

кожної з них не змінювало вищезазначений показник (табл. 1). В паравентрикулярному ядрі вечірнє введення мелатоніну і вечірнє введення галоперидолу веде до зростання діаметра нейросекреторних клітин цього ядра, а при їх сумарному введенні даний морфометричний параметр знижується (табл. 1). Подібним чином, нічне введення мелатоніну, як і нічне введення галоперидолу веде до зниження діаметра нейросекреторних клітин паравентрикулярного ядра, а при їх сумісній дії даний параметр не змінюється порівняно з контрольною групою, і є достовірно вищим порівняно з тваринами, які отримували тільки мелатонін (табл. 1). Також існуванням взаємодії між введенням екзогенного мелатоніну та блокадою дофамінових D2-рецепторів мабуть слід пояснювати і достовірно зниження площі перетину ядер пінеалоцитів та висоти тироцитів після введення мелатоніну разом з галоперидолом порівняно з введенням лише мелатоніну у нічний час доби.

Висновки: Таким чином, в більшості випадків ефекти мелатоніну на пінеалоцити епіфіза, гіпоталамічні ядра та щитоподібну залозу реалізуються без залучення дофамінових D2-рецепторів. Проте частина ефектів мелатоніну на гіпоталамо-тиреоїдну та циркадну системи все ж може бути опосередкована дофамінергічною системою головного мозку, а дофамінові D2-рецептори можуть бути задіяними в реалізації цих ефектів.

УДК 577.1

1. Гистология, цитология и эмбриология. / Под ред. Ю.И. Афанасьева, С.Л. Кузнецова, Н.А. Юриной. – М., 2004.
2. Балаболкин М.И. Эндокринология. – М., 1998.
3. Дзержинский М.Е., Скрипник Н.В., Островська Г.В., Гарматіна С.М., Пазюк Л.М., Бузинська Н.О., Варенюк І.М., Пустовалов А.С., Вороніна О.К. Загальна цитологія та гистологія. – К., 2010.
4. Микроскопическая техника. / Под ред. Д.С. Саркисова, Ю.Л. Перова. – М., 1996.
5. Bartell P.A., Miranda-Anaya M., McIvor W., Menaker M. Interactions between dopamine and melatonin organize circadian rhythmicity in the retina of the green iguana // J. Biol. Rhythms. – 2007. – Vol. 22, № 6. – P. 515-523.
6. Kang S.W., Leclerc B., Mauro L.J., El Halawani M.E. Serotonergic and catecholaminergic interactions with co-localised dopamine-melatonin neurons in the hypothalamus of the female turkey // J. Neuroendocrinol. – 2009. – Vol. 21, № 1. – P. 10-19.
7. Kumar P., Pati A.K., Mohan J., Sastry K.V., Tyagi J.S., Chaturvedi C.M. Effects of simulated hypo- and hyper-reproductive conditions on the characteristics of circadian rhythm in hypothalamic concentration of serotonin and dopamine and in plasma levels of thyroxine, triiodothyronine, and testosterone in Japanese quail, *Coturnix coturnix japonica* // Chronobiol. Int. – 2009. – Vol. 26, № 1. – P. 28-46.
8. Nowak J.Z., Kazula A., Golembiowska K. Melatonin increases serotonin N-acetyltransferase activity and decreases dopamine synthesis in light-exposed chick retina: in vivo evidence supporting melatonin-dopamine interaction in retina // J. Neurochem. – 1992. – Vol. 59, № 4. – P. 1499-1505.
9. Rudolf G., Vivien-Roels B., Pevet P., Kempf E., Wioland N. Dopamine and melatonin interactions in the intact chicken eye. Electrooculographic and biochemical study // Brain Res. – 1992. – Vol. 584, № 1-2. – P. 64-70.
10. Zisapel N. Melatonin-dopamine interactions: from basic neurochemistry to a clinical setting // Cell. Mol. Neurobiol. – 2001. – Vol. 21, № 6. – P. 605-616.

Надійшла до редколегії 10.11.11

Ю. Цейслер, канд. біол. наук, В. Мартинюк, д-р біол. наук, І. Лук'яненко, асп.

НЕОРГАНІЧНІ ПОЛІФОСФАТИ ЯК НЕЗАМІННІ СТРУКТУРНІ КОМПОНЕНТИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ

Розглянуто питання про роль високомолекулярних неорганічних поліфосфатів в життєдіяльності організмів в залежності від рівня організації. Показано, що у більшості сучасних прокариот та нижчих еукариот поліфосфати виконують роль резерву фосфату та енергії. Високоорганізовані організми залучають поліфосфати до функції метаболічного, генетичного і структурного регулювання багатьох фізіологічних процесів: мембранного транспорту, експресії генів, активації ферментів, коагуляції крові.

The role of inorganic polyphosphates in the living organisms depending on their level of the organization is discussed. It is shown that polyphosphates are used as a reserve phosphate and energy in most prokaryotes and primitive eukaryotes. High organisms use polyphosphates for metabolic, genetic and structural regulation of many physiological processes: membrane transport, gene expression, activation of enzymes, blood coagulation.

