	0,20	0,23
оп. 114	5,5	11,8±3,3	0,98	0,43	1,2±0,2	0,04	0,05	6,1±1,7	0,20	0,23
7-X.71 г.	6,6	17,3±5,0	1,44	0,66	1,2±0,5	0,04	0,05	5,4±0,4	0,18	0,20
оп. 117	7,2	14,7±3,6	1,22	0,57	1,4±0,8	0,05	0,06	4,7±0,7	0,15	0,18
29.X.71 г.	8,0	—	—	—	0,3±0,0	0,01	0,01	—	—	—

для проникновения D-ксилозы является 6,6, а для L- и D-арабинозы — 5,5. Таким образом, соответствия между оптимумом pH для проникновения и усвоения сахара в дрожжевые клетки не наблюдается. Подобное заключение сделано и другими исследованиями при изучении проникновения D-ксилозы в дрожжи *Candida biverwijkii* [13].

Приведенные данные показывают также, что в некоторых случаях проникновение пентоз протекает против градиента концентрации. Так, у *C. guilliermondii membranaefaciens* 72 при всех значениях pH степень

концентрирования (M_1) Д-ксилозы выше 1, оно особенно выражено при $\frac{M_1}{M}$ рН=7,2, когда достигает 2,3, что свидетельствует об активном характере процесса проникновения. Степень концентрирования выше 1 наблюдается и при проникновении L-арабинозы у *C. tropicalis* K₃₋₁₀ и *C. guilliermondii membranaefaciens* 72, а также при проникновении Д-арабинозы у *C. tropicalis* K₃₋₁₀. Возникает вопрос об источниках энергии, необходимой для активного транспорта, если в условиях нашего эксперимента (согласно данным Элиазян [8]) не происходит усвоения пентоз (прирост биомассы, скорость почкования). С этой точки зрения представляют определенный интерес полученные в нашей лаборатории данные [7], согласно которым все изученные культуры дрожжей рода *Candida* в присутствии Д-ксилозы и L-арабинозы уже в первые часы инкубации обуславливают некоторую стимуляцию дыхания, хотя по другим показателям (прирост биомассы, скорость почкования) усвоение этих пентоз не улавливается. Следовательно, можно заключить, что некоторое окисление пентоз обеспечивает активный перенос этих сахаров в дрожжевую клетку еще до начала усвоения этих пентоз для пластических целей и других обменных реакций.

В следующей серии наших экспериментов исследовалось влияние температуры на проникновение пентоз.

Соответствующие данные приведены в табл. 2.

Приведенные в таблице данные показывают, что повышение температуры резко влияет на проникновение и накопление Д-ксилозы, L-арабинозы и Д-арабинозы в клетки *C. guilliermondii* 71, *C. guilliermondii membranaefaciens* 72, *C. tropicalis* K₃₋₁₀, *C. chevalieri* 66. Причем это температурное воздействие существенно отличается в каждом отдельном случае. У *C. guill. membranaefaciens* оптимальная температура проникновения L-арабинозы и Д-ксилозы—28°. У *C. guilliermondii* 71 оптимальная температура для проникновения Д-ксилозы и Д-арабинозы также 28°, а для L-арабинозы—45°. У *Candida tropicalis* K₃₋₁₀ наблюдается обратное явление. Оптимальная температура проникновения L-арабинозы—28°, а для Д-ксилозы—45°. В отличие от вышеуказанных культур, у *C. chevalieri* 66 при повышении температуры до 50° резко повышается скорость проникновения Д-ксилозы и L-арабинозы.

Эти данные свидетельствуют о том, что процесс проникновения пентоз происходит при помощи специфических переносчиков, и каждый переносчик проявляет оптимальное сродство с транспортируемой пентозой при разных температурах. Примечательно, что в этих исследованиях не было найдено параллелизма между оптимумом температуры для проницаемости и ростом изученных культур. Согласно данным Макаровой [3], все исследуемые организмы принадлежат к группе мезофильных микроорганизмов и для роста нуждаются в следующих температурных оптимумах: *C. guilliermondii* 71—34°, *C. guilliermondii membranaefaciens*

