



Т.С. ЛЕБЕДЕВА, К.М. СЫТНИК

***Пигменты
растительного
мира***



Н. УЧНО-ПОПУЛЯРНАЯ ЛИТЕРАТУРА



І. С. ЛЕБЕДЕВА, К. М. СЫТНИК

Пигменты растительного мира



Киев Наукова думка 1986

Нас окружает мир красок.
Природа — этот гениальный
художник — создала поразительно
разнообразную, яркую цветовую
гамму. Какие вещества
вызывают богатейший спектр
красок у растений?

О многогранной роли
растительных пигментов —
хлорофиллов, каротиноидов,
антоцианов, фикобилинов, об их
строении и свойствах, о влиянии
на них окружающей среды
рассказывает эта книга.
Для широкого круга читателей.



1

Ответственный редактор
доктор биологических наук
Е. Г. СУДЬИНА

Рецензенты

доктор биологических наук
С. П. ВАССЕР,

кандидат биологических наук
Д. М. ГОЛДА



2

Редакция
научно-популярной литературы

Заведующий редакцией
А. М. Азаров

Л $\frac{2004000000-293}{M221(04)-86}$ 350-86

© Издательство «Наукова думка»,
1986

3





4

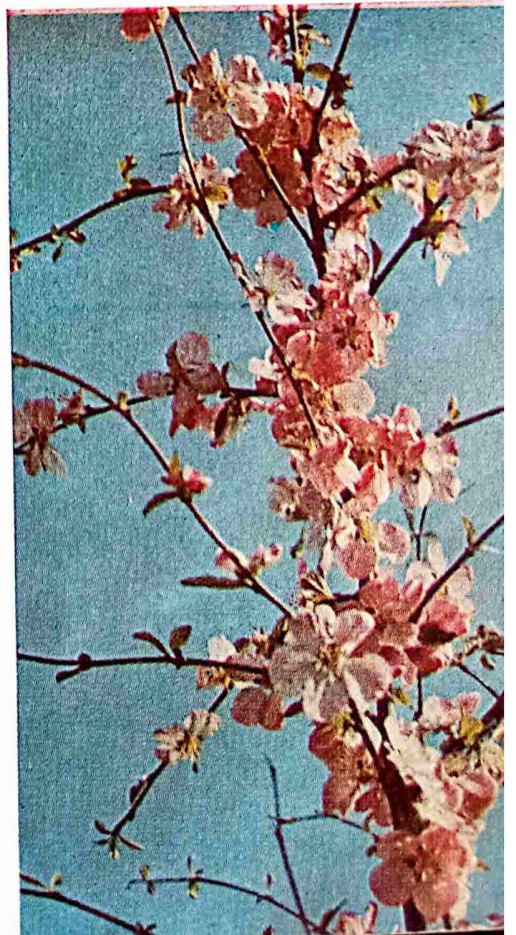


5

Пигменты

6

7

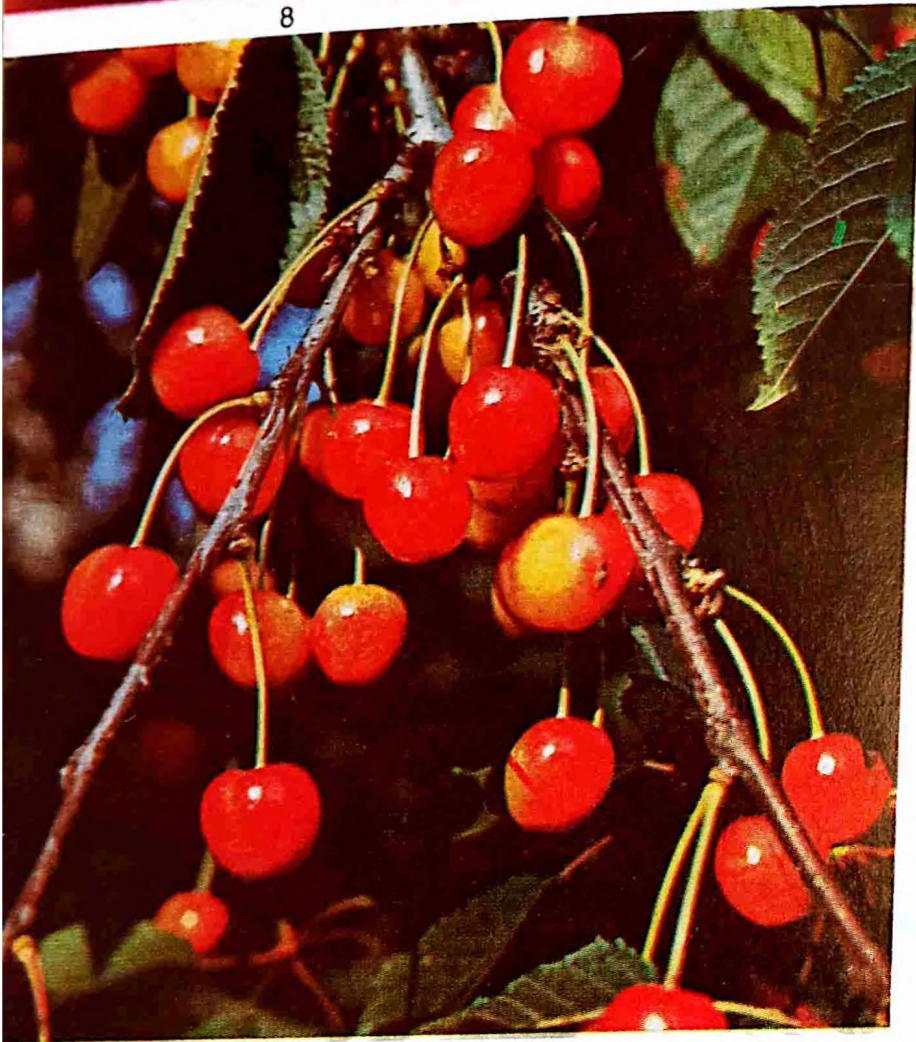




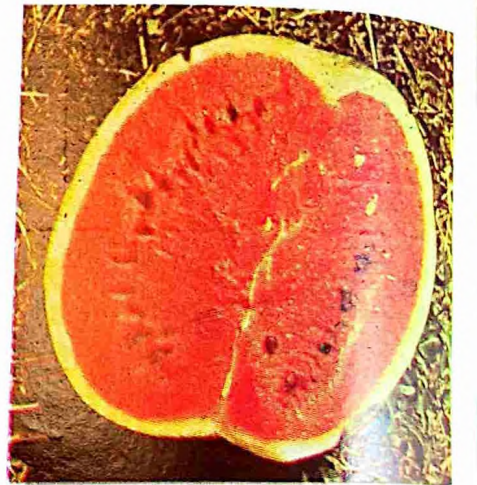
8

9

10

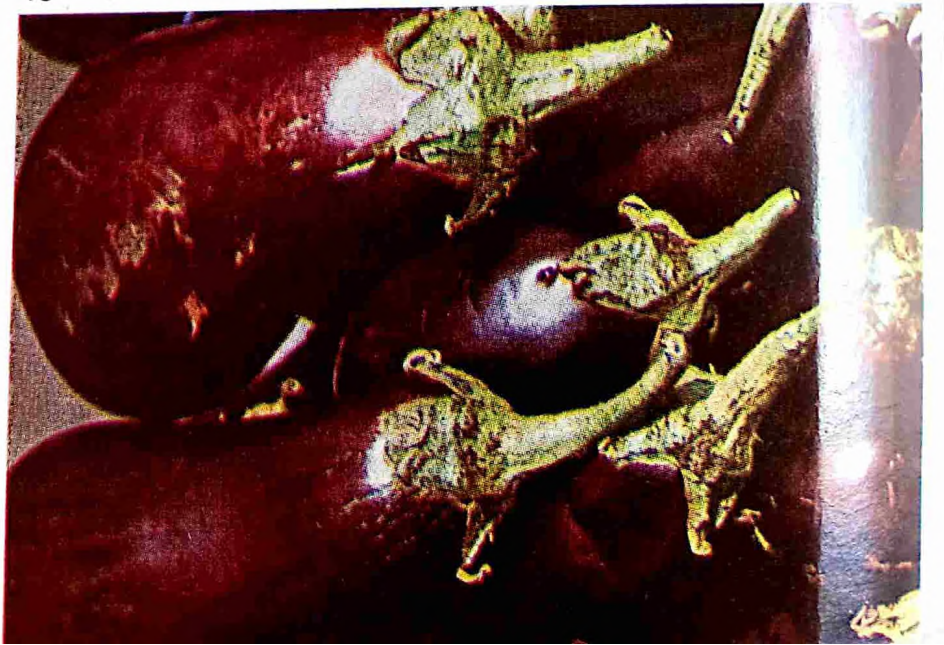


11



12

13





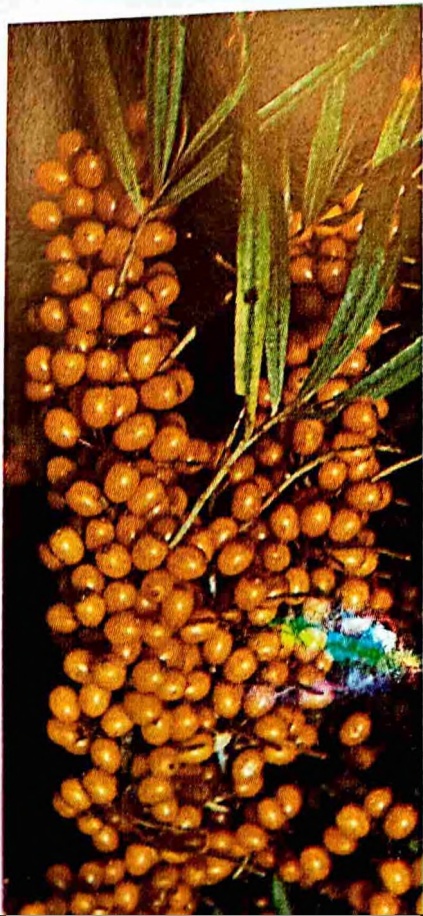
14



15

растительного

16



17



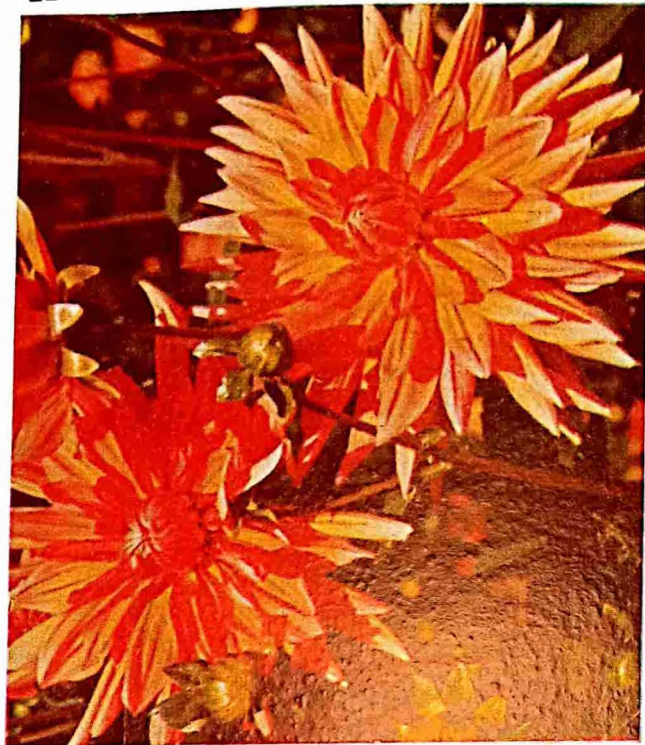


22

23



24



25





Иногда себя спрашивасшь,
почему мир предстает перед нами
в таком причудливом живописном
уборе, почему снег белый, почему
листья деревьев зеленые...

И все это потому, что вещества
очень странно ведут себя
по отношению к электромагнитным
волнам, в частности к световым
волнам, поглощая или отражая их
целиком или частично, посылая их
нам с разными частотами,
и открывают перед нами
восхитительный спектакль этого,
родного нам мира, в котором
зрительные впечатления так
разнообразны.

А. Дюкрок

Введение

Цветной мир прекрасен. Окружая нас повсюду, цвет несет в себе неиссякаемый источник радости, звонкую поэзию жизни.

Часто мы и не замечаем сияющей красоты окружающего мира. Она привычна, естественна. В жизни человека цвет — это та действительность, которая ему сопутствует каждодневно, то радуя, то печалая его.

На протяжении многих веков люди пытались проникнуть в тайны цвета, понять его происхождение, возникновение, восприятие, влияние на них.

Гете писал, что «все живое стремится к цвету». Человек ощущает цвет всем своим существом — не только зрительно, но и слухом, обонянием, вкусом. Если действительно цвет создан для красоты, то красота — это необходимость для человека, ибо природа говорит с нами языком цвета, звука, запаха.