Вступ. Клітини всіх живих організмів здатні в тій чи іншій мірі накопичувати найрізноманітніші запасні речовини, які є резервом і використовуються на певних етапах розвитку і функціонування організму. Так, наприклад, клітини мікроорганізмів у значній мірі залежні від постійно мінливих умов існування, отже без резервів життєво необхідних метаболітів неможливий розвиток їх наступних генерацій [37]. Давно відомо, що в клітинах мікроорганізмів часто, особливо в стаціонарну фазу розвитку (тобто після припинення або ослаблення активного росту і розвитку), накопичуються гранули, в склад яких входять різноманітні біополімери, у тому числі фосфорної кислоти, що відіграє найважливішу роль в біоенергетиці клітини. Гранули, що містять поліфосфати і відомі під назвою "тільця Ернеста-Бабеша", називаються *волютином*, або *метахроматином*. Вони були виявлені в клітинах бактерій ще в XIX столітті. Вперше вони описані у бактерії *Spirillum votutans*. Приблизно тоді ж (1890 рік) німецький біохімік Л. Ліберман виявив їх у дріжджів. Проте вивчення структури, функцій і біохімічних перетворень цих сполук почалося тільки в кінці 40-х і на початку 50-х років минулого століття [7]. Більшість досліджень була проведена на прокариотах та нижчих еукариотах. На сьогоднішній день завдяки роботам багатьох дослідницьких колективів [15, 28, 31, 38, 41] відомо, що високомолекулярні поліфосфати є

важливими компонентами не виключно мікроорганізмів, а майже всіх живих істот, які знаходяться на різних стадіях біологічної еволюції. Їх кількість накопичення і значення визначаються особливостями самого організму, але їх роль у багатьох процесах особливо вищих еукариот залишається все ще невідомою, тому дослідження останніх часів направлені на розкриття участі цих сполук у складних біохімічних механізмах організму людини і тварин.

Особливості будови та кількісний вміст неорганічних поліфосфатів. Поліфосфати є лінійними полімерами ортофосфорної кислоти, в яких фосфорні залишки зв'язані між собою фосфоангідридними зв'язками, які здатні до делокалізації енергії та виділення великої її кількості при гідролізі цих зв'язків (~36,8 кДж при рН 5). Отже поліфосфати є макроергічними сполуками, які відіграють важливу роль в біоенергетиці живих клітин. Тому поліфосфати, подібно нуклеозидфосфатам, можуть бути як донором, так і акцептором фосфатних груп. Кількість фосфатних залишків в молекулах поліфосфатів, які присутні в живих клітинах, може змінюватися від 3 до 1000 [1]. Довжина ланцюгів поліфосфатів значно варіює у одного і того ж організму в залежності від умов навколишнього середовища та стадії онтогенетичного розвитку [2, 3, 6].

В організмах живих істот поліфосфати знаходяться у вигляді солей різних іонів металів (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^{+} і

т.д.), тобто вони є резервом цих іонів і регулюють їх рівень у клітинах [18].

Поліфосфати мають чітко виражену здатність до утворення комплексів з різними речовинами, наприклад, з білками. Комплекси поліфосфатів з деякими білками мають важливе регуляторне значення.

При фарбуванні поліфосфатів основними барвниками, такими як метиленовий синій або тулуїдиновий синій, для їх розчинів спостерігається явище метахромазії. На підставі цього поліфосфати називають метахроматинними гранулами. Появу метахромазії обумовлює також зміна довжини ланцюга поліфосфату [27]. В окремих дослідженнях показано, що різне забарвлення в першу чергу залежить від концентрації поліфосфатів. Водночас з цим однією з причин метахромазії є також нелінійні зміни утворення моно-, ди- і тримерної форм барвника, асоційованого з поліфосфатами, при цьому в розчинах з низькою концентрацією полімеру і з відносно малою довжиною ланцюга домінують тримерні комплекси [9].

Поліфосфати зустрічаються в усіх групах організмів [14], однак найбільшим їх вмістом характеризуються бактерії, складаючи у деяких видів до 36% сухої маси. З підвищенням рівня організації вміст цих сполук різко знижується, так у нижчих еукаріот (дріжджів-сахароміцетів) їх вміст становить біля 20 % сухої маси, а у вищих рослин та вищих тварин – лише десяті або навіть соті долі проценту сухої маси їх клітин [7].

Поліфосфати бактерій. У бактерій, які належать до прокариот, існує декілька різних шляхів використання поліфосфатів в життєдіяльності клітини. У групи еволюційно древніх бактерій (пропіонові бактерії, мікрококи, тетракоки, мікобактерії) відбувається використання високомолекулярних поліфосфатів замість АТФ для фосфорилування глюкози у процесі гліколізу. У іншій групі пропіонових бактерій участь поліфосфатів знайдено в реакції на перших етапах окислення та розпаду глюкози, де вони утворюються замість АТФ, як у переважної більшості сучасних прокариот. Але такі специфічні реакції зустрічаються лише в обмеженій кількості видів бактерій і вважаються еволюційно древніми, що з часом модифікувались у біохімічні реакції сучасних бактерій.