Таблица 2

Влияние температуры на проникновение пентоз
Концентрация субстрата в среде — 0,07 М. Продолжительность инкубации — 4—5 час
(для L- и D-арабиноз). 2—3 часа (для D-ксилозы)

№ и дата опытов	Температура, С	D-ксилоза			L-арабиноза			D-арабиноза		
		μM в 100 мг сухих дрожжей	$\frac{\mu\text{M}}{\text{л}} \times 10^3$ (V) мг/мин	$\frac{M_1}{M}$	μM в 100 мг сухих дрожжей	$\frac{\mu\text{M}}{\text{л}} \times 10^3$ (V) мг/мин	$\frac{M_1}{M}$	μM в 100 мг сухих дрожжей	$\frac{\mu\text{M}}{\text{л}} \times 10^3$ (V) мг/мин	$\frac{M_1}{M}$
<i>Candida guilliermondii</i> 71										
оп. 65	10	9,5±1,5	0,50	0,30	0,5±0,04	0,02	0,02	3,9±1,00	0,10	0,11
3.V.68 г.	25	35±0,02	1,80	1,10	3,5±0,09	0,11	0,13	8,9±0,05	0,29	0,33
оп. 68	28	38±0,10	2,10	1,20	5,0±0,09	0,16	0,16	16,0±2,70	9,56	0,56
17.V.68 г.	31	33±0,05	1,90	1,10	7,4±0,02	0,24	0,28	12,0±1,20	0,42	0,40
	45	19±0,02	1,00	0,60	9,5±1,50	0,31	0,36	7,3±1,40	0,24	0,28
оп. 69	50	0,5±0,10	0,02	0,02	2,2±0,04	0,70	0,08	1,7±0,02	0,05	0,06
3.VI.68 г.										
<i>Candida guilliermondii membranaefaciens</i> 72										
оп. 89	10	14±1,1	0,50	0,50	1,4±0,3	0,50	0,05	—	—	—
8.V.69 г.	28	38±1,1	1,40	1,40	13,4±0,8	0,44	0,50	—	—	—
оп. 90	31	18±1,1	0,60	0,70	11,4±4,8	0,38	0,43	—	—	—
3.V.69 г.	45	13±1,1	0,40	0,50	10,8±0,1	0,36	0,41	—	—	—
оп. 97	50	5,4±1,0	0,20	0,20	3,8±0,1	0,12	0,14	—	—	—
30.IV.71 г.										
<i>Candida tropicalis</i> K ₃₋₁₀ ¹										
оп. 110	10	0,4±0,01	0,02	0,01	0,0	0,30	0,00	—	—	—
14.III.71 г.	27	0,8±0,20	0,04	0,20	5,8±0,4	0,30	0,20	—	—	—
оп. 111	31	1,3±0,10	0,07	0,10	5,4±0,4	0,30	0,20	—	—	—
25.V.71 г.	45	1,6±0,20	0,08	0,20	2,0±0,4	0,10	0,08	—	—	—
оп. 112	50	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	—	—	—
27.V.71 г.										
<i>Candida chevalieri</i> 66										
оп. 114	10	1,1±0,10	0,03	0,04	0,4±0,10	0,01	0,02	—	—	—
7.X.71 г.	28	1,5±0,20	0,05	0,06	0,5±0,05	0,01	0,02	—	—	—
оп. 116	31	1,5±0,4	0,05	0,06	0,6±0,10	0,02	0,02	—	—	—
5.X.71 г.	45	2,9±0,20	0,09	0,11	1,6±0,20	0,05	0,06	—	—	—
оп. 117	50	4,1±0,80	0,13	0,15	4,8±0,05	0,16	0,18	—	—	—
29.XI.71 г.										

72—32°, *C. tropicalis* K₃₋₁₀—36°, *C. chevalieri* 66—34°, что не совпадает с оптимальной температурой проникновения пентоз (табл. 2).

Приведенные в табл. 2 данные позволили также высчитать температурный коэффициент (Q_{10}) скорости реакции проникновения и энергии активации (μ) процесса проникновения пентоз.

Соответствующие данные суммированы в табл. 3.