Для многих людей и звуки имеют ярко выраженную окраску (особенно в детстве). Это нашло отражение в цветомузыке. Для А. Блока разные периоды жизни «окрашивались» в свой цвет: детство, юность — сине-розовый, вихри революции грезилась ему в лиловых и снежно-белых тонах; позже в его лирике соседствуют черный и желтый цвета.

Восприятие цвета — сложный психологический процесс. Различные цвета дают разное впечатление или ощущение — холода или тепла. Светлые цвета кажутся более веселыми, темные — печальными. Не случайно усталый человек стремится в лес, горы, на море, где зеленые, голубые тона приносят успокоение.

При виде того или иного цвета в памяти человека возникают ассоциации с чем-то знакомым. Синий или голу-

бой напоминают о небе и морских просторах, вызывают состояние покоя; желтый и оранжевый ассоциируются с солнцем, теплом, закатом. Цветки кактуса окрашены в теплые тона — они будят ассоциации со знойным югом, пустыней. Красный цвет — цвет действия — возбуждает. Зеленый — цвет растительного мира, мира, в котором живет человек, — это цвет физического равновесия. Максимальна чувствительность глаза к зеленому цвету, который находится в середине спектра, между сине-фиолетовым и красным. Он успокаивает, дает отдых уму.

Цвет вещества зависит от длины волны лучей света, которые попадают в глаз после взаимодействия с веществом. Большинство предметов в природе несамосветящиеся, т. е. собственного света не излучают, а видим мы их благодаря освещению солнцем или другими источниками света.

Разнообразие красок и их сочетаний в окружающей нас природе, в частности в царстве растений, меняется в зависимости от времени года, состояния погоды, периода суток, химического состава, фазы онтогенетического развития растений и т. п.

Окрашенные вещества растений — пигменты — не просто обуславливают окраску, но участвуют в жизнедеятельности растительного организма. Большинство пигментов — активные метаболиты растительной клетки.

Естественные органические красители употребляли уже в очень давние времена, главным образом для окраски тканей и подкрашивания пищевых продуктов. Искусственные красители, полученные на основе анилина, открытого и синтезированного в XIX в., оказались экономически выгоднее и постепенно вытеснили растительные пигменты. Но в последнее время вновь возник интерес к естественным растительным красителям: некоторые синтетические краски оказались вредными для здоровья человека. Растительные красители — пигменты — используют как физиологически активные лечебные вещества, пищевые красители, органические реактивы, индикаторы, дезодоранты и антиоксиданты, фармацевтические препараты. Возможность использования в пищевой промышленности пигментов как красителей обуславливается не только их природой, но и реакцией на различные физические и химические воздействия — нагревание, кипячение, охлаждение, кислую и щелочную среды, растворы сахара, соли, влияние воздуха, света, качества тары, консерванты и т. д.

Широкое научное исследование растительных пигментов, возможности их использования — неотложная народ-

нохозяйственная задача. Но успешно решить ее можно только при условии создания сырьевой базы. Изучение растений, содержащих различные пигменты, необходимо расширять с целью увеличения возможности их использования в народном хозяйстве. Сырьем должны быть дешевые, но сохраняющие все необходимые качества отходы производства.

Пигменты сосредоточены в различных органах растений. В частности, в корнях, корнеплодах, корневищах находятся они у моркови (*Daucus L.*), свеклы (*Beta L.*), марены (*Rubia L.*), восточной алканы (*Alkanna orientalis (L.) Boiss.*) и др. Из листьев индигоферы красильной (*Indigofera tinctoria L.*), вайды красильной (*Isatis tinctoria L.*) получают индиго, из лавзонии невооруженной (*Lawsonia inermis L.*) — хну; молодая листва дуба красильного (*Quercus tinctoria (L.) Bartr.*), осенние листья дикого винограда (*Parthenocissus Planch.*) также служат источником красящих веществ. Многие антоциановые красители находятся в плодах, ягодах. Например, из плодов барбариса амурского (*Berberis amurensis Rupr.*) получают красный краситель, применяющийся в кондитерской промышленности. Из оболочки семян тропического кустарника биксы аннатовой (*Bixa orellana L.*) извлекают краситель орлеан, который используют для подкрашивания в оранжевый цвет масла, сыра и других пищевых продуктов.

Цветки (лепестки, рыльца и другие части) обычно окрашены наиболее ярко. К красным и желтым красителям, сконцентрированным в цветках, относятся пигменты сафлора красильного (*Carthamus tinctorius L.*). Они используются в пищевой (для подкрашивания продуктов) и текстильной промышленности. Заметим, что промышленное получение красящих веществ из лепестков и других частей цветка еще незначительно из-за нестойкости пигментов по сравнению с красителями из древесины, коры, корней, плодов, семян.

Хвоя ели (*Picea A. Dietr.*) и сосны (*Pinus L.*) — распространенный комплексный сырьевой источник. При переработке его получают каротин, которого там часто больше, чем в моркови (в миллиграммах на 100 г сырого вещества), хлорофилл, витамины Р и С; вырабатывают хлорофилло-каротиновую пасту, хвойно-витаминную муку, используемую как витаминную добавку к кормам в животноводстве.

Из лишайников родов рочелла (*Roccella*), леканора (*Lecanora*) готовят синий краситель — лакмус, при-

меняемый в лабораторных исследованиях как индикатор на кислоты и щелочи; в кислой среде лакмус окрашен в светло-красный цвет, в щелочной — в синий. Из морских лишайников получают азолитмин — слабую кислоту, соли которой имеют синий цвет (она также используется для приготовления лакмуса).

Пигменты содержат все растения, относящиеся к различным семействам, родам и видам и распространенные во всех климатических зонах и поясах земного шара. Особенно богата растительными пигментами тропическая и субтропическая флора. Известно свыше двух тысяч пигментов растительного происхождения, и все же практическое их применение, особенно в пищевой промышленности, еще незначительно. Флора нашей страны также очень богата красителями, которые еще полностью не изучены. Исследованы далеко не все растения, содержащие красящие вещества, не полностью изучены их свойства, взаимосвязи и превращения, их роль, не выявлены запасы. Так что ученым в этом отношении есть над чем трудиться.

Солнечный свет, цвет, окраска

Хотя нет единой теории, которая объясняла бы цвет, это не признак несовершенства науки — скорее это свидетельство неисчерпаемости познания. Как ни сложен мир цвета, он познаваем. И каждое открытие, раскрывающее еще одну из его тайн, показывает, сколь гармонично это удивительное явление.

Свыше 220 лет назад происхождением цвета заинтересовался М. В. Ломоносов. Его идеи опередили представления зарубежных исследователей лет на пятьдесят.

Окружающие нас предметы, растительные организмы обладают различными оптическими свойствами, и поэтому отраженные от них световые лучи, воспринимаемые глазом, отличаются по мощности, спектральному составу.

Вместе с тем цвет и цветовые оттенки — это особый вид восприятия, различие ощущений, основанных на разности физических характеристик и психологии ощущений, которые мы еще не совсем умеем определять. Окончательный ответ может быть получен только при четком представлении о восприятии цвета как одной из многочисленных функций мозга человека.

Понятие цвета связано со зрительным восприятием, а оно различно не только у разных людей, но и у одного и того же человека в зависимости от возраста, физического состояния.

Большинство людей воспринимают действие светового излучения определенной длины волны практически одинаково, и это дает возможность узнавать, сравнивать предметы, объекты. Наша способность различать цвета — удивительное и не совсем обязательное свойство зрения. Долгое время считалось, что цветовым зрением обладает только человек, а животные живут в однообразном черно-белом мире. Исследования последних лет показали, что цветовое зрение распространено и среди животных. Рептилии, рыбы, насекомые, птицы различают цвета, а среди млекопитающих обладают цветным зрением только человек, обезьяны и, как установлено недавно, кошки.

Процесс зрительного восприятия цвета очень сложен.

Что происходит, когда мы видим? Как это «видение» связано с сознанием? Эти вопросы так же глубоки, как и само явление жизни. Результат нам известен — мы видим окружающую красоту, а принципы, которыми пользуется наш мозг, анализируя изображение, еще окончательно не понятны. Например, золото мы видим желтым, хотя по спектру поглощения оно оранжево-красное. Ощущение цвета, возникающее в нашем сознании, отражает объективное свойство поступающего в глаз излучения.

Весьма схематично можно сказать, что видение начинается с работы оптической системы глаза, которая фокусирует изображение. Дальше оптический сигнал (электромагнитные излучения) преобразуется в сетчатке глазного яблока при помощи фоторецепторов в биоэлектрические реакции, а затем сложнейшим путем информация передается в мозг.

Свет дает нам возможность ощущать окружающий нас мир цвета. Лучи, исходящие от окружающих предметов, несут информацию, которая знакомит нас с окружением.

При изучении объектов окружающего мира мы часто больше доверяем зрению, чем осязанию. Около 90 % всей информации об окружающем мире мы получаем зрительно.

Радуга солнечного луча

Постоянный источник света — Солнце. Свет, излученный Солнцем, через определенное время доходит до нас, пройдя через космическое пространство,

окружающую Землю атмосферу и различные земные объекты.

Световой луч, представляя собой единое целое, не однороден. Белый свет Солнца содержит совокупность лучей разного цвета. При помощи хорошо известного опыта с трехгранной призмой свет можно разложить на ряд элементов — гамму цветов, которые создают непрерывный спектр. Цвета постепенно переходят один в другой. Четкой границы между ними нет. Такой цветовой спектр впервые получил во второй половине XVII в. английский физик И. Ньютон.

Природным спектром является радуга, которую часто наблюдают на небе после теплого летнего дождя, когда Солнце стоит невысоко над горизонтом. В виде радуги предстают солнечные лучи, преломившись в капельках воды.

В спектре четко различаются семь цветов: красный, оранжевый, желтый, зеленый, голубой, синий, фиолетовый. Деление на семь цветовых зон условно: переход цветов плавный, постепенный, а число семь в древности считалось магическим, и И. Ньютон разделил цвета на семь, хотя большинство наблюдателей при нормальной интенсивности (яркости) светового излучения видит шесть цветов, а при низкой — всего три.

Голубой, зеленый и красный — основные цвета спектра, оптические смеси которых практически дают все цвета: например, при смеси красного и зеленого получаем желтый, голубого и красного — фиолетовый и т. д. Любые три по-разному окрашенных пучка света могут образовать

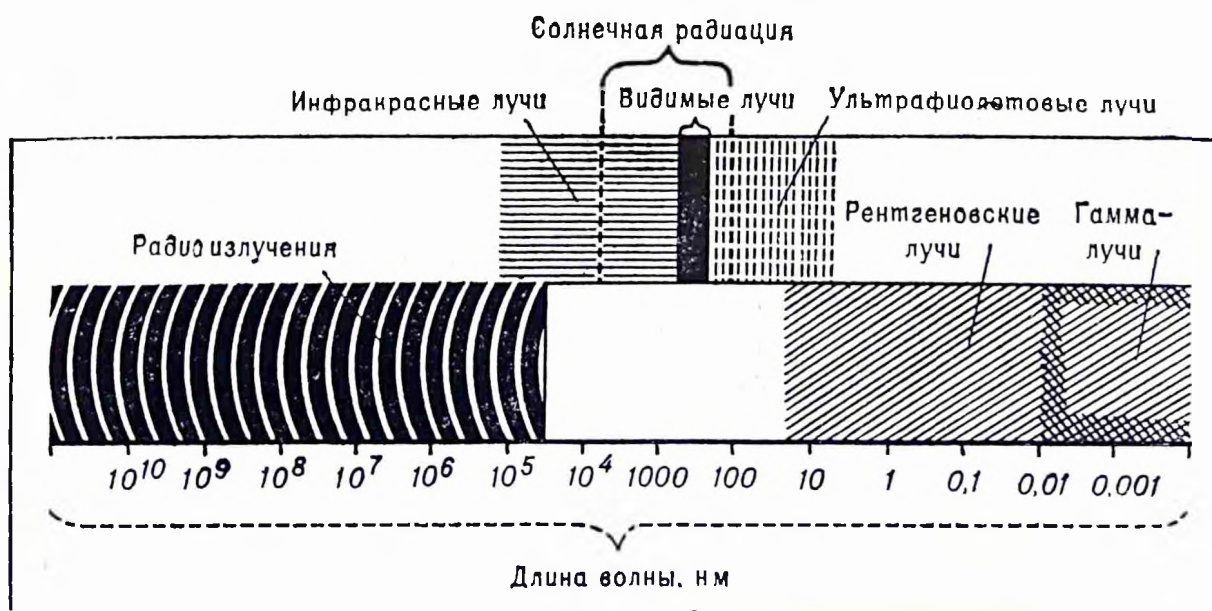


Рис. 1. Различные виды электромагнитных излучений и положение среди них видимых, инфракрасных и ультрафиолетовых лучей

какой угодно другой цвет, если их смешать в разной пропорции.

Смешение спектральных цветов и красок для рисования дает разные результаты, которые часто не совпадают.