Отже, більшість нині існуючих прокариот накопичують у волютинових гранулах осмотично інертні поліфосфати у комплексі з калієм, кальцієм та магнієм, які в першу чергу приймають участь в енергетичному метаболізмі клітини. Завдяки наявності таких ферментів, як поліфосфаткіназа і поліфосфат-АМФ-фосфотрансфераза поліфосфати залучені в регуляцію внутрішньоклітинної концентрації АТФ та інших нуклеозидфосфатів, а поліфосфатглюкокіназа використовує поліфосфати замість АТФ в реакціях трансфосфорилування.

З іншого боку поліфосфати розглядаються як резерв фосфату, який завжди необхідний бактеріальній клітині для переживання стрес-умов, коли в середовищі існування може спостерігатися дефіцит фосфату. Перетворення резервних поліфосфатів у необхідні форми ортофосфату, які потім використовуються як будівельний матеріал для різних клітинних структур, головним чином – нуклеїнових кислот, здійснюється за допомогою ферменту екзополіфосфатази. Ще однією функцією поліфосфатів в бактеріальних клітинах є участь у мембранному транспорті, завдяки тому, що вони залучені до формування своєрідних каналоподібних мембранних структур, через які відбувається транспорт іонів та окремих фрагментів ДНК (плазмід) при передаванні певної інформації від однієї бактеріальної клітини іншій для придбання нових властивостей та підвищення резистентності, вірулентності та життєвої стійкості в цілому [7].

Крім перерахованих функцій у бактерій поліфосфати причетні до експресії генів [17], зокрема залучені в регуляцію синтезу РНК-полімерази [25], відповідальної за транскрипцію більш ніж 50 генів, продукти яких забезпечують стійкість до голодування, теплових впливів, окиснювальних, осмотичних та інших стресових умов, а також адаптацію в стаціонарній стадії росту [20, 24].

Певні бактерії здатні майже необмежено накопичувати в своїх клітинах поліфосфати з ортофосфатів навколишнього середовища. Такі їх можливості широко використовуються для очищення водоймищ та міських господарсько-побутових стоків від сполук, що містять фосфат, наприклад, миючих засобів. Вперше бактеріальна очистка стічних вод була запропонована ще в 1865 р. А. Мюлером [1]. На сьогоднішній день даний спосіб є загальноприйнятим.

Отже поліфосфати прокариот приймають участь у метаболічних процесах, структурній регуляції їх обміну речовин, транспорті іонів і генетичних елементів через клітинну мембрану, в цілому підвищуючи життєздатність організму.

Поліфосфати нижчих еукаріот. Клітини еукаріот у порівнянні з прокариотами мають більш складну структуру. Велика кількість досліджень з ролі поліфосфатів була проведена на дріжджах. Спочатку вважалось, що більшість цих полімерів розташована у вакуолях [13, 30], однак стало відомо, що вони локалізовані і в інших клітинних компартментах: в ядрі [19, 28], мітохондріях [21, 23], плазматичних мембранах [39], лізосомах [36]. В роботах Кулаєва І.С. та співав. [7, 8] показано, що в кожній органелі дріжджів та інших грибів присутня своя фракція поліфосфатів з певною довжиною ланцюга. При цьому в кожній органелі нижчих еукаріот існує свій набір ферментів, що зв'язує обмін поліфосфатів в першу чергу з процесами, характерними саме для даної органели. Наприклад, в ядрі біосинтез поліфосфатів пов'язаний із біосинтезом РНК, в мітохондріях він залежить від біосинтезу АТФ, в клітинній оболонці – пов'язаний із синтезом одного з головних її полісахаридних компонентів – манану [12]. В мембранах деяких органел, у тому числі мітохондрій та вакуолей, поліфосфати входять до складу комплексів з полі- β -оксімасляною кислотою, регулюючи транспорт іонів та водорозчинних речовин [39, 40].

Аналіз активності ферментів, задіяних у поліфосфатному обміні дріжджів показав, що окрім участі поліфосфатів в специфічних для кожної органели процесах, найбільш важливою функцією поліфосфатів у дріжджів все ж таки є його накопичення у осмотично інертній формі [22]. Накопичення відбувається майже у всіх органелах, однак має певні особливості, а ферменти – екзополіфосфатази, залучені до цього процесу, відрізняються один від одного за специфічністю та рядом фізико-хімічних властивостей, отже в цілому поліфосфатний обмін є унікальним процесом для кожної органели.

В дослідженнях на *Acremonium chrysogenum* показано, що підчас синтезу грибами-продуцентами антибіотичної речовини – цефалоспорину С, кількість довголанцюгових поліфосфатів знижується, тоді як коротколанцюгових навпаки збільшується. Це свідчить про участь поліфосфатів у синтезі цефалоспорину С в якості джерела енергії [4.]