При оценке приведенных в этой таблице данных мы исходили из того, что для ферментативных реакций Q_{10} чаще находится в пределах 1—3 [4, 8], при которых энергия активации (μ) имеет значение ниже 20000 калорий. С другой стороны, мембранной проницаемости микроорганизмов свойственны также более высокие значения Q_{10} , иногда достигающие до 10—12 [4]. В последнем случае энергия активации (μ)

достигает до величин 50000 и больше калорий, что, вероятно, свойственно облегченной диффузии (катализируемая диффузия), которая резко ускоряется при повышении температуры, но не происходит против градиента концентрации.

Таблица 3

Температурный коэффициент (Q_{10}) и энергия активации (μ) в процессе проникновения пентоз

Представители рода <i>Candida</i>	Температура, С	Д-ксилоза		L-арабиноза		Д-арабиноза	
		Q_{10}	μ (грамм калории)	Q_{10}	μ (грамм калории)	Q_{10}	μ (грамм калории)
<i>C. guilliermondii</i> 71	25—28	1,58	8072	3,1	20630	1,86	10763
	28—31	1,34	5490	3,1	20130	1,62	8235
<i>C. guilliermondii</i> membranaefaciens 72	28—31	2,15	16470	1,62	8535	—	—
<i>C. tropicalis</i> K ₃₋₁₀	28—31	6,3	32941	1,23	3660	—	—
<i>C. chevalieri</i> 66	45—50	1,99	13873	10	44594	—	—

Приведенные в табл. 3 данные свидетельствуют о том, что для проникновения пентоз в разные культуры дрожжей рода *Candida* в большинстве случаев Q_{10} колеблется в пределах 1,34—3,1, что характерно для ферментативных реакций. В этих случаях, как показали наши эксперименты, проникновение пентоз осуществляется против градиента концентрации. В случае проникновения Д-ксилозы у *C. tropicalis* K₃₋₁₀ равняется 6,3, а при проникновении L-арабинозы у *C. chevalieri* 66—10. Вероятно, в этих случаях перенос осуществляется механизмом облегченной диффузии. Об этом свидетельствует и тот факт, что в наших экспериментах он не протекает против градиента концентрации. Специфичным для процесса мембранного переноса являются разные значения Q_{10} , определяемые при различных интервалах температуры. Так, при определении проникновения Д-арабинозы в дрожжевые клетки *C. guilliermondii* 71 в интервале температуры 25—28° $Q_{10}=1,84$, а в интервале 28—31° $Q_{10}=1,62$.

Далее нами изучалось влияние концентрации пентоз на процесс проникновения. Соответствующие данные приведены в табл. 4 и на рисунке.

Изучение влияния концентрации субстрата в среде на скорость проницаемости позволяет во многих случаях выяснить природу переноса (активный или пассивный). Часто представляет трудность разграничить простую диффузию от облегченной, так как обе формы ее протекают в сторону градиента и их скорость в первую очередь зависит от разности концентрации. Отличительной чертой облегченной диффузии является высокая температурная зависимость, о которой упоминалось выше, а также так называемый «эффект насыщения». Суть последнего заключается в том, что при высоких концентрациях субстрата по обе стороны мембраны приостанавливается дальнейшее повышение скорости проникновения даже при многократном увеличении концентрации субстрата в

Таблица 4

Влияние концентрации пентоз на проникновение
Инкубация — 5 час. (для L-арабинозы) и 2—3 часа (для D-ксилозы)