Солнечный луч содержит волны всех видимых цветов. Излучения, которые способны воздействовать на наш глаз, составляют незначительную часть лучей, проникающих сквозь земную атмосферу (рис. 1): электромагнитные волны длиннее 760 нм — инфракрасное излучение, от 760 до 380 нм — видимый спектр, более короткие — ультрафиолетовое излучение. Эти излучения попадают на Землю в различных пропорциях из-за рассеяния.

Границы узкого диапазона электромагнитных волн, в котором наш глаз воспринимает цвета, при достаточно большой интенсивности света между видимой темно-красной и невидимой инфракрасной частями спектра соответствуют длине волны 700—760 нм, а между фиолетовой и невидимой ультрафиолетовой — 380—400 нм. Цифровые показатели соотношения между цветом и длиной волны имеют определенный интервал, который у разных исследователей может быть представлен цифрами, сдвинутыми в ту или иную сторону, что связано со зрением. Например, для зеленого цвета указывают длину волны 510—550 нм, 510—560 нм.

Излучения с длиной волны от 380 до 470 нм имеют фиолетовый и синий цвета, от 480 до 500 — сине-зеленый, от 510 до 560 нм — зеленый, от 570 до 590 — желто-оранжевый, от 600 до 760 нм — красный.

В границах каждого участка спектра можно выделить ряд оттенков, которые соответствуют более узким интервалам волн. Свет имеет двойственную природу: волновую и корпускулярную — и проявляет свойства электромагнитных волн и потока частиц с разной энергией (квантов). Величина кванта энергии обратно пропорциональна длине волны.

Солнечный луч состоит из световых волн различной длины и проницаемости в разных средах. Часть из них поглощается молекулами или атомами вещества, часть проходит почти беспрепятственно, часть отражается. Таким образом, световые волны претерпевают изменения, прежде чем попадают в глаз человека и дают ощущение цвета.

Если световые волны равномерно отражаются, вещество или предмет воспринимаются белым или бесцветным. Цвет — результат многих факторов. Это и избирательное поглощение, отражение определенных участков

спектра света, и свойства зрительного анализатора, и др. Разнообразнейшие цвета и оттенки возникают при отражении и рассеянии лучей солнечного света.

В природе нет веществ, которые отражали бы только один участок спектра или только полностью поглощали бы. Это наблюдается только в светофильтрах (например, если весь цветовой спектр пропустить через красное стекло, то все цвета, кроме красного, будут поглощены). Чисто зеленый цвет в монохроматическом* зеленом свете был бы очень красив, но так как он получен от смеси голубого и желтого, то зеленые пигменты в зеленом свете темнеют.

Все известные цвета подразделяются на хроматические (окрашенные) и ахроматические. К ахроматическим относится только серый цвет с его оттенками в диапазоне между абсолютно белым и абсолютно черным.

Если все лучи, проникшие в вещество, поглощаются, мы видим предмет черным. Серый цвет не встречается в спектре, и поэтому его нельзя охарактеризовать какой-либо длиной волны электромагнитного спектра. Он определяется только показателем яркости.

Все другие цвета принадлежат к хроматическим. В границах каждого спектрального цвета можно выделить ряд оттенков, которым соответствуют более узкие интервалы волн. Так, монохроматический желтый цвет соответствует 579,6 нм, а красный — 712,1 нм. Любой хроматический цвет можно получить различными комбинациями лучей трех спектральных цветов в соответствующих соотношениях. Смесь некоторых цветов воспринимается как новый цвет. Например, лимон мы воспринимаем желтым не потому, что он отражает только желтый цвет, а потому, что он отражает одновременно зеленый, желтый и красный. При смещении крайних цветов спектра — фиолетового и красного — в различных количественных соотношениях получают пурпурные — лиловый, вишневый, малиновый. Это не спектральные цвета, но они имеют тот же характер и поэтому причисляются к ним. Для количественной характеристики пурпурных цветов введены условные длины волны — от 492 до 576 нм.

* Свет одной длины волны.

Характеристика воспринимаемого цвета

При описании цвета используют такие специальные характеристики, как цветовой тон, насыщенность, светлота или яркость.

Хроматический цвет можно получить смешением в определенном соотношении хроматического и ахроматического. В получаемом сборном световом потоке монохроматический компонент определяет цветовой тон. Тон или оттенок изменяется при изменении длины волны видимого спектра.

Изменение соотношения хроматического и ахроматического цветов не изменяет цветового тона — изменяется только его насыщенность или чистота цвета. Когда мы называем цвет, то говорим, что форзиция желтая, а тюльпан красный, и часто добавляем: «бледно-желтый», «насыщенно-красный», «темная окраска (или светлая)». Насыщенность цвета и определяется словами «тусклый», «бледный», «слабый», «сильный».

Понятие «насыщенность» можно сравнить с чистотой химической смеси, концентрацией раствора. Насыщенность желтых и зеленых цветов легче оценить, чем красных и особенно фиолетовых. Разбавляя какой-либо спектральный участок света белым цветом, мы можем составить непрерывный ряд оттенков, начиная от чисто белого, через слабую, среднюю и значительную интенсивность цвета к чистому спектральному цвету. Доля чистого спектрального цвета в данном оттенке выражает насыщенность.

Серые тона не имеют насыщенности и различаются лишь по светлоте. Цвет зависит и от яркости освещения. Например, если постепенно уменьшать освещенность данного желтого цвета, глаз все больше будет воспринимать его как коричневый, хотя длина волны и насыщенность не изменяются при объективном измерении.

Когда говорится о яркости цвета (темный, светлый), то имеется в виду его густота, которая не меняет оттенка. Светлота цвета рассматривается как относительная яркость предмета. Впечатление от яркости разноцветных объектов меняется в зависимости от общего уровня яркости. Если яркость цвета какого-нибудь объекта достаточна по абсолютной величине, т. е. сама по себе, но в сравнении с окружением ниже, то и цвет объекта будет казаться сероватым, блеклым. Например, дерево с зеленой густой листвой вблизи кажется ярко-зеленым, так как все поле зрения занято кроной, а если рассматривать его издали на фоне светлого безоблачного неба, то оно кажется

почти черным и зеленый цвет листвы почти неразличим.

С увеличением концентрации красящего вещества поглощение света определенной длины волны также усиливается и, значит, уменьшается интенсивность отраженного света, вызывая ощущение уменьшения светлоты. Так, роза более насыщенного пурпурного цвета воспринимается более темной, чем роза с тем же, но менее выраженным цветовым тоном. Светлота определяет цветовое ощущение и увеличивает богатство цветовых восприятий.

Человек при тренированности мозговых зрительных центров, ответственных за цветовые ощущения, может различать по цветовому тону от 100 до 200 цветов, по насыщенности — до 25, по светлоте — от 64 до 20 (при пониженной освещенности). Нормальный глаз может различать около 10 млн. разных цветов. Излучения различного спектрального состава, воспринимаемые глазом, дают и качественно различные цветовые ощущения.

Источники света

Источник света играет существенную роль в восприятии цвета. Естественный дневной солнечный свет называют белым. В зависимости от высоты стояния Солнца освещение в течение суток меняется, кроме того, оно меняется в зависимости от географической широты, времени года. Например, вечером, когда Солнце садится, и зимой свет обогащен красно-оранжевыми лучами. Во время заката белые стволы берез кажутся алыми, а на рассвете, когда не само Солнце, а лишь его лучи появляются над землей, белые цвета окрашиваются в нежные розовые тона. В потоке света преобладают красные лучи, которые вызывают ощущение розового или красного цвета. В горах синих лучей больше, чем в долинах. При разной высоте стояния Солнца над горизонтом меняется не только интенсивность солнечной радиации, но и ее спектральный состав из-за разного рассеяния лучей различной длины волны. Высоко в горах рассеяние почти отсутствует, отсюда резкие цветовые контрасты, как на картинах Рериха.

При низком стоянии Солнца над горизонтом поглощение и рассеяние радиации увеличивается, а интенсивность ее на поверхности Земли соответственно уменьшается из-за увеличения толщины атмосферы, которую проходят солнечные лучи.

При изменении спектрального состава света визуально воспринимаемые различия между одними цветами усили-

ваются, а между другими ослабевают. Например, при желтоватом освещении лампами накаливания синие и зеленые цветовые тона различаются хуже, чем красные и оранжевые. При солнечном свете, более интенсивном в фиолетовой части спектра, чем свет электрической лампы, красный предмет отражает больше голубых лучей, чем голубой при свете лампы. Очень наглядный пример — освещение желтых цветков первоцветов (красным светом — цветы красные, желтым — желтые, зеленым — зеленые, а темно-синим — черные, так как этот цвет они не могут отражать).

Искусственные источники света богаты длинноволновыми лучами. Свет керосиновой лампы, например, не содержит коротких волн, т. е. сине-фиолетовой части спектра. Спектр лампы накаливания также более богат желто-красными лучами. В разном цвете мы видим окружающие нас предметы в зависимости от освещения их солнечными лучами или электрической лампой. В то время как при солнечном освещении предмет кажется синим, при искусственном освещении от электролампы он видится черным. Это связано со спектральным составом света. В первом случае отражается только синий цвет, а все остальные поглощаются, а в последнем поглощаются все, кроме синего, которого нет в данном спектре.

Способность глаза правильно определять, узнавать окраску предметов по их свойствам отражать лучи определенной длины волны в меняющихся условиях освещения называется константностью восприятия окраски или явлением константности цвета.

Цвет в основном определяется природой вещества и от спектрального состава освещения зависит в меньшей степени. Поправка на освещенность производится автоматически, бессознательно. Окраска растения в дневное время суток и во время заката солнца различна, но наше зрение почти не замечает этих перемен: все равно мы знаем, что календула оранжевая, а мак красный. При обычных условиях происходит цветовая адаптация. А если условия изменяются (например, при полетах в космос), вначале цветовые ощущения становятся неуверенными из-за отсутствия выработанного и закрепленного представления о цвете данного явления или объекта.

Цвет и глаз: колбочки и палочки

Понятие цвета, как мы уже говорили, в какой-то мере субъективно: зрительная оценка различна у разных людей. Личные качества, возраст, квалификация, цель, поставленная перед наблюдателем,— все это факторы, которые могут оказывать влияние на зрительное восприятие. Один видит зеленый лист синим, другой говорит, что это иллюзия. Лист действительно может отражать синеву неба и казаться синим, но надо обладать художественным чутьем, чтобы воспринять это, а не отбросить, зная, что в действительности лист зеленый. Однако каждый прав по-своему, потому что цвет — это то, что видит каждый, а не то, что он мог бы видеть.

Если в строении глаза есть отклонения, может нарушаться и цветовое зрение. Когда в сетчатке глаза генетически нарушены или отсутствуют фоторецепторы определенных участков спектра, глаз не различает соответствующие цвета. Заметим, что химик Дж. Дальтон был «цветнослепым», однако он долгое время этого и не знал.

Аномалии цветового зрения (дихромазия) встречаются у 10 % людей; существуют краснослепые (протанопы), зеленослепые (дейтеранопы), синеслепые люди (тританопы). Очень редки случаи полной цветовой слепоты, когда образы воспринимаются только ахроматическими.

Внутреннюю поверхность глазного яблока занимает световоспринимающая часть глаза — сетчатка, в которой происходит первичная обработка информации о цвете, вернее об окраске предметов. В сетчатке есть фоторецепторы — клетки колбочковидной и палочковидной формы (всего около 7 млн. палочек и 130 млн. колбочек). За светочувствительными элементами расположены нервные клетки, идущие к мозгу и анализирующие поступающие от фоторецепторов сигналы.

У человека, обезьян и рыб обнаружены колбочки разной спектральной чувствительности, максимумы которых у человека находятся в фиолетовой, зеленой и желтой областях спектра.

Г. Юнг и Г. Гельмгольц в XIX в. разработали теорию трехкомпонентного (трихроматического) цветовосприятия. Согласно теории Юнга — Гельмгольца, трехкомпонентность цветового зрения объясняется тем, что в сетчатке глаза человека существуют три вида фоторецепторов — колбочковых клеток, по-разному чувствительных к красному, зеленому и синему свету. Различают колбочки трех видов:

синие, возбуждающиеся при освещении монохроматическим светом с длиной волны 445—450 нм, соответствующей сине-фиолетовому цвету; зеленые — 525—535 нм — зеленому цвету и желтые — 555—570 нм — оранжевому. Смешение этих основных цветов в разных пропорциях дает возможность получить все цвета и оттенки, которые воспринимает глаз.

Колбочки обладают большой разрешающей способностью. Они чувствительны к цвету, к свету же чувствительность их невелика. Нормально они функционируют днем при достаточном уровне освещения. Это колбочковый тип зрения. Палочки обладают незначительной разрешающей способностью, нечувствительны к цвету, окраске и очень чувствительны к свету. При слабом освещении, в сумерках функционирует лишь система палочек и поэтому цветовое зрение отсутствует.

При низкой интенсивности света глаз максимально чувствителен в области более коротких длин волн, чем при большой интенсивности. Максимальная чувствительность глаза при дневной интенсивности света, соответствующей нормальному зрению, находится в желто-красной области спектра, соответствующей 556 нм, и воспринимается желтыми колбочками.