Останнім часом значної уваги дослідників заслуговують питання впливу різних екстремальних факторів (зокрема біоцидів, теплового шоку, тощо) на вміст поліфосфатів у мікроскопічних міцеліальних грибів-деструкторів родів *Penicillium*, *Aspergillum*, *Acrimonium* та ін. яким притаманна широка амплітуда адаптаційних реакцій, а також питання участі саме цих біополімерів у

формуванні механізмів адаптації до різноманітних стрес-впливів [10].

Практично всі дослідники погоджуються, що у нижчих еукаріот, існування яких в значній мірі залежить від умов навколишнього середовища, високомолекулярні поліфосфати приймають участь у метаболічному структурному контролі обміну речовин.

Поліфосфати рослин. Незважаючи на те, що поліфосфати були виявлені як у нижчих [5], так і в багатьох тканинах вищих рослин, дуже мало відомо про їх обмін в цих організмах. Поліфосфат-метаболізуючі ферменти зустрічаються в багатьох вищих рослинах [19, 34, 35], проте далеко не завжди вони проявляють помітну активність. Слід зазначити, що роль резерву фосфатів в рослинах належить не поліфосфатам, а фітину (кальцієво-магнієва сіль інозитфосфорної кислоти), який утворюється у великих кількостях під час дозрівання насіння, паралельно з накопиченням запасних речовин таких як крохмаль і ліпіди [11]. Подібний резерв фосфатів та наявність хлорофілу створює додаткові труднощі для ідентифікації та вивчення поліфосфатів в рослинах. Кількість поліфосфатів в тканинах вищих рослин зазвичай мала і залежить від певних етапів розвитку. Так, наприклад, досить велика кількість поліфосфатів накопичуються на ранніх стадіях дозрівання насіння бавовнику [5], досягаючи при цьому 10% загального фосфору, що перевищує вміст фосфору у складі фітину більш ніж у два рази.

Поліфосфати тварин. Організація тварин значно ускладнена відносно організації прокариот і нижчих еукаріот, отже функції поліфосфатів у цих істот також зазнали сильних змін по відношенню до менш організованих організмів. Хоча перші відомості наявності поліфосфатів в клітинах ссавців отримані ще в 80-90-х роках минулого століття [17], метаболізм цього біополімеру у вищих еукаріот досі мало вивчений. Одна з причин цього полягає в дуже малих кількостях поліфосфатів у клітинах тварин. Концентрації поліфосфатів коливаються в діапазоні від 10 до 100 мкм, в той час як довжина ланцюга може становити від 100 до 1000 залишків [21].

Дослідження ролі поліфосфатів у тварин різних таксономічних груп носять доволі фрагментарний характер. Поліфосфати досліджувалися у комах [22], амфібій [43] і звичайно ж на самих різних органах і тканинах ссавців і людини [21].

Вміст поліфосфатів та активність екзополіфосфатаз в різних тканинах ссавців відрізняється, а також змінюється в ході розвитку і старіння організму [26]. Так, наприклад, рівень поліфосфатів у головному мозку щурів збільшується в шість разів одразу після народження, і максимальний рівень поліфосфатів спостерігався в мозку у 12 місячних тварин, а у дорослих особин загальний вміст поліфосфатів знижується до 50%. Це зниження концентрації поліфосфатів пояснюється зменшенням кількості нерозчинних довголанцюгових поліфосфатів. Кількість розчинних, довголанцюгових поліфосфатів істотно не змінюється в процесі старіння. У печінці щурів вікові зміни у вмісті поліфосфатів виражені менше, проте на ранніх стадіях регенерації печінки спостерігався взаємозв'язок поліфосфатів та синтезу РНК [27], що можна пояснити участю цих полімерів у регуляції генетичної активності та синтезу РНК, як складових хроматину клітинних ядер.

Високим вмістом поліфосфатів у людей характеризуються молоді формуючі кісткову тканину елементи – остеобласти, причому активність екзополіфосфатази в остеобластах набагато вище, ніж в інших клітинах і тканинах ссавців. Дослідження поліфосфатного обміну на культурі остеобластів показали, що даний полімер

може виступати в якості інгібітору мінералізації кісткової тканини [42].

В системі крові у людей поліфосфати відіграють ключову роль в процесах коагуляції. Тромбоцити людини містять велику кількість неорганічних поліфосфатів, які виділяються активованими тромбоцитами і характеризуються прокоагулянтними властивостями [44], впливаючи на фібринолітичну систему, активацію фактора V і структуру фібрину. Таким чином, поліфосфати прискорюють згортання крові та сприяють утворенню згустку як у фізіологічно нормальних умовах, так і у пацієнтів з гемофілією А і В. Поліфосфати також значно скорочують час згортання плазми, яка містить різні антикоагулянти, у тому числі гепарин, еноксапарин (низькомолекулярний гепарин), аргатробан (прямий інгібітор тромбіну) [45]. Поліфосфати є нестійкими в крові чи плазмі через присутність в даних рідинах фосфатаз.