№ и дата опытов	Концентрация в среде, М	D-ксилоза			L-арабиноза		
		концентрация в клетке, М ₁	μМ/1 мг/мин × 10 ³ (V)	$\frac{M_1}{M}$	концентрация в клетке, М ₁	μМ/1 мг/мин × 10 ³ (V)	$\frac{M_1}{M}$
<i>Candida guilliermondii</i> 71							
оп. 39	0,00007	0,00	0,00	0,00	0,0013	0,016	18
15.II.68 г.	0,0007	0,00	0,00	0,00	0,0024	0,033	3,4
оп. 40	0,0033	0,0014	0,05	0,04	—	—	—
25.XI.68 г.	0,007	0,0044	0,12	0,60	0,004	0,053	0,57
оп. 78	0,033	0,0062	1,10	0,80	0,007	0,100	0,21
1.XII.68 г.	0,07	0,075	1,17	1,10	0,018	0,240	0,20
оп. 118	0,13	0,085	1,39	0,60	0,021	0,280	0,16
20.XI.71 г.	0,20	0,100	1,73	0,50	0,024	0,310	0,12
	0,26	—	—	0,40	0,026	0,340	0,10
	0,33	0,100	2,00	0,33	0,33	0,440	0,10
<i>Candida guilliermondii membranaefaciens</i> 72							
оп. 89	0,0033	0,0000	0,00	0,00	0,00	0,00	0,0
8.IV.69 г.	0,007	0,033	0,70	0,70	0,020	0,33	0,8
оп. 90	0,033	0,063	1,40	1,90	0,021	0,35	0,6
14.IV.69 г.	0,07	0,180	4,10	2,50	0,033	0,60	0,5
оп. 97	0,13	0,190	4,30	1,40	0,046	0,61	0,3
30.IV.71 г.	0,20	0,190	4,20	1,95	0,060	1,00	0,3
	0,26	0,068	4,20	0,26	0,057	0,90	0,2
	0,33	0,068	4,20	0,20	0,040	0,60	0,2
<i>Candida tropicalis</i> K ₃₋₁₀							
оп. 53	0,007	0,0063	0,40	0,89	0,006	0,08	0,80
19.V.68 г.	0,033	0,0078	0,50	0,23	0,011	0,15	0,40
оп. 54	0,07	0,011	0,70	0,15	0,029	0,38	0,40
20.V.68 г.	0,13	0,015	1,05	0,11	0,033	0,45	0,24
оп. 98	0,20	0,017	1,10	0,10	0,40	0,53	0,20
10.VI.71 г.	0,26	0,030	2,00	0,11	0,048	0,63	0,19
	0,33	0,025	1,60	0,07	0,070	0,94	0,21
<i>Candida chevalieri</i> 66							
оп. 98	0,033	0,0034	0,04	0,10	0,004	0,04	0,09
10.VI.71 г.	0,07	0,0038	0,04	0,05	0,006	0,08	0,09
оп. 114	0,13	0,011	0,15	0,08	0,007	0,09	0,05
7.X.71 г.	0,20	0,014	0,18	0,07	0,007	0,09	0,03
оп. 117	0,26	0,024	0,32	0,09	0,008	0,11	0,03
8.II.71 г.	0,33	0,019	0,26	0,06	0,012	0,16	0,03

среде. Этот эффект обусловлен насыщением переносчика, обеспечивающего механизм облегченной диффузией. Было показано, что при проникновении D-арабинозы и D-галактозы [9], L-арабинозы [11], L-сорбы [12] у дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*, а также D-ксилозы у *Candida beyerwijkii* [13] и β-галактозида у *E. coli* [18] при различных концентрациях моносахаридов среды внутренняя концентрация не превышает таковую внешней среды, и скорость этого процесса перестает возрастать при избытке субстрата, полностью насыщающего фермент.

Приведенные в табл. 3 данные свидетельствуют о том, что у всех представителей дрожжей рода *Candida* при высоких концентрациях суб-

страта наблюдается заметное ослабление темпов накопления (скорость) пентоз, не соответствующее разности концентрации. Это особенно наглядно видно из приведенных кривых.