При низкой интенсивности света глаз наиболее чувствителен к длине волны, соответствующей зоне зеленой области спектра. При переходе от яркого дневного света к ночной темноте голубые, синие и фиолетовые цвета выигрывают в яркости по сравнению с красными, оранжевыми, желтыми в связи с изменением спектральной чувствительности нашего органа зрения в сторону фиолетового конца спектра.

Зависимость зрения человека от условий освещенности при восприятии разноцветных объектов подтверждается явлением, которое впервые было открыто Я. Э. Пуркинье: для различно окрашенных предметов соотношение их кажущейся яркости меняется в зависимости от освещенности. При значительном ослаблении света голубые, синие и фиолетовые цвета кажутся ярче по сравнению с красными, оранжевыми и желтыми. Это мы постоянно наблюдаем в повседневной жизни и окружающей природе при переходе от яркого дневного света к сумеркам и темноте. Поздно вечером зеленые предметы становятся яркими по сравнению с желтыми и красными. При ярком солнечном свете алый мак кажется ярче синего василька, но в сумерки соотношение яркостей меняется: мак кажется почти черным, а василек — светло-серым. Цветы огненной саль-

вии солнечным днем на фоне зеленых листьев выглядят яркими, а в сумерки контраст между листьями и цветами противоположный: ярко-красные цветы кажутся темнее листьев.

Причина эффекта Пуркинье состоит в изменении чувствительности нашего органа зрения с изменением яркости. Максимум чувствительности при дневном освещении лежит при 556 нм, а при слабом ночном смещается в сторону фиолетового края видимого спектра и равен 510 нм. Объясняется это двумя типами светочувствительных элементов глаза — колбочками и палочками. При ярком свете зрение осуществляется только колбочками, а при слабом действуют только палочки.

Пестрый ковер цветов

Под термином «цвет» в обычном смысле подразумевается окрашенность предметов. Понятие «цвет» — очень емкое: для физиков это свет определенной длины волны; для художников, текстильщиков, печатников — вещество, краска, краситель, пигмент; для биологов — разнообразные вещества, способные поглощать и отражать свет различных участков спектра. Цвет — это качество, присущее освещенному предмету независимо от наблюдателя. Цвет — это и физиологическое ощущение, свойство реального мира, воспринимаемое как осознанное зрительное ощущение, результат физиологического воздействия падающих и отраженных лучей света. Слепой не может увидеть цвет предмета. Если предмет не белый, серый или черный, он называется цветным. Цвет — это не только источник и природа излучения или механизм восприятия. Он определяется обоими явлениями одновременно, так как представляет собой особый вид восприятия.

Огромное количество названий цветов и оттенков, воспринимаемых зрением, вызывает необходимость точной номенклатуры цвета. Любой цвет и оттенок должен быть точно назван или обозначен. Существуют различные системы классификации цветов. Наиболее применима система Ньютона, в которой цвета расположены в том же порядке, что и в радуге. Первые попытки рациональной классификации отразились в альбомах цветов, которые появились во Франции. Затем в Лондоне возник словарь цветов, в котором было воспроизведено 378 цветов на трех видах бумаги. Существует около 10 млн. цветовых различий, которые могут быть описаны словами, указывающими

направление изменения их цвета, однако такого количества названий цветов не существует.

В словаре цветов содержится около 4 тыс. названий, и только 30—40 из них выражены отдельными словами, имеющими непосредственный цветовой смысл, — «белый», «черный», «красный», «зеленый», «коричневый», «оранжевый», «пурпурный», «фиолетовый», «малиновый» и т. д.; около 300 представляют собой сложные слова, состоящие из названий цветов и соответствующего прилагательного, поясняющего насыщенность, светлоту, например «темно-синий», «ярко-красный».

Общее количество цветов, которые можно считать явно различными, не очень велико, и обычно используется небольшое количество терминов. Чаще всего используют названия: белый, черный, синий, красный, серый, зеленый, коричневый, золотистый, желтый, розовый, серебристый, пурпурный.

Цветовой тон может ассоциироваться с окраской предмета определенным типом пигмента, краски. Например, зеленый цвет присваивается предметам с окраской, близкой к окраске естественной зелени, содержащей пигмент хлорофилл.

Термины «золотистый» и «серебристый» связаны с названиями соответствующих металлов, остальные — непосредственно цветové. Пурпурного цвета в спектре нет, он может быть получен при смешении крайних, т. е. красных и фиолетовых, цветов видимой части спектра. (Многие луговые растения имеют пурпурную окраску: луговая гвоздика, кукушкины слезки, луговая герань, иван-чай.)

Для обозначения цвета, промежуточного между зеленым и желтым, нет общепринятого термина. Смешением цветных красок с черными и белыми можно получить несколько новых цветов, которых нет в спектре, например рыжевато-коричневый, оливково-зеленый, желто-оранжевый.

Наименования многих цветов произошли от названия хорошо известных объектов, окраска которых сильно выражена: малиновый, розовый, изумрудный, морковный. Однако некоторые названия здесь несовершенны. Например, розовый цвет происходит от розы (хотя она далеко не всегда имеет этот цвет — есть и красные, и белые розы). Существуют цвета — яблочно-зеленый, медово-желтый, которые также не точно передают характеристику цвета: яблоки и мед очень разнообразны по окраске. Оранжевый цвет (от французского «оранж») обязан своим названием апельсину, фиолетовый (от французского «виолет») проис-

ходит от фиалки, лиловый («лила») — от сирени. Коричневый цвет получил свое название от растения корицы. Оттенки, близкие к коричневому, называются бурыми, рыжими. Такие названия, как «бежевый», «палевый», «сомон», пришли к нам из-за границы вместе с моделями женских нарядов.

Точное определение цвета необходимо знать биологам, геологам, которые в своих исследованиях используют окраску в диагностических целях. Попытки стандартизировать методы обозначения цветов так, чтобы не использовать эталонные образцы, предпринимались в начале XX в. С научной точки зрения описательные наименования цвета часто себя не оправдывают. Замена этой системы на условный шифр была бы удобна. Однако переход от описательных характеристик к условным цифровым шифрам сложен в связи с тем, что цвет — это не величина, а качество. И значит, нельзя сказать о цвете, что он больше или меньше другого, тем более — во сколько раз.

Мир разнообразный, исполненный видений и чудес

Солнечные лучи освещают листья, траву, цветы, деревья — все, что нас окружает, и повсюду мы видим краски, цветной мир. И прежде всего, конечно, зеленый.

Многообразие оттенков цвета в природе зависит от многих причин, а не только от спектрального состава потока солнечных лучей. Каждый объект в целом и его составные части обладают своей отражательной способностью. Если рассматривать какой-нибудь ландшафт (поляну, луг, поле) с разных позиций — сверху, сбоку, он видится окрашенным по-разному. Торфяное болото сверху кажется красноватым из-за сфагнового мха нижнего яруса, сбоку — зеленым из-за трав, мелкого кустарника верхнего яруса.

Толщина листа, неровности его поверхности, грани, опушенность дают различное отражение, поглощение и рассеивание световых лучей. Например, наружные и внутренние листья кроны дерева отличаются по величине, толщине, опушенности и освещению листа по отношению к наблюдателю спереди или сзади дает различные эффекты: зеленый цвет с синевой или желтизной. При освещении с двух сторон — матовой и блестящей — получают другое впечатление (верхняя сторона листа гладкая и лучше отражает свет; нижняя — пористая, более тусклая).

Свет вызывает в растении и непосредственные изменения. Когда лист обращен к Солнцу, хлорофилловые зерна (хлоропласты) концентрируются в глубине его клеток, и он видится желтоватым; в тени хлоропласты занимают иное положение, и растение кажется светло-зеленым.

На яркости окраски сказывается также и влажность. Листья кажутся более яркими, когда на них образуется тончайшая пленка воды: поверхность их становится более гладкой, рассеивание уменьшается, и окраска становится более насыщенной.

Цвет окрашенного предмета (тела) соответствует отраженным лучам. Спектральный состав отраженного света зависит как от природы вещества, так и от спектрального состава падающего света и поэтому значительно меняется при перемене условий освещения. Яркая зелень листвы деревьев, газонов, разнообразие цветов и всех других окружающих нас предметов связаны с особенностями отражения света. Одни лучи отражаются сильнее, другие — слабее. Происходит неравномерное рассеивание лучей поверхностью вещества, предмета, которая бывает и гладкой, и шероховатой, и глянцевой.

Четко выраженной окраской обязаны предметы сочетанию поглощения, отражения и рассеивания. Поглощение обеспечивает определенный цвет (задерживаются лучи некоторых частей спектра), а рассеивание придает необходимую яркость, вследствие того, что часть поглощенного лучевого потока выходит наружу. Если рассеивание поверхностное, цвет мало насыщенный (белесый).

Растительные клетки содержат разнообразные пигменты — соединения, которые избирательно поглощают свет в видимой части солнечного спектра и придают веществу ту или иную окраску. Это хлорофилл, каротиноиды, фикобилины, флавоноиды (антоцианы). Ответные реакции на свет поражают своим многообразием.

Поглощая некоторые солнечные лучи, пигменты отражают или пропускают остальные. Энергия падающих лучей поглощается веществом, а частично отражается и воспринимается человеческим глазом. Цвет отраженных лучей и определяет окраску. Красящее вещество состоит из одинаковых молекул и атомов, способных испускать и поглощать свет определенных длин волн. Есть молекулы, которые состоят только из двух-трех атомов, но есть и такие, которые содержат тридцать — сорок и больше атомов. Атомы и молекулы измеряются миллионными долями сантиметра (десятимиллионная часть сантиметра составляет нанометр — нм). Современные методы дают возможность

четко представить размещение атомов в молекуле. Особенности и свойства молекул живых организмов зависят от расположения атомов.

Молекулы и атомы являются приемниками света. Атомы в молекуле не занимают строго фиксированных мест, а совершают колебательные движения подобно маятнику в часах. Поэтому расстояния между атомами не строго постоянны. Электроны также совершают колебания в такт колебаниям атомов, составляющих молекулу. И когда электрон перескакивает с одного уровня, например, на более низкий, происходит выбрасывание энергии, испускание света веществом.

Каждое химическое вещество имеет определенный спектр поглощения. Свойство вещества поглощать свет зависит от его атомного строения, в первую очередь от расположения обобществленных электронов.

Атомы всех элементов состоят из ядер, содержащих протоны, нейтроны и многие другие частицы. Внешние оболочки атомов состоят из электронов, расположенных на разных расстояниях от ядра или на разных уровнях, или орбитах. Электроны несут отрицательные заряды, а число их в атоме соответствует числу протонов в ядре. В молекулах атомы соединяются так, что электроны внешних слоев, или валентные, образуют слои или облака. Химические свойства элементов определяются количеством электронов в электронной оболочке, главным образом в самых внешних ее слоях. В атоме, молекуле существуют стационарные орбиты, определенные энергетические уровни, находясь на которых электрон не поглощает и не испускает энергию и которые определяют запас так называемой электронной энергии атома, молекулы.

Энергетические свойства, присущие молекуле, т. е. допустимые для нее уровни энергетических состояний, обуславливаются теми длинами лучей, которые может поглощать молекула. При переходе электрона на более высокий энергетический уровень происходит поглощение энергии, приносимой светом определенной длины волны, и переход атома или молекулы в возбужденное состояние.

Дальнейшая участь активированной светом молекулы, атома зависит от природы самой молекулы и от окружающих условий. Изменив свой энергетический уровень в результате поглощения света, молекула способна к изомеризации, полимеризации, окислению, фотолизу, соединению с другими молекулами; она может вызвать сенсibilизацию — расширение спектра поглощения. Поглощенный

квант света может также излучаться в окружающую среду в виде иной длины волны (флюоресценция).

У каждого вещества свой спектр, свидетельствующий об определенной длине световых волн, поглощаемых или излучаемых веществом. Излучением и расчетами спектров поглощения вещества занимается квантовая механика.

Молекулы, создающие миры красок

Органические молекулы веществ чаще всего поглощают электромагнитное излучение в ультрафиолетовой области спектра, но существует большая группа веществ, поглощающих свет видимого диапазона. Такие вещества окрашены. Окраска одних веществ и отсутствие ее у других зависят от строения молекул, состояния электронов, связей между атомами. Цвет связан с подвижностью электронов в молекуле вещества при освещении. А чтобы электроны могли перемещаться, надо, чтобы луч света падал перпендикулярно длинной оси молекулы. Электроны, расположенные вокруг атома, осуществляют межатомные связи, перемещаются по энергетическим уровням от одного атома к другому, и тем самым возможность поглощать лучистую энергию в виде квантов как бы удваивается. Такое перемещение электронов отражается на оптических свойствах вещества. Если электрон общий для нескольких атомов, то количество и разнообразие поглощаемых квантов становится большим и диапазон изменения окраски увеличивается.

Существуют различия в механизмах возникновения цвета у металлов, неорганических и органических молекул. Единой теории цвета нет. Многие еще неясно, требуют исследования. Не все органические вещества имеют цвет. Однако те, у которых есть окраска, сходны в том, что состоят из больших молекул, включающих десятки атомов.