Поліфосфати також приймають участь в регуляції тону судин і серцевої діяльності. Зокрема, диаденін-поліфосфати демонструють вазодилаторні властивості, які пов'язані з активацією синтезу окиси азоту (NO) і простагліну (PGI₂). Окрім того, у субмікромолярних концентраціях диаденін-поліфосфати викликають зменшення частоти серцевих скорочень. Така дія реалізується через K⁺_{АТР}-канали, що спряжені з P₁ і P₂ пуринергічними рецепторами, а також зі специфічними до диаденозинполіфосфатів рецепторами, що знаходяться в плазматичній мембрані кардіомиоцитів [29]. У зв'язку з цим припускається, що порушення метаболізму диаденозинполіфосфатів може бути однією з важливих ланок у розвитку гіпертензії та інших патологій серцево-судинної системи.

Окрім вмісту в клітинах, поліфосфати також присутні у позаклітинному просторі – в плазмі та сироватці крові людини. Концентрація нерозчинних довголанцюгових поліфосфатів в безклітинній фракції крові значно нижчі, ніж в людських мононуклеарних клітинах периферичної крові та еритроцитах. Поки складно сказати синтезуються поліфосфати в плазмі або з'являються в ній в результаті лізису еритроцитів [45].

У дослідженні ініційованого апоптозу людських лейкоцитів показано, що вміст поліфосфатів істотно не змінюється, спостерігається лише деградація довголанцюгових поліфосфатів. Тоді як дослідження лейкоцитів клітин показало, що в початковому стані в них містяться довголанцюгові поліфосфати (близько 150 залишків) і коротколанцюгові (25-45 залишків). При апоптозі клітин довголанцюгові поліфосфати зникають одночасно з фрагментацією ДНК. Це вказує на те, що поліфосфати можуть бути залучені до процесів апоптозу, впливаючи на стабільність ДНК-білкових комплексів або регулювання діяльності нуклеази [42].

Запуск апоптозу за допомогою поліфосфатів спостерігали у мієломних і лімфоїдних клітинних лініях. В мієломних клітинних лініях поліфосфати індукували екстерналізацію фосфатидилсерину із внутрішнього цитозольного шару мембрани на зовнішній, а також активували каспазу-3 і зупиняли клітинний цикл. У фізіологічно нормальних В-, Т-клітин та мононуклеарних клітин крові подібне явище не спостерігалось [26].

Таким чином, наведені дані з вивчення ролі поліфосфатів у організмі тварин, незважаючи на їх фрагментарність та розрізненість, свідчать про важливість подальшого дослідження функцій цих полімерів у тварин, оскільки вже зрозуміло, що поліфосфати є важливим регуляторним фактором нормального протікання процесів клітинної проліферації і диференціювання особливо в кістковій та мозковій тканині; коагуляції та фібринолізу; апоптозу ракових клітин, тощо.

Промислове використання і екологічна значущість. Синтетичні поліфосфати використовуються в харчовій промисловості в якості каталізаторів, емульгаторів і стабілізаторів. За своєю природою поліфосфати (добавка Е 452) є інгібіторами і можуть сповільнювати хімічні реакції. Завдяки цій властивості вони і використовуються в харчовій промисловості в якості добавок в таких продуктах, як фруктові соки і консервовані продукти. Їх використовують для того, щоб запобігти зміні кольору і зберегти смак. Поліфосфати використовуються також при консервуванні шинки, маринуванні овочів, як стабілізатори емульсії в сироварінні, і для утримання вологості в швидкозаморожених продуктах [16]. Функціональність поліфосфатів для цих цілей сильно залежить від їх вологозв'язуючої здібності і буферної ємності, які визначаються довжиною поліфосфатного ланцюга. Промислові поліфосфати – це суміші поліфосфатів з різними довжинами ланцюгів.

Поліфосфати широко використовуються в інших видах промисловості як інгібітори корозії, для знежирення волокон, пом'якшення води в миючих засобах, зокрема в пральних порошках і милах, з огляду на це гостро постає питання про їх вплив на екосистему та здоров'я людини.

Заключення. Поліфосфати є невід'ємними компонентами клітин всіх царств живих організмів, однак реалізація їх біологічних функцій в ряду від мікроорганізмів до вищих еукаріот значно змінювалась в процесі еволюції.

У примітивних організмів поліфосфати відігравали найважливішу функцію в біоенергетиці клітини. У подальшому ця функція була передана більш енергоєфективній сполуці – АТФ. У більшості сучасних прокариот та нижчих еукаріот, які є найбільш залежними від умов свого оточення, поліфосфати виконують роль резерву фосфату та енергії, який дає можливість швидко переходити з інертної фази розвитку до активного росту та розмноження навіть в умовах стресу різної природи.

Високоорганізовані організми зберігають за поліфосфатами функції генетичного і структурного регулювання багатьох фізіологічних процесів, наприклад, мембранного транспорту, експресії генів, активації ферментів, коагуляції крові, тощо. Цілком можливо, що більшість з процесів, у регуляції яких приймають участь поліфосфати, все ще залишається за межами сучасних та є матеріалом для подальших досліджень.