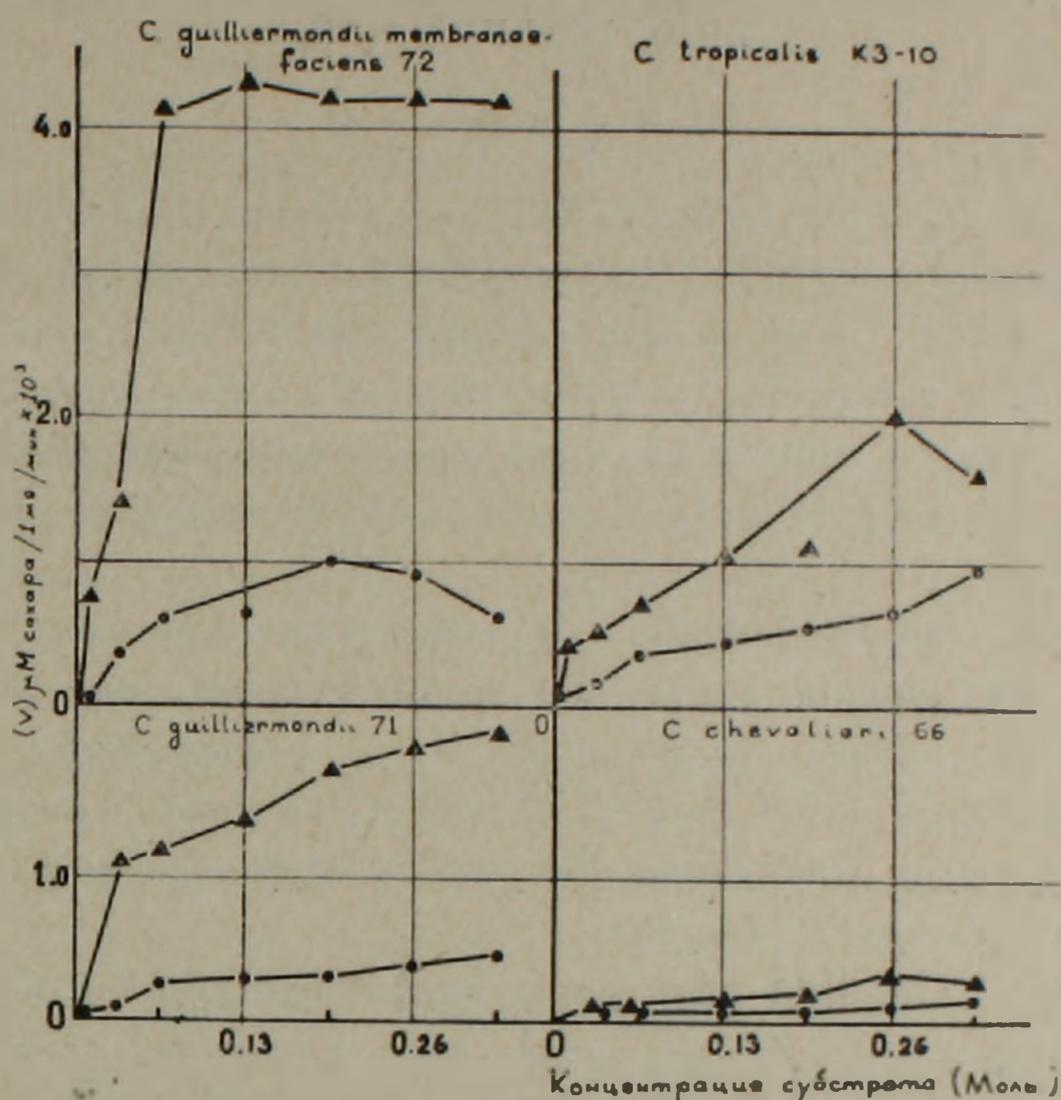


рис. 1 Влияние концентрации пентоз на их проникновение в клетки дрожжей рода *CANDIDA*

Во всех случаях при повышении концентрации выше 0,07M темпы накопления резко снижаются, выше 0,13M — почти останавливаются, а у *C. guill. membranaefaciens* 72 проникновение Д-ксилозы при концентрации выше 0,2M резко ингибируется. Эти данные являются веским доказательством того, что проникновение этих пентоз у всех культур осуществляется при участии специфических переносчиков, которым свойственны эффекты насыщения, приводящие к замедлению катализа, а иногда — ингибированию.

Таким образом, совокупность полученных нами данных по изучению влияния температуры, pH, концентрации субстрата на проникновение пентоз в дрожжевые клетки различных представителей рода *Candida* позволяет заключить, что проникновение этих субстратов осуществляется при участии специфических переносчиков механизмов либо «облегченной диффузии», либо активного транспорта.

Ереванский государственный университет,
кафедра биохимии

Поступило 11.II 1972 г.