Для появления или исчезновения цвета решающее значение имеют не электроны отдельных атомов, а энергетическое состояние системы электронов, всей молекулы, амплитуды колебания электронов, составляющих стройный ансамбль в больших органических молекулах. Способность такой системы легко изменять свое состояние под воздействием световых квантов и обуславливает избирательное поглощение определенных длин волн видимого света.

Интенсивность поглощения света и появление окраски у веществ зависят в основном от того, насколько легко происходит смещение π -электрона на более высокий энер-

гетический уровень. При поляризации молекул под воздействием соответствующих квантов света такой переход увеличивается. Вследствие этого уменьшается разность уровней энергии основного и возбужденного состояния, т. е. требуется меньше энергии для уровняго перехода электрона. А чем меньше энергия кванта света, тем больше длина световой волны, т. е. максимум поглощения смещается к красной области спектра.

Первая теория, связавшая окраску вещества со структурой, с наличием в молекуле определенных групп атомов, была выдвинута около ста лет назад. Для структуры окрашенного соединения особое значение имеет цепочка атомов углерода, связь между которыми изображают чередующимися двойными и одинарными химическими связями: $—CH = CH—CH = CH—$. Обобщенный электрон с двойной связи может свободно перескакивать на соседнюю одиночную. В таких цепочках проявляется эффект сопряжения электронов. Увеличение количества сопряженных двойных связей приводит к переходу от бесцветного или слабоокрашенного состояния к ясно выраженному цвету. Несколькими двойными сопряженными связями обладает каротин, имеющий желтую окраску. Такое явление характерно и для бензольных колец: если два-три из них соединены как у нафталина или антрацена, то вещество бесцветно, а соединения уже из пяти-шести колец окрашены. Хиноидные фрагменты в молекуле также придают цвет соединению.

Группы $C=O$, связанные друг с другом, определяют более глубокий цвет соединения. Ответственны за цвет и другие группы атомов, между которыми имеются ненасыщенные связи: например, азогруппа $—N=N—$, азометиновая $>C=N—$, карбиминовая $>C=NH$, нитрогруппа $—N \begin{matrix} \parallel & O \\ \parallel & O \end{matrix}$, нитрозогруппа $—N=O$. Группы с двойными связями создают возможность появления цвета у вещества и называются хромофорными (от греческих «хрома» — цвет и «форео» — несу), а вещества, их содержащие, — хромогенами. Однако эти вещества — еще не красители: они не отличаются ни яркостью, ни чистотой цвета. Их молекулы не обладают достаточной возможностью избирательно и в значительном количестве поглощать кванты света только одной определенной длины. Такая возможность появляется после введения в молекулу вещества групп, или отличающихся четко выраженным сродством к электрону, или способных отдавать свои электроны в общее пользование, т. е. резко менять состояние электронов в хромофорных

группировках. Значит, кроме цепочки двойных и одиночных связей в молекуле важны и кольцевые группы, имеющие сравнительно большие разноименные заряды.

Ауксохромные (от греческого «ауксо» — увеличиваю) группировки усиливают окраску вещества, так как имеют одну или несколько подвижных пар электронов. Их можно разделить на два типа: электронодонорные ($-\text{OH}$, $-\text{NH}_2$, $-\text{SH}$, $-\text{OCH}_3$, $-\text{NHCH}_3$, $-\text{N}(\text{CH}_3)_2$) и электрофильные ($-\text{NO}_2$, $-\text{NO}$, $-\text{COCH}_3$). Наибольший эффект достигается, когда в молекуле соединения есть одновременно и электронодонорные и электрофильные группы атомов. Одни из них отдают, а другие соответственно притягивают электроны общей электронной системы молекул. Замечено, что соединения с нечетным количеством электронов в молекуле чаще бывают окрашенными, чем соединения с четным количеством: непарный электрон способен свободно перемещаться в пределах всей молекулы, что и вызывает появление окраски.

Если в результате ионизации молекулы усиливается смещение электронов в системе сопряженных связей, усиливается и окраска вещества. Ионизация молекул может быть вызвана самыми разнообразными способами. Наиболее распространенный из них — изменение кислотности среды. В химической практике широко распространено применение индикаторов, цвет которых меняется в зависимости от среды.

Цвет вещества может быть связан и с температурными условиями. При понижении температуры на основании физических изменений, происходящих в молекуле, максимумы поглощения сдвигаются в сторону коротких длин волн.

Цвет органического красителя может изменяться благодаря образованию солей. Если катион металла замещает водород в группе $-\text{OH}$, цвет углубляется. Взаимодействие с ионами металлов может приводить к образованию устойчивого комплексного соединения. Если образование комплексного соединения не изменяет электронную оболочку атомов, входящих в систему сопряженных связей, окраска не меняется.

Таким образом, к структурным особенностям органических молекул, оказывающим влияние на появление цвета, относятся: цепочка из чередующихся одинарных и двойных связей; наличие групп или атомов, сильно притягивающих или, наоборот, легко отдающих свои электроны в общую электронную систему молекул; расположение атомов в мо-

лекуле в одной плоскости, что связано с особенностями π -электронов.

Пигменты пластид растений поглощают свет в пределах видимой части спектра (380—720 нм), и эта область солнечного излучения называется фотосинтетически активной радиацией (ФАР). Пигменты — необходимые компоненты фотосинтезирующих систем и первичные фоторецепторы в процессе фотосинтеза.

Оптические свойства пигментов зависят от их химической структуры. В молекулах хлорофилла и каротиноидов система сопряженных двойных связей определяет поглощение сине-фиолетовых лучей. Для хромофорных свойств хлорофиллов большое значение имеет также гидрирование связи между атомами углерода в положении 7 и 8 четвертого пиррольного кольца, что приводит к сдвигу полосы поглощения в красной части спектра и ослабляет поглощение желто-зеленых лучей. Присутствие магния в ядре изменяет уровни электронов в химической структуре молекулы хлорофилла и обуславливает усиление поглощения к красной области и ослабление в зеленой. Отметим также, что протохлорофилл также поглощает в красной области, но более коротковолновой (623 нм).

В крови животных и в клетках зеленых листьев содержатся сходные структуры, в основе которых лежат четыре пиррола, связанных в порфириновом цикле. В центре этих циклов у животных расположен ион железа, в растениях — ион магния. Такая структура обеспечивает красный цвет гемоглобина крови и зеленый цвет хлорофилла листьев.

Окраской плодов томаты обязаны ликопину, красно-оранжевый цвет которого связан с имеющейся в нем цепочкой чередующихся двойных и одинарных связей, возбуждающихся сине-голубыми лучами с длиной волны 480—510 нм.

Итак, цветовосприятие — это итог сложнейших трансформаций и превращений, включающих взаимодействие светового излучения с молекулами вещества, избирательное поглощение световых волн молекулами, которым присуща окраска, действие отраженных лучей на сетчатку глаза.

Такими сложными путями достигается то, что мы воспринимаем в окружающем нас мире как живой цвет природы, зависящий от ряда пигментов. Что же это за пигменты?

Пигменты фотосинтеза.

Зеленые пигменты

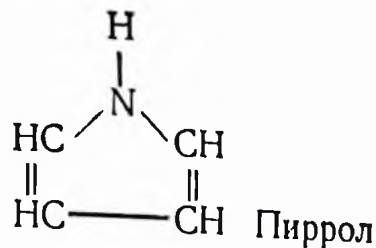
Одно из самых важных на Земле красящих веществ (пигментов) — хлорофилл (от греческих «хлорос» — зеленый, «филлон» — лист). Без этого прекрасного изумрудного пигмента невозможна жизнь на Земле.

Зеленый цвет — цвет жизни. Зеленые «фабрики» вокруг нас поддерживают жизнь. Зеленый цвет растений «задуман» не для украшения или улады нашего взора.

Исключительный интерес к изучению хлорофилла связан с тем, что этот пигмент поглощает солнечную энергию и осуществляет фотосинтез — основной процесс, обеспечивающий образование органических соединений и освобождение молекулярного кислорода на планете. Зеленый цвет хлорофилла зависит от непоглощенных зеленых лучей.

Еще в XIX в. началось физико-химическое изучение хлорофилла. Химический состав и строение хлорофилла изучал М. В. Ненцкий и его ученики. В 1818 г. Ж. Пельтье и Ж. Каванту получили из листьев зеленый спиртовой раствор смеси растительных пигментов и назвали его хлорофиллом. Известный физиолог растений К. А. Тимирязев занимался выяснением оптических свойств пигмента и его физиологической роли. Он высказал интересные предположения о единстве химической природы хлорофилла разных растений и роли его как оптического сенсibilизатора. А в начале XX в. М. С. Цвет предложил приемы выделения хлорофилла с помощью хроматографического метода и получил хлорофилл *a* и *b*. На основании исследований Р. Вильштеттера, А. Штоля, Г. Фишера и других была установлена химическая структура хлорофилла (рис. 2).

Молекула хлорофилла обуславливает окраску практически всей растительности, превращает энергию солнечных лучей в энергию химических связей органических соединений. Зеленый пигмент не является химически индивидуальным веществом, у большинства растений он состоит из двух соединений: сине-зеленого хлорофилла *a* ($C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$) и желто-зеленого *b* ($C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$), отличающихся различной степенью окисления, окраской и другими свойствами. Строение хлорофиллов *a* и *b* сходно — это магниевые соли тетрапиррола,



Их соотношение в растении около 3 : 1.

Основу структуры молекулы хлорофилла составляет магниевый комплекс порфиринового цикла, в котором атомы азота оказываются внутри и связаны с магнием, расположенным в центре молекулы.

К четвертому пиррольному кольцу присоединен высокомолекулярный спирт фитол $\text{C}_{20}\text{H}_{39}\text{OH}$, который придает хлорофиллу способность встраиваться в липидный слой мембран хлоропластов. В молекулах хлорофилла фитольный конец липофилен, т. е. хорошо растворяется в жироподобных веществах и имеет к ним сродство (липиды, галактолипиды, каротиноиды, терпены, некоторые органические кислоты), а порфинные кольца гидрофильны, т. е. обладают сильным сродством к воде и хорошо в ней растворяются.

Характерные черты химической структуры молекул хлорофилла: наличие сопряженной системы двойных связей, образующей кольцо с атомом магния в центре, обуславливает определенные оптические свойства и высокую фотохимическую активность. Совокупность этих особенностей определяет отличия в спектрах поглощения хлорофиллов *a* и *b* и зеленый цвет пигмента, который объясняется непоглощенными зелеными лучами. Если поместить раствор хлорофилла, полученный из зеленых листьев, на пути солнечного спектра, четко заметно, что поглощаются длинные волны, за исключением дальней красной части спектра.

Из свежих листьев и других частей растений хлорофилл обычно извлекают 80%-ным раствором ацетона или 85%-ным этиловым спиртом.

В растениях содержание хлорофилла составляет от 0,008 до 0,8 % на сырое вещество (у зеленой водоросли ульва 0,008—0,07, в листьях подсолнечника — 0,16, земляники — около 0,18, дуба — 0,25, липы — 0,28, клена — 0,45, айланта — 0,46, дерева какао — 0,79 %).

В спектре поглощения хлорофиллов *a* и *b* — два ярко выраженных максимума: в красной области 660 и 640 нм, в сине-фиолетовой — 430 и 450 нм. В живом зеленом листе спектр поглощения хлорофиллов более широкий и выравниваемый. Лучи в области 400—750 нм, т. е. в зоне погло-

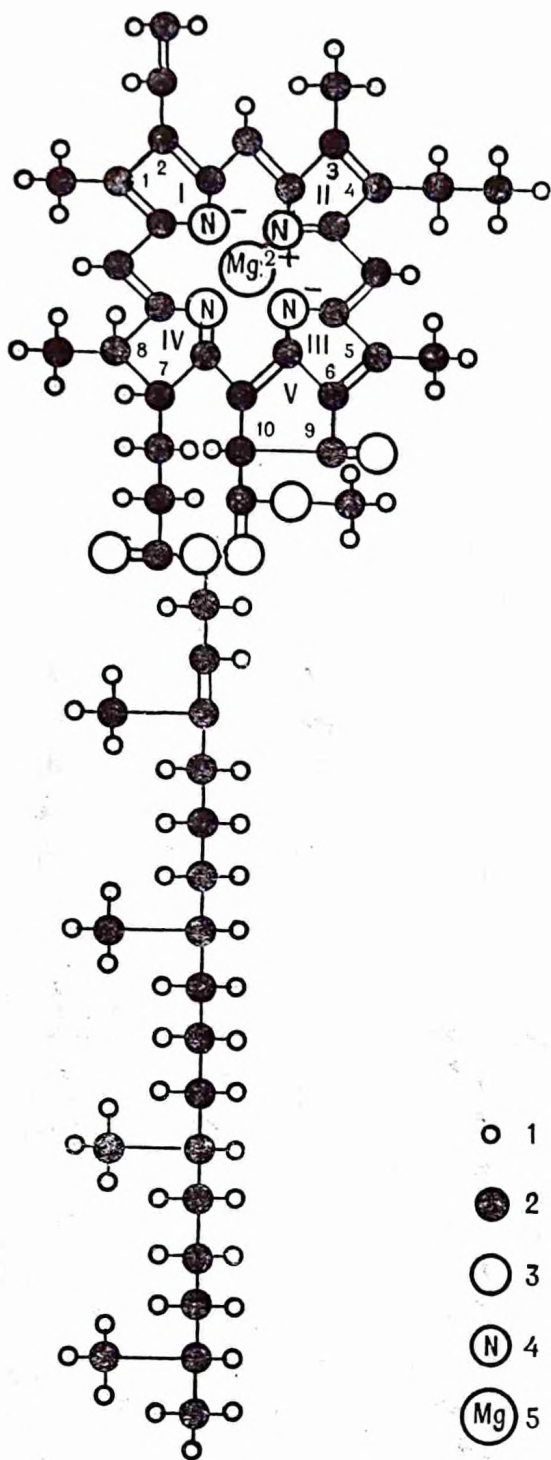


Рис. 2. Структурная формула хлорофилла *a*:

1 — водород; 2 — углерод; 3 — кислород; 4 — азот; 5 — магний

очень агрессивных реактивов, а биосинтез, включающий почти 20 реакций, происходит при обычной температуре под влиянием большого набора взаимодействующих специфических ферментов.