1. Бертокс П., Радд Д. Стратегия защиты окружающей среды от загрязнений. – М.: Мир, 1980. 2. Вагабов В.М., Трилисенко Л.В., Кулаев И.С. Зависимость длины цепи неорганических полифосфатов от содержания ортофосфата в среде у дрожжей // Биохимия. – 2000. – Т. 65(3). – С. 414-420. 3. Вагабов В.М., Трилисенко Л.В., Щипанова И.Н., Сибельдина Л.А., Кулаев И.С. Изменение длины цепи неорганических полифосфатов в зависимости от стадии роста *Saccharomyces cerevisiae* // Микробиология. – 1998. – Т.67. – С. 193-198. 4. Валиахметов А.Я., Трилисенко Л.В., Вагабов В.М. та ін. Динамика содержания неорганических полифосфатов при синтезе цефалоспорина С у *Aspergillum chrysogenum* // Прикладная биохимия и микробиология. – 2010. – Т. 46, № 2. – С. 198-204. 5. Валиханов М.Н., Бекназаров В.О., Игамназаров Р.П. Изучение возможной роли полифосфатов как источников фосфатного питания для хлопчатника // Физиология растений. – 1980. – Т. 227. – С. 296-300. 6. Кулаев И.С., Вагабов В.М. Влияние условий выращивания на обмен неорганических полифосфатов и некоторых других фосфорных соединений у *Scenedesmus obliquus* // Биохимия. – 1967. – Т. 32. – С. 253-260. 7. Кулаев И.С., Вагабов В.М., Кулаковская Т.В. Высокомолекулярные неорганические полифосфаты: биохимия, клеточная биология, биотехнология. – М., 2005. 8. Личко Л.П., Кулаковская Т.В., Кулаев И.С. Неорганические полифосфаты и экзополифосфатазы различных компартментов клеток *Saccharomyces cerevisiae* // Биохимия. – 2006. – Т. 71, вып. 11. – С. 1445-1450. 9. Мартынюк В.С., Громозова Е.Н., Лукьяненко И.В., Цейслер Ю.В. Вариабельность оптических свойств метиленового синего в растворах неорганического полифосфата натрия как одна из причин метаромазии // Физика живого. – 2010. – Т. 18, № 2. – С. 41-46. 10. Смирнов В.Ф., Перцева А.Д., Абзалова Ю.Р. Содержание неорганических полифосфатов у микромицетов-деструкторов полимерных материалов в условиях теплового шока // Микология и фитопатология. – 2003. – Т. 37, вып. 1. – С. 83-86. 11. Соболев А.М. Распространение, образование и использо-