Ֆ. Յ. ՆԻՎՈՂՈՍՅԱՆ, Մ. Ա. ԳԱՎԹՅԱՆ

ՈՐՈՇ ՖԻԶԻԿԱ-ՔԻՄԻԱԿԱՆ ԳՈՐԾՈՆՆԵՐԻ ԱԶԻՑՈՒԹՅՈՒՆԸ CANDIDA ՑԵՂԻ ԽՄՈՐԱՍՆԿԱՅԻՆ ԲՋԻՋՆԵՐՈՒՄ ՊԵՆՏՈՋՆԵՐԻ ՆԵՐԹԱՓԱՆՑՄԱՆ ՈՒ ԿՈՒՏԱԿՄԱՆ ՎՐԱ

Ա մ փ ո փ ու մ

Ուսումնասիրվել է միջավայրի ֆիզիկա-քիմիական գործոնների ջրածնային իոնների խտության (pH) ջերմաստիճանի, պենտոզների խտության ազդեցությունը *Candida* ցեղի խմորասնկային օրգանիզմներում D-քսիլոզի, L-արաբինոզի և D-արաբինոզի ներթափանցման ու կուտակման վրա:

Բացահայտվել է *Candida* ցեղի տարբեր ներկայացուցիչների մոտ միևնույն պենտոզի ներթափանցման ու կուտակման տարբեր օպտիմում pH (4,5—7,2):

Պենտոզների ներթափանցման ջերմաստիճանային գործակիցը (Q_{10}) հիմնականում տարածվում է 1,3—3,1 սահմաններում, որը բնորոշ է ֆերմենտատիվ ռեակցիաներին: *C. tropicalis* K₃₋₁₀ կուլտուրայի մոտ D-քսիլոզի ներթափանցման $Q_{10}=6,3$, իսկ *C. chevallieri* 66 մոտ արաբինոզինը՝ 10: Q_{10} -ի այսպիսի բարձր արժեքները վկայում են ներթափանցման «հեշտացված դիֆուզիայի» մեխանիզմի մասին:

Հետազոտված *Candida* ցեղի բոլոր ներկայացուցիչների մոտ, միջավայրում պենտոզների բարձր խտության դեպքում, նկատվում է ներբջջային կուտակման արագության զգալի անկում, իսկ որոշ դեպքերում՝ նույնիսկ արգելակում:

Հետազոտություններից ստացված արդյունքները թույլ են տալիս եզրակացնելու, որ *Candida* ցեղի խմորասնկային բջիջներում պենտոզների ներթափանցումը իրականացվում է բնորոշ փոխադրիչների մասնակցությամբ «հեշտացված դիֆուզիայի» կամ ակտիվ փոխադրման մեխանիզմով:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Гизе А. Физиология клетки, М., 1959.
2. Зайцева Г. Н. и Афанасьев Г. П. Биохимия, 22, 6, 1967.
3. Макарова Е. Н. Канд. диссертация, Ереван, 1963.
4. Роуз Э. Химическая микробиология. М., 1971.
5. Тер-Карапетян М. А., Оганесян С. П. Биологический журнал Армении, 22, 3, 1969.
6. Тер-Карапетян М. А., Оганесян С. П., Тер-Карапетян А. М. Биологический журнал Армении, 21, 11, 1968.
7. Чубарян С. Б., Тер-Карапетян М. А., Туманян Л. П. Биологический журнал Армении, 24, 8, 1971.
8. Элиазян А. А., Никогосян Ф. Ц. Студенческие ученые записки, 11, 1963.
9. Burger M., Hejnova L. and Kleinzeller A. Biochem J. 71, 233, 1959.
10. Cirillo V. P., Transp N. Y. Acad. Sci. Ser. II, 23, 1961.
11. Cirillo V. P. J. of Bacteriology, 95, 5, 1968.
12. Cirillo V. P. Symp. membr. transport and metabolism, Prague, 1961.
13. Déak T. and Kotyk A. Folia microbiologica, 13, 3, 1968.
14. Harris and Thompson. Bioch. et Bioph. acta, 52, 1961.
15. Kotyk A. and Kleinzeller A. Folia microbiologica, 8, 1963.
16. Kotyk A. and Höfer M. Biochemica et Biophysica acta, 102, 2, 1965.
17. Kotyk A. and Michaljanicova. Folia microbiologica, 13, 3, 1968.
18. Rickenberg H. V., Cohen G. N., Buttin B., Monod J. Anns. Inst. Pasteur, 91, 829, 1956.
19. Stein W. D. Recent Prog. Surface Sci., 1, 300, 1964.