Под действием света молекулы хлорофиллов возбуждаются, а после прекращения его действия возвращаются в исходное состояние, и этот переход сопровождается потерей энергии в виде излучения света — флюоресценции. Яркая выраженная способность к флюоресценции — одно из

щения хлорофилла, можно назвать фотосинтетически активными. У хлорофилла *a* поглощение в синих лучах примерно в 1,3 раза больше, чем в красных, а у хлорофилла *b* — в 3 раза. В то же время у хлорофилла *a* поглощение в красных лучах примерно в 80 раз больше, чем в зеленых, а у хлорофилла *b* — в 20 раз.

Хлорофилл *a* легко растворяется в эфире, этиловом спирте, хлороформе, сероуглероде, бензоле. Спиртовые растворы имеют сине-зеленый цвет и темно-красную флюоресценцию. По сравнению с хлорофиллом *b* хлорофилл *a* более устойчив к воздействию тепла.

В 1960 г. М. Штрелль (ФРГ) и Р. Вудворд (США) завершили искусственный синтез хлорофилла *a*. Это событие имело большое теоретическое значение: была подтверждена правильность ранее установленной структуры молекулы хлорофилла. Сравнение биосинтеза и полного синтеза хлорофилла показало, что природа реакций, лежащих в их основе, неодинакова: общей для них является стадия пиррольных ядер. Химический синтез осуществляется при 100—120 °С под влиянием

важнейших свойств хлорофиллов. Она очень интенсивна в растворе и ослаблена в хлорофилле, содержащемся в тканях листьев. Спиртовой раствор хлорофилла, флюоресцируя темно-красным цветом, при добавлении воды переходит в коллоидальное состояние, при этом на смену красной флюоресценции приходит зеленая опалесценция. Опалесценция — это оптическое явление, которое возникает в результате рассеяния света, проходящего через коллоидный раствор. Ослабление флюоресценции хлорофилла в живых тканях, очевидно, объясняется поглощением света флюоресценции другими органическими соединениями.

У высших растений молекулярный хлорофилл представлен двумя разновидностями: хлорофиллом *a* и хлорофиллом *b*. Хлорофилл *a* обнаружен у всех фотосинтезирующих организмов, за исключением бактерий. У синезеленых водорослей фотосинтезирующий пигмент представлен исключительно хлорофиллом *a*, хлорофилл *b* отсутствует. У других видов водорослей хлорофилл *a* может сопровождаться хлорофиллом *b*. У бурых, диатомовых водорослей обнаружен хлорофилл *c*, у красных — *d*. Существует еще бактериохлорофилл ($C_{55}H_{74}O_6N_4Mg$), содержащийся в пурпурных серобактериях. Благодаря этому пигменту бактерии способны использовать энергию света для восстановления углекислоты. Бактериохлорофилл очень похож на хлорофилл, но в I и II кольцах имеются отличия в радикалах. Недавно установлено, что несерные пурпурные бактерии содержат бактериохлорофилл *a_g*.

В растительной клетке хлорофилл находится в пластидах хлоропластах (от греческого «хлорос» — зеленый), имеющих благодаря этому зеленый цвет. Пластиды представляют собой особые внутриклеточные образования. Существует гипотеза о симбиотическом возникновении пластид. Предполагают, что синезеленые водоросли (цианеи), которые относятся к фотосинтезирующим прокариотам (безъядерным клеточным организмам), вступили в симбиоз с древними ядерными гетеротрофными клетками бесцветных водорослей или простейших, например с амебами. Такой симбиоз оказался взаимопользным. Гетеротрофные клетки перестали зависеть от органических веществ, поступающих извне: фотосинтезирующие цианеи продуцируют их сами. Известно три вида пластид: хлоропласты — зеленого цвета, хромопласты (от греческого «хрома» — цвет) — желтые и оранжевые, лейкопласты (от греческого «лейкос» — белый) — бесцветные.

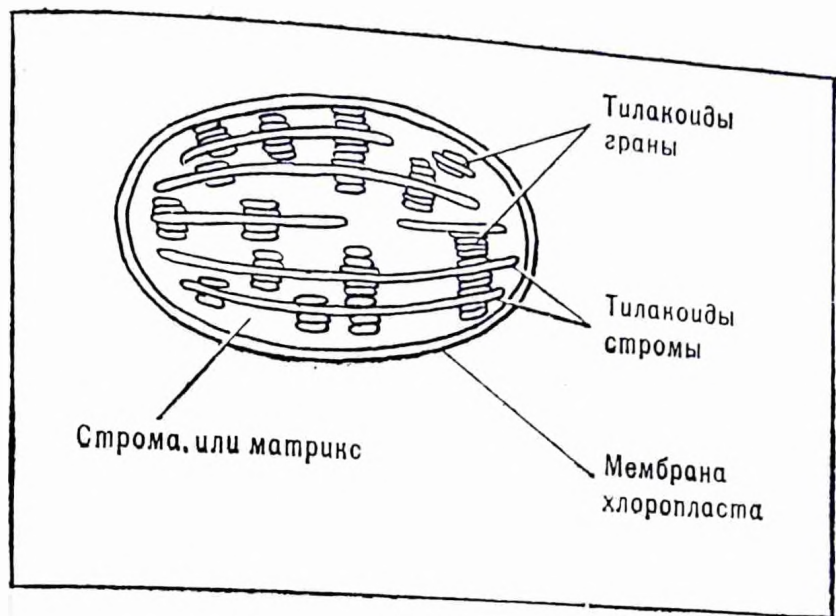
Пигменты находятся в хлоропластах в ином физико-химическом состоянии, чем в растворе. Максимум поглощения хлорофилла и других пигментов в живой клетке сильно смещен в длинноволновую область по сравнению с максимумом поглощения пигментов, находящихся в растворе. В хлоропластах хлорофилл находится в неоднородном состоянии. Пигмент связан с белком адсорбционной или химической связью за счет добавочных валентностей атома магния, а также с помощью свободных карбоксильных групп молекул белка. Прочность связи хлорофилла с белками различна, она изменяется с возрастом. Тот факт, что хлорофилл находится в клетках листа не в виде простого раствора, а соединен с белками и липоидами, объясняет существенную разницу спектров поглощения растворов хлорофилла и живого зеленого листа.

Своеобразные оптические свойства листьев определяются особенностями пигментов зеленых растений — хлорофилла и каротиноидов, при помощи которых растения поглощают энергию солнечного света, используют ее в фотохимических реакциях и в конечном итоге обеспечивают осуществление фотосинтеза. Хлорофилл участвует в фотохимических реакциях не только как поглотитель энергии, но и как химический реагент. В живом зеленом листе лучи поглощаются также и другими веществами (например, инфракрасные лучи хорошо поглощаются водой, ультрафиолетовые — нуклеиновыми кислотами, белками и другими биологически активными веществами), что в результате влияет на спектр поглощения живого листа.

Хлоропласты и другие пластиды есть не во всех растениях: бактерии, миксомицеты и грибы лишены пластид и не способны к фотосинтезу. Исключение составляют фотосинтезирующие серобактерии (зеленые и пурпурные), у которых хлорофилл находится в протоплазме. Хлоропласты многих водорослей и высших растений имеют сложную универсальную организацию. Диаметр хлоропластов высших растений примерно 4—6 мкм, толщина 2—5 мкм; они имеют вид эллипсоида. Но и у отдельного организма, и у разных видов растений размеры хлоропластов могут значительно изменяться. У низших растений хлоропласты более разнообразны по величине и форме. Количество их сильно варьирует в зависимости от вида растения и ткани. В листьях содержится около 20—30 хлоропластов на клетку. Хлоропласты тенелюбивых растений несколько крупнее по сравнению со светолюбивыми и содержат больше хлорофилла.

Предположение о неоднородности хлоропластов, их гра-

Рис. 3. Схематическое изображение строения хлоропласта



нулярном строении и сосредоточении хлорофилла только в гранах было впервые высказано К. А. Тимирязевым. Изобретение электронного микроскопа, особых микро-томов, позволивших получить увеличение в десятки тысяч раз и делать срезы толщиной 10 нм, способствовало установлению основных элементов структуры хлоропластов.

Хлоропласты снаружи покрыты оболочкой — сложной структурой, которая при одном способе фиксации представляет собой двухслойную липидно-белковую мембрану толщиной около 20 нм, а при другом — более сложную структуру. Внутри хлоропласт заполнен бесцветной стромой (матриком), рибосомами, липидными глобулами, крахмальными гранулами; фотосинтезирующими мембранами (гранны и межгранные ламеллы). Хлорофилл распределен в хлоропласте неравномерно, он содержится в гранах и в межгранных ламеллах. В ходе развития пластид на свету происходит изменение мембраны и образование мембранных карманов — «тилакоидов» (от греческого «тилакоидес» — мешковидный). Одни из них — ламеллы, или тилакоиды стромы, — пронизывают всю пластиду, а другие, располагаясь друг над другом, собраны в плотно упакованные столбики, как стопки монет, и образуют ламеллы, или тилакоиды гран. Они видны в световом микроскопе как зеленые граны. В онтогенезе процесс изменения пластид идет от лейкопластов через хлоропласты к хромопластам. Лейкопластам предшествуют пропластиды (800 нм). С помощью электронного микроскопа открыты частицы еще меньшей величины, чем пропластиды; они названы инициальными частицами (их диаметр 50 нм) и не содержат ламеллярных структур (рис. 3).

Ход развития, формирования хлоропласта из инициальной частицы — процесс весьма сложный, в конечном счете

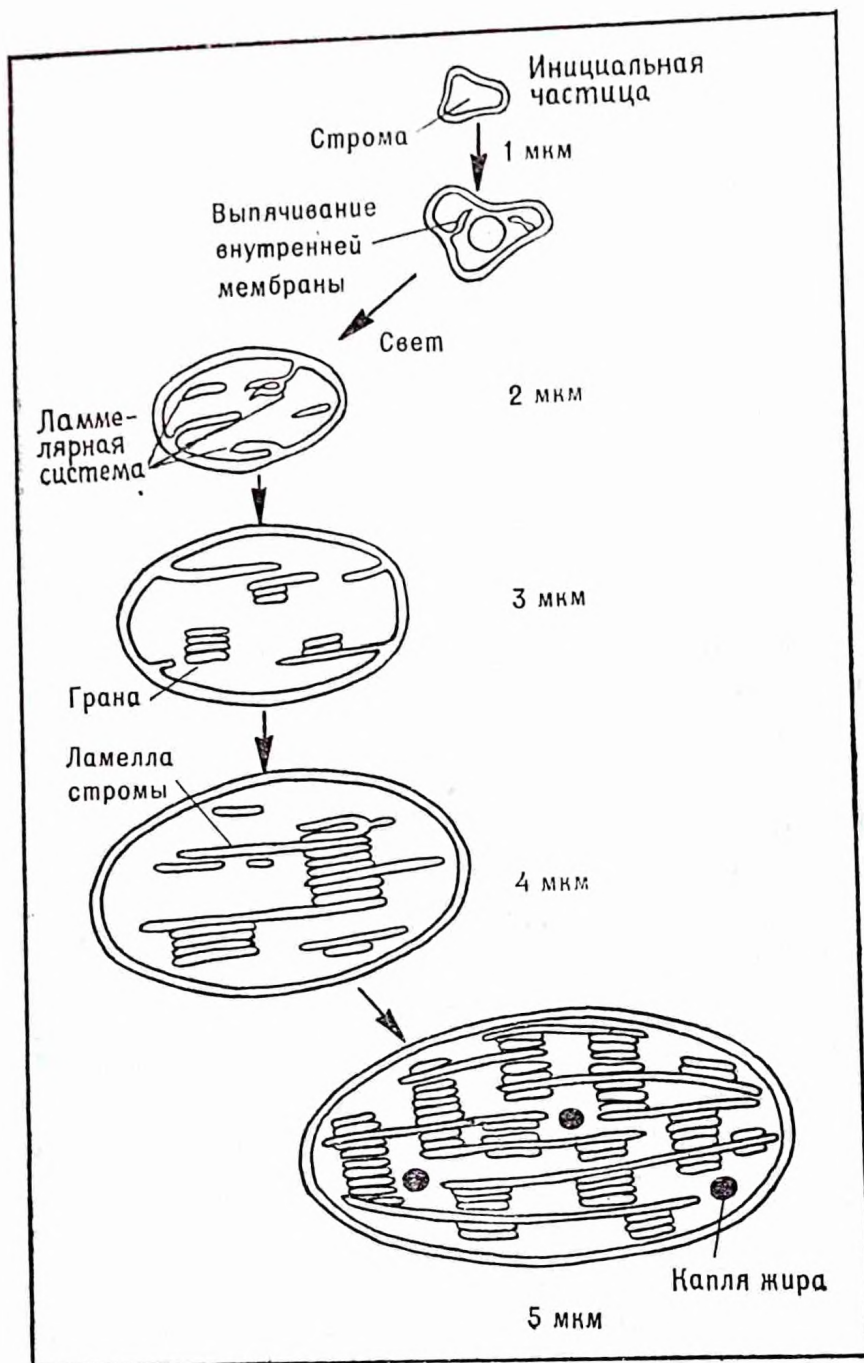


Рис. 4. Онтогенез хлоропластов. Развитие хлоропластов на свету (происходит образование ламелл (тилакоидов) гран и ламелл стромы)

определяющий структурно-физиологическую возможность осуществления фотосинтеза.