вание фитина у высших растений // Успехи биологической химии – 1962. – Т. 4. – С. 248-265. 12. Циоменко А.Б., Вагабов В.М., Августин И., Кулаев И.С. О взаимосвязи обмена неорганических полифосфатов и маннана у дрожжей // Докл. АН СССР. – 1974. – Т. 215. – С. 478-480. 13. Шабалин Ю.А., Вагабов В.М., Циоменко А.Б., Землянухина О.А., Кулаев И.С. Изучение полифосфаткиназной активности в вакуолях дрожжей // Биохимия. – 1977. – Т. 42 (9). – С. 1642-1648. 14. Beauvoit B., Rigonlet M., Guerin B., Canioni P. Polyphosphates as a source of high energy phosphates in yeast mitochondria: a P-NMR study // FEBS Lett. – 1989. – Vol. 252. – P. 17-22. 15. Bobyk M.A., Afinogsnova A.V., Dubinskaya M.V., Lambina V.A., Kulaev I.S. Detection of polyphosphates and enzymes of polyphosphate metabolism in *Bdellovibrio bacteriovorus* // Zentralbl. Bacteriol. Microbiol. Hyg. – 1980. – Vol. 135. – P. 461-466. 16. Feng Hui, Xue Chang-hu, Gao Rui-chang and etc. Effect of polyphosphate hydrolysis on properties of frozen *Tilapia* muscle // Science and Technology of Food Industry. – 2008. – Vol. 9. – P. 17. 17. Gabel N. W., Thomas V. Evidence for the occurrence and distribution of inorganic polyphosphates in vertebrate tissues // J. Neurochem. – 1971. – Vol. 18. – P. 1229-1242. 18. Griffiths E.J., Halestrap A.P. Polyphosphate metabolism in the perfused heart and isolated heart mitochondria and its role in regulation of mitochondrial function by calcium // J. Biochem. – 1993. – Vol. 290. – P. 489-495. 19. Jungnickel F. Significance of repressible polyphosphate phosphohydrolases in yeast and higher plants. In Proceedings of Reaction Mechanisms and Control Properties of Phosphotransferases // Joint Biochemical Symposium USSR-DDR, Renhardsbrunn Akademie-Verlag, Berlin. – 1973. – P. 87-91. 20. Kim K.S., Rao N.N., Fraley C.D., Kornberg A. Inorganic polyphosphate is essential for long-term survival and virulence factors in *Shigella* and *Salmonella* spp // Proc Natl Acad Sci USA. – 2002. – Vol. 99. – P. 7675-7680. 21. Kornberg A. Inorganic polyphosphate: a molecule of many functions / In Schröder H.C. and Müller W.E.G. (Eds), Inorganic Polyphosphates. Biochemistry, Biology, Biotechnology, Progress in Molecular and Subcellular Biology (Special Issue). – 1999. – Vol. 23, Springer-Verlag, Berlin. – P. 1-19. 22. Kulaev I.S., Rozhanets V. V., Kobylanskii A., Filippovich Yu.V. Inorganic polyphosphates in insects // Evol. Biochem. Fiziol. – 1974. – Vol. 10. – P. 147-165. 23. Kumble K.D., Kornberg A. Inorganic polyphosphate in mammalian cells and tissues // J. Biol. Chem. – 1995. – Vol. 270. – P. 5818-5822. 24. Kuroda A., Tanaka S., Ikeda T. and etc. Inorganic polyphosphate kinase is required to stimulate protein degradation and for adaptation to amino acid starvation in *Escherichia coli* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1999. – Vol. 96. – P. 14264-14269. 25. Kusano S., Ishihama A. Functional interaction of *Escherichia coli* RNA polymerase with inorganic polyphosphate // Genes Cells. – 1997. – Vol. 2. – P. 433-441. 26. Lorenz B., Munkner J., Oliveira M.P. and etc. Changes in metabolism of inorganic polyphosphate in rat tissues and human cells during development and apoptosis // Biochim. Biophys. Acta. – 1997. – Vol. 1335. – P.51-60. 27. Mansurova S. E., Shama A. M., Sokolovskii Y.V. and etc. High-molecular polyphosphates of rat liver nuclei. Their function during liver regeneration // Dokl. Akad. Nauk SSSR. – 1975. – Vol. 225. – P. 717-720. 28. Müller F., Mutch N.J., Schenk W.A. and etc. Platelet polyphosphates are proinflammatory and procoagulant mediators in vivo // Cell. – 2009. – Vol. 139(6). – P. 1143-1156. 29. Nicholas A. Flores, Brigitte M. Stavrou, Desmond J. Sheridan The effects of diadenosine polyphosphates on the cardiovascular system // Cardiovascular Research. – 1999. – vol. 42. – P. 15-26. 30. Ogawa N., DeRisi J., Brown P.O. New components of a system for phosphate accumulation and polyphosphate metabolism in *Saccharomyces cerevisiae* revealed by genomic expression analysis // Mol. Biol. Cell. – 2000. – Vol. 11. – P. 4309-4321. 31. Ogawa N., Tzeng C.M., Fraley C.D., Kornberg A. Inorganic polyphosphate in *Vibrio cholerae*: genetic, biochemical, and physiologic features // J. Bacteriol. – 2000. – Vol. 182. – P. 6687-6693. 32. Ohtomo R., Sekiguchi Y., Kojima T., Saito M. Different chain length specificity among three polyphosphate quantification methods // Anal Biochem. 2008. – Vol. 15. – P. 383(2):210-6. 33. Pennill R., Griffin J.B. Studies of phosphorus metabolism by isolated nuclei. IV. Formation of polyphosphate // Biochim. Biophys. Acta. – 1964. – Vol. 90. – P. 429-435. 34. Pierpoint W. S. The phosphatase and metaphosphatase activities of pea extract // Biochem. J. – 1957. – Vol. 65. – P. 67-76. 35. Pierpoint W. S. The phosphoesterase of pea plants (*Pisum sativum* L.) // Biochem. J. – 1957. – Vol. 67. – P. 644-657. 36. Pisoni R.L., Lindley E.R. Incorporation of [32-P] orthophosphate into long chains of inorganic polyphosphates within lysosomes of human fibroblasts // J. Biol. Chem. – 1992. – Vol. 267. – P. 3626-3631. 37. Rao N.N., Gomez-Garcia M.R., Kornberg A. Inorganic polyphosphate: essential for growth and survival // Annu Rev Biochem. – 2009. – Vol. 78. – P.605-647. 38. Rashid M.H., Kornberg A. Inorganic polyphosphate is needed for swimming, swarming, and twitching motilities of *Pseudomonas aeruginosa* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2000. – Vol. 97. – P. 4885-4890. 39. Reusch R.N. Poly-beta-hydroxybutyrate/calcium polyphosphate complexes in eukaryotic membranes // Roc. Soc. Exper. Biol. Med. – 1989. – Vol. 191. – P. 377-381. 40. Rodriguez, R.J. Polyphosphate present in DNA preparation from filamentous fungal species of *Colletrichum* inhibits restriction endonucleases and other enzymes // Anal. Biochem. – 1993. – Vol. 209. – P. 291-297. 41. Ruiz F.A., Lea C.R., Oldfield E., Docampo R. Human platelet dense granules contain polyphosphate and are similar to acidocalcisomes of bacteria and unicellular eukaryotes // J Biol Chem. – 2004. – Vol. 279. – P. 44250-44257. 42. Schröder H.C., Kurz L., Müller W.E.G., Lorenz B. Polyphosphate in bone // Biochemistry. – 2000. – Vol. 65. – P. 296-304. 43. Shiokawa K., Yamano Y. Demonstration of