Все структурные компоненты хлоропласта представляют собой единую замкнутую фотоэнергетическую систему. В фотосистемах происходит превращение световой энергии в химическую. Если сохранить живыми клетки листа, способность осуществлять дыхание и некоторые биохимические реакции, т. е. общую жизнеспособность листа и клеток, но нарушить целостность внутриклеточных компонентов и образуемых ими структур (просто прокатать стеклянной палочкой по листу), лист лишается возможности нормально фотосинтезировать.

В хлоропластах постоянно происходит распад старых и синтез новых молекул хлорофилла. Скорость обновления

хлорофилла *a* приблизительно в три раза выше, чем хлорофилла *b*. Образование и распад хлорофилла в живой клетке связаны со сложными процессами обмена веществ. Главное условие образования хлорофилла — наличие хлоропластов, способных к зеленению, и света. Хлоропласт формируется, растет, стареет и отмирает. Это динамическая система, закономерно изменяющаяся в онтогенезе растительного организма (рис. 4). Хлоропласты в отсутствие света теряют зеленую окраску, желтеют и уже не способны стать снова зелеными. Они замещаются новыми. Если хлоропласты превращаются в хромопласты, то обратное их превращение после утраты зеленой окраски также невозможно.

Возрастные изменения хлоропластов сопровождаются изменением окраски — от салатно-зеленого, разной интенсивности зеленого до желто-зеленого цвета. При старении листьев хлорофилл исчезает из хлоропластов и листья приобретают желтую окраску от находящихся в хлоропластах желтых пигментов — каротиноидов.

Существование процесса обновления хлорофилла в живых листьях доказано при помощи меченого азота. Установлено, что у проростков овса за трое суток обновляется 95 % хлорофилла, у 25-дневных растений за двое суток — 39,7 %, а во время колошения — лишь 25 % хлорофилла. Этот процесс обусловлен как наследственными, генетическими факторами, так и условиями внешней среды.

Исследования последних лет свидетельствуют, что в хлоропластах большая часть молекул хлорофилла находится в виде так называемых светособирающих антенн, а меньшая — в фотосинтетических реакционных центрах, непосредственно участвующих в фотохимических реакциях. В светособирающем комплексе отношение хлорофиллов *a* и *b* равно 1,1. Он содержит лютеин и β -каротин. Такой комплекс молекул, собирающий энергию световых квантов, передает ее фотохимически активным молекулам хлорофилла. Поглощая квант света, молекула хлорофилла переходит в возбужденное состояние и приобретает способность переносить электрон от молекулы-донора к молекуле-акцептору. Процесс сопряжен с цепью энзиматических реакций, ведущих к образованию восстановленных никоти-намидадениннуклеотидов и аденозинтрифосфата, обеспечивающих работу углеродного цикла. Солнечная энергия, поглощенная хлорофиллом, прежде чем использоваться в клетке, преобразуется в химическую энергию органических продуктов фотосинтеза, в энергию фосфатных связей аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ). Согласно совре-

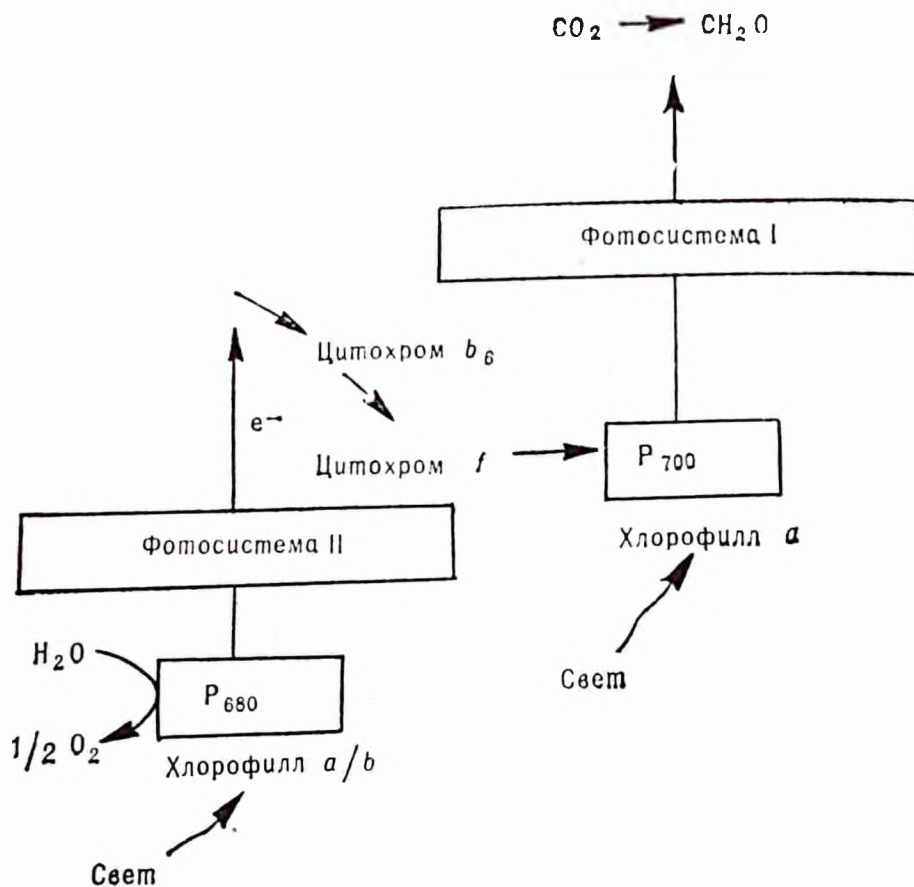


Рис. 5. Схема фотосинтеза

менным представлениям, световая энергия, необходимая для реакций фотосинтеза, поступает на двух участках фотосинтетической цепи переноса электронов при помощи двух последовательных фотохимических реакций. Участки эти, размещенные в тилакоидных мембранах, названы фотосистемами I и II (рис. 5). Каждая из них характеризуется своим, особым набором молекул хлорофилла и связанных с ними переносчиков электронов, получивших название фотосинтетических единиц (250—300 молекул хлорофилла и 50 молекул каротина). Энергия квантов солнечного излучения, поглощаемая основной массой свето-собирающих молекул хлорофилла (антенны), мигрирует к реакционным центрам, содержащим хлорофилл P₇₀₀ (фотосистема I), P₆₈₀ (фотосистема II), где и осуществляются реакции фотофосфорилирования и трансформации световой энергии в динамическую с образованием АТФ и НАДФН (никотинамидадениндинуклеотидфосфат восстановленный), необходимых для восстановления углекислого газа до углеводов.

В растениях, выросших при недостатке света (этиолированных), накапливается предшественник хлорофилла, который превращается под действием света в хлорофилл. К. А. Тимирязев назвал его протофиллином, а Н. А. Монтеверде и В. Н. Любименко — протохлорофиллом (голо-

хромом). Последние данные свидетельствуют о том, что протохлорофиллид — главный предшественник хлорофилла в растениях. Молекула хлорофилла формировалась в процессе эволюции постепенно; восстановить весь последовательный путь — задача большая и важная.

Исследования в области фотосинтеза и биосинтеза хлорофилла ведутся постоянно, расширяются и углубляются. Сейчас изучением хлорофилла и его роли в природе занимаются химики, физики, биологи, математики и ученые других областей знаний. Изучение хлорофилла связано главным образом с проблемой фотосинтеза: механизмом и условиями течения процесса, влиянием на него ряда природных и искусственных факторов; условиями образования и обновления хлорофилла в растениях, устойчивостью его к воздействию различных физических и химических агентов, зависимостью свойств и особенностей хлорофилла от его организации в системе; изысканием новых препаративных и технических методов выделения пигмента и его производных.

Сведения, найденные в результате таких исследований, находят широкое использование в сельском хозяйстве, химической технологии синтетических веществ, в пищевой промышленности, космонавтике, медицине и многих других областях науки и техники. Направленное совершенствование всего растительного организма, в частности хлорофиллоносного аппарата, особенно важно для повышения конечной продуктивности сельскохозяйственных растений. Используя состояние хлорофилла как показатель потенциальной возможности ассимиляционного аппарата и учитывая все корреляции, всю цепь обменных процессов, можно целенаправленно влиять на ожидаемый конечный результат развития растения.

Хлорофилл участвует в поглощении и трансформации энергии, используемой в процессах синтеза специфических веществ, необходимых для роста и развития растений. Работу его можно охарактеризовать продуктивностью (т. е. накоплением сухого вещества на единицу пигмента). Наиболее высокая продуктивность характерна для начальных периодов роста и цветения.

Используя в пищу зеленые растения, человек потребляет много хлорофилла. Физиологическое действие его на организм человека менее изучено, чем действие каротиновых красящих веществ и флавоноидов. Мы уже говорили, что хлорофилл в организме человека и животных способствует образованию гемоглобина — пигмента крови — и может быть использован в медицине как ценное терапев-

тическое средство. Он оказывает локальное действие на кровеносные сосуды. В сельском хозяйстве широко применяют зеленый корм, для получения хлорофилла и витаминов используют зеленую хвою. Хлорофилл, который содержится в зеленых кормах,— отличный фактор, повышающий процессы кроветворения у крупного рогатого скота.

Хлорофилл вводят в зубные пасты. Препараты, содержащие водорастворимый пигмент, обладают сильным бактерицидным действием и совместно с наполнителями уничтожают различные запахи.

В пищевой и фармацевтической промышленности как красящие вещества с фармакологическим действием используют хлорофилл и его производные. В пигментный комплекс хлоропластов входят и каротиноиды, которые участвуя в ассимиляционных процессах, оказывают также физиологическое действие, являясь провитаминами, например, каротины превращаются в организме человека и животных в витамин А. Усовершенствование методов комплексной переработки растительного сырья и получение хлорофилла, каротинов, флавонов и других ценных растительных продуктов будет способствовать более широкому их применению. Зеленый краситель получают из листьев крапивы и других травянистых растений.

Препараты хлорофилла могут использоваться в качестве зеленого красителя для окрашивания конфет, кондитерских изделий, ликеров, эссенций и других пищевых продуктов, а также в парфюмерном производстве.

В консервной промышленности очень важно предупреждение разложения хлорофилла — это сохранит цвет, вкус и качество овощей. Разрушение хлорофилла при нагревании в процессе консервирования овощей, имеющих зеленую окраску, не всегда связано с работой ферментов; в кислой среде хлорофилл разлагается более активно. В зеленом горошке хлорофилл начинает разрушаться уже при температуре бланширования, а в интервале 60—120 °С разрушается полностью.

Хлорофилл характерен для всех листостебельных растений земного шара. Но листья имеют зеленый цвет не у всех растений. Есть растения с лиловыми, фиолетовыми, красными или иных оттенков незеленого цвета листьями. В таких растениях образуются не только зеленый хлорофилл, но и соединения, которые придают им иной необычный цвет. Окраска растений обуславливается четырьмя главными веществами: хлорофиллом *a*, хлорофиллом *b*, каротином и ксантофиллом. Каротин и ксантофилл в растениях могут быть представлены рядом изомеров.

Растения отражают не только зеленый, но и дальний красный свет, в чем можно убедиться, если смотреть через синее стекло, которое поглощает зеленые лучи и пропускает часть красных. Зеленые луга, леса станут, как из мира фантастики, кораллово-красными.