polyphosphate and its possible role in RNA synthesis during early development of rana japonica embryos // Exp. Cell. Res. – 1965. – Vol. 38. – P. 180–192. 44. Smith S.A., Morrissey J.H. Polyphosphate as a general procoagulant agent // J Thromb Haemost. 2008b; – Vol. 6. – P. 1750–1756.

45. Smith S.A., Mutch N.J., Baskar D. and etc. Polyphosphate modulates blood coagulation and fibrinolysis // Proc Natl Acad Sci U S A. 2006; – Vol. 103. – P. 903–908.

Надійшла до редакції 14.11.11

УДК 597.42/55(282.247.32)

Н. Глотова, студ., Ю. Куцоконь, канд. біол. наук,
А. Подобайло, канд. біол. наук

РОЗПОДІЛ ДРІБНОРОЗМІРНОГО РИБНОГО НАСЕЛЕННЯ НА МІЛКОВОДДЯХ РІЧКИ УДАЙ НПП "ПИРЯТИНСЬКИЙ"

Виявлено 15 видів дрібнорозмірного рибного населення на мілководдях річки Удай (басейн Дніпра) в межах НПП "Пирятинський". В уловах домінує гирчак європейський *Rhodeus amarus* (Bloch, 1782) (54,3%), а найпоширенішим видом є плітка звичайна *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), яка присутня у 8 точках з 10 досліджених.

There are 15 species of the small-sized fish populations in shallow waters of the river Uday (Dnieper basin) with in the NNP "Pyryatynsky". In the catch dominated bitterling *Rhodeus amarus* (Bloch, 1782) – 54,3 %, and most common species is the roach *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), which is present in 8 points of 10 examined.

Вступ. Національний природний парк (НПП) "Пирятинський" створений з метою збереження унікальних еталонних природно-ландшафтних та історико-культурних комплексів басейну середньої течії річки Удай і для організації збалансованого використання цих комплексів. Він розташований у північно-західній частині Полтавської області на території Пирятинського району в адміністративних межах Давидівської, Сасенівської, Березоворудської, Каплинцівської, Харківецької, Дейманівської, Великокручанської, Грабарівської, Олександрівської сільських рад та Пирятинської міської ради. Географічні координати парку: 50°15' пн. ш. 32°31' сх. д.

Річка Удай – права притока Сули. Її довжина 324 км. Протікає в межах Чернігівської та Полтавської областей. Меліоративні роботи ХХ ст. не торкнулися долини Удаю, тому тут збережена в природному стані заплавна система, яка подекуди сягає 2 – 3 км в ширину. В місцях проведення досліджень дно піщано-мулисте, течія повільна.

З геоботанічної точки зору, найпоширенішими для Удаю в межах НПП "Пирятинський" є угруповання з домінуванням очерету звичайного (*Phragmites australis*). Значні площі водної поверхні зайняті угрупованнями з домінуванням різних видів рдестів (*Potamogeton pectinatus*, *P. crispus*, *P. natans* та ін.), водопериці колосистої (*Myriophyllum spicatum*), тіпорізу алоевидного (*Stratiotes aloides*), жабурника звичайного (*Hydrocharis morsus-ranae*).

Матеріали і методи. Дослідження проводили в липні – серпні 2011 року на р. Удай в межах Пирятинського району Полтавської обл. від с. Кроти до с. Дейманівка. Досліджена ділянка має довжину 65 км. Глибина в районі досліджень – 1 – 5 м, лови проводили на глибинах до 2 м мальковою волокушею довжиною 6 м із вічком 5 мм. Всього досліджено 575 особин. Проби були відібрані в 10 точках (рис.1).



Рис. 1. Місця проведення ловів на р. Удай в Пирятинському р-ні:

1 – Кейбалівка, 2 – Кроти, 3 – Гурбенці, 4 – Леляки, 5 – Повстин, 6 – М. Круча, 7 – О. Масальський, 8 – Калиновий міст, 9 – Дейманівка, 10 – В. Круча

Для кожної точки було підраховано відсоткове співвідношення видів за кількістю особин. Крім того, ми підраховували фреквенцію (F) для кожного виду, тобто відсоток точок, в яких вид присутній. Ця величина широко використовується в подібних публікаціях закордо-

ном (Kosco, 2007). Також визначено відсотки кожного виду від загальної кількості особин (D). Визначали розмір і масу кожної особини.

Результати та їх обговорення. Досліджені риби належать до 15 видів і до 6 родин (табл.1).