Спутники хлорофилла — каротиноиды

Это большая группа пигментов желтого, оранжевого и красного цвета. Каротиноиды широко распространены в природе: их обнаружено больше трехсот. Однако в фотосинтезе участвуют лишь некоторые из них. Описаны формулы и свойства 58 каротиноидов.

Термин «каротиноиды» ввел в науку М. С. Цвет для желтых спутников хлорофилла, т. е. веществ, сопровождающих хлорофилл в пластидах. Сейчас этот термин относят и ко многим другим окрашенным пигментам, растворимым в жирах, а также в жировых растворителях. Все они по своей структуре близки к β -каротину.

Каротиноиды сосредоточены преимущественно в пластидах. В пыльце растений, околоцветниках, пестиках они находятся во внепластидном состоянии. Желтые пигменты — обязательные спутники зеленых. Каротиноидов в хлоропластах обычно в три раза меньше, чем хлорофиллов (отношение хлорофиллов к каротиноидам равно 3).

Хлоропласты могут превращаться в хромопласты. Изменения происходят в строении, ламеллярной структуре, но оболочка пластиды сохраняется. В пластидах образуются окрашенные в желтый цвет капельки, веретенообразные тела (в плодах рябины *Sorbus L.*, шиповника *Rosa L.*).

Основная часть молекул всех каротиноидов — восемь соединенных между собой остатков изопрена: $\text{CH}_2 =$

$\begin{array}{c} \text{CH}_3 \\ | \\ = \text{C} - \text{CH} = \text{CH}_2 \end{array}$, образующих цепь. Каротиноиды делятся на соединения с открытой цепью — ациклические (например, ликопин) и содержащие в своей молекуле один или два цикла (α -, β -каротин). Кроме того, по химическому строению каротиноиды делятся на бескислородные каротины — ненасыщенные углеводороды, содержащие только углерод и водород (их называют также полиеновыми красящими веществами), имеющие элементарную формулу

$C_{40}H_{56}$, и окисленные ксантофиллы, которые кроме углерода и водорода содержат еще и кислород. Считают, что все природные каротиноиды являются производными ликопина — пигмента, который содержится в больших количествах в плодах томатов. Бесцветный предшественник каротиноидов, состоящих из 40 углеродных атомов, — фитоин. Многие бескаротиноидные мутанты микроорганизмов и высших растений накапливают фитоин, который при дегидрировании превращается в ликопин.

Исследованиями с помощью метода меченых атомов в основном установлен путь биосинтеза каротиноидов. Он весьма сложен, в нем участвует ряд энзиматических систем. Многие каротиноиды синтезированы, их строение установлено — и все-таки их роль и превращения в процессе фотосинтеза до конца не раскрыты.

Каротиноиды растворимы в органических растворителях, таких, как сероуглерод и ацетон (и это дает возможность сравнивать их спектры), но нерастворимы в воде (кроме кроцина). Многие каротиноиды растворимы в спирте, петролейном эфире, хлороформе. Каротиноиды относятся к липохромам — пигментам, которые растворяются в жирах, окрашивая при этом растворы в желтый, оранжевый и красный цвета. Эти пигменты устойчивы к щелочам и чувствительны к действию кислот.

В химическом отношении молекулы каротиноидов характеризуются большим числом сопряженных двойных связей, являющихся главными хромофорными группами.

Имеющиеся у отдельных каротиноидов карбонильные ($=C=O$) и карбоксильные $\left(-C \begin{array}{l} \diagup \text{OH} \\ \diagdown \text{O} \end{array}\right)$ группы в сочета-

нии с системой сопряженных двойных связей вызывают усиление основной окраски вещества. Характерная окраска и связана в основном с наличием двойных связей.

Каротиноиды поглощают свет в сине-фиолетовой области спектра и имеют три максимума, положение которых определяется главным образом количеством двойных связей. Флюоресцируют каротиноиды от слабо-желтой до зеленой окраски.

В месте нахождения двойных связей может легко происходить присоединение молекул кислорода, в результате чего образуются перекиси и окраска исчезает.

К группе бескислородных каротиноидов относятся α -, β -, γ -каротины — спутники хлорофилла; ликопин, содержащийся в плодах томатов (*Lycopersicon esculentum* Mill.), паслене (*Solanum* L.), ягодах ландыша (*Convallaria* L.),

цветках ноготков (*Calendula L.*) и др.; лепротин, $C_{40}H_{56}$, выделенный из бактерий *Sarcina aurantiaca*.

К окисленным каротиноидам относятся ксантофиллы: лютеин, $C_{40}H_{56}O_2$, или дигидроксикаротин, постоянный спутник каротина; криптоксантин, $C_{40}H_{56}$, содержащийся в желтых зернах кукурузы (*Zea L.*), кожуре мандарин (*Citrus unshiu (Swingle) Marc.*), плодах дынного дерева (карика папайя или обыкновенная) (*Carica papaya L.*), зародышах пшеницы (*Triticum L.*) и др.; рубиксантин, $C_{40}H_{56}O$, — изомер криптоксантина, содержащийся в плодах шиповника (*Rosa L.*); микоксантин, $C_{40}H_{54}O$, характерный пигмент слизистых грибов (слизевики, *Mucorphyta*); фукоксантин, $C_{40}H_{60}O_6$, содержащийся в бурых водорослях (*Phaeophyta*) и принимающий участие в процессе фотосинтеза как вспомогательный пигмент; зеаксантин (цезаксантин), $C_{40}H_{56}O_2$, содержащийся в зернах кукурузы; капсорубин и капсантин, $C_{40}H_{56}O_4$ — важнейшие пигменты перца стручкового красного (*Capsicum annuum L.*). Заметим, что в кожце спелых плодов перца обнаружено до 100 индивидуальных пигментов каротиноидов.

Кроме того, каротиноиды подразделяются еще на группы по количеству углеродных атомов: с 40 атомами и меньше. К последним относятся окиссоединения: витамин А, $C_{20}H_{30}O$; кроцетин ($C_{20}H_{24}O_4$) — желтое красящее вещество шафрана (*Crocus L.*), обнаруженное в рыльцах; норбиксин и биксин — ($C_{25}H_{30}O_4$), обнаруженные в оболочке семян биксы аннатовой (*Bixa orellana L.*), биксин (основа краски орлеан) — пигмент красного цвета; азафрин, найденный в стеблях тропических растений эскобедии жестколистной (*Escobedia scabrifolia Ruiz.*) и эскобедии линейной (*E. linearis Schlecht.*).

В сравнительно больших количествах каротиноиды содержатся в тканях, структурах и секретах, связанных с размножением. Органы спороношения — коробочки и спорангии мохообразных (*Bryophyta*), спорофиллы и спорангии плаунов (*Lycopodium L.*), селлагинелл (*Selaginella Beauv.*), хвощей (*Equisetum L.*), папоротников (*Filicales*), саговниковых (*Cycadaceae*), гинкговых (*Ginkgoaceae*), хвойных (*Coniferae*), цветковых (тычинки и пестики), у которых преобладает желтая, бурая и красная окраска с оттенками, богаты каротиноидами. У цветковых растений, например у представителей лютиковых (*Ranunculaceae*), лилейных (*Liliaceae*), амариллисовых (*Amaryllidaceae*), кувшинковых (*Nymphaeaceae*), крестоцветных (*Brassicaceae*), пасленовых (*Solanaceae*), тыквенных (*Cucurbitaceae*), норичниковых (*Scrophulariaceae*), сложноцветных

(Asteraceae), хорошо различаются желтые пыльники, пыльца и рыльца.

У голосеменных (Gymnospermae) спороносные листья ярко-желтого цвета. Молодые шишечки хвойных деревьев — пихты (*Abies* Mill.), ели (*Picea* A. Dietr.), лиственницы (*Larix* Mill.) — до спорогенеза имеют красноватый, желтоватый оттенки; кедра (*Cedrus* Trew) — желтый. В пылящих шишках, в которых пыльца уже созрела, каротиноиды исчезают.

Многие микроорганизмы, бактерии содержат каротиноиды. Разнообразная окраска грибов в большинстве случаев зависит от каротиноидов: ярко-красные шляпки мухомора красного (*Amanita muscaria* (L. : Fr.) Hook.), ярко-рыжие лисички съедобные (*Cantharellus cibarius* Fr.), оранжевые рыжики деликатесные (*Lactarius deliciosus* (L. : Fr.) S. F. Gray), розово-красные сыроежки. Исследователи прошлого века считали пигменты грибов бесполезными побочными продуктами обмена веществ. Но маловероятно, чтобы такое многообразие окраски было бесполезным. Тем более что она довольно постоянна для грибов определенного вида, а интенсивность ее зависит от многих факторов окружающей среды: pH, освещения, температуры, питания и др. По-видимому, окраска грибов связана со светом (т. е. пигменты представляют собой фоторецепторы). Грибы поглощают синие и фиолетовые лучи, в которых каротин и ксантофилл образуются быстрее, чем в красных. Пигменты служат одним из критериев вида у грибов.

У бесхлорофилльных или почти бесхлорофилльных паразитных цветковых растений, таких, как повилика полужамкнутая (*Cuscuta subinclusa* Dur. et Hilg.), заразиха ветвистая (*Orobanchе ramosa* L.), и других к периоду цветения накапливаются значительные количества каротиноидов, которые участвуют в репродуктивных процессах.

Каротины и ксантофиллы — главная причина желтой и красной окраски цветков. К концу лета, когда хлорофилл исчезает, эти пигменты создают осенний багрянец листьев.

β -Каротин и ксантофиллы (лютеин, виолаксантин и неоксантин) — основные каротиноиды пластид высших растений и зеленых водорослей (*Chlorophyta*). Каротин встречается и вне пластид, вне связи с хлорофиллом. Например, в проростках альбиносных линий желтозерной кукурузы, выращенных на свету, при полном отсутствии хлорофилла замечено увеличение количества каротиноидов по сравнению с исходными семенами. А в корне моркови каротин образуется в темноте, в затемненных бесхлорофилльных

плодах томата (*Lycopersicon esculentum* Mill.) синтезируется ликопин. Однако каротин из листьев может транспортироваться и в корень моркови. Жирные масла семян, находящиеся в цитоплазме, желтой окраской обязаны каротиноидам. В литре масла семян подсолнечника содержится до 15 мг каротиноидов. Внепластидные каротиноиды обнаружены в капельках масла в клеточном соке, например, пыльников мака морского (*Papaver maritimum* With.).

Синтез каротиноидов на свету и в темноте, участие в процессах размножения растений, в поглощении лучистой энергии глубоко интересуют исследователей, так как эти пигменты активно участвуют в фотосинтезе и других физиологических процессах.

Каротиноиды играют роль вспомогательных пигментов, передающих энергию поглощенных квантов хлорофиллу или бактериохлорофиллу, что позволяет организмам более полно использовать ту часть видимого спектра, которая не поглощается хлорофиллом. Каротин относится к наиболее активным компонентам фотохимической системы хлоропластов. Каротиноиды поглощают от 10 до 20 % той энергии солнечного света, которая поглощается всеми пигментами листа; до 50 % энергии света поглощается в коротковолновой части солнечного спектра. Такие каротиноиды, например, как зеаксантин, виолаксантин, поглощая свет в области больших энергий, выполняют защитную функцию, как бы являясь химическим буфером в реакциях фотосинтеза, предохраняя хлорофилл и другие биологически активные соединения клетки от фотоокисления.

Кроме того, каротиноиды играют и специфическую роль в деятельности фотосинтетического аппарата растений: хлоропласты перемещаются в клетке только под влиянием синих лучей, поглощаемых каротиноидами. Каротиноиды поглощают лучи с большим запасом энергии и, вероятно, могут вызывать или сенсibiliзировать такие фотохимические реакции, которые требуют большого количества энергии и для квантов красных лучей недоступны. Возможно, существуют еще дополнительные фотохимические реакции, осуществляемые только при участии каротиноидов.

Каротиноиды являются переносчиками активного кислорода в растениях. Они принимают участие в окислительно-восстановительных реакциях благодаря значительному количеству двойных связей. В этом заключается их защитная функция. Образуется нестойкая форма перекиси с большими энергетическими возможностями и активностью, способная легко окислять различные вещества.

Каротиноиды могут быть или катализаторами, или ингибиторами окисления — в зависимости от условий.

Исследуется участие каротиноидов в фотопериодизме, ростовых процессах, прорастании семян, укоренении растений.

Известна А-провитаминная роль каротина в организме человека и животных. Недостаток витамина А вызывает у них ксерофтальмию (поражение глаз), остановку роста. Кроме того, каротин участвует в образовании и деятельности эндокринных систем, вырабатывающих кортикостероиды.

В период формирования цветка у многих растений часть клеток питается готовыми органическими веществами и хлоропласты превращаются в хромопласты или лейкопласты. Хромопласты содержат исключительно желтые пигменты — каротиноиды. В относительно больших количествах их содержат пыльца, рыльца, пестики и цветоложа некоторых растений. Пыльца многих растений желтая благодаря присутствию в поверхностном слое каротиноидов. Каротин в пыльце связан с липидами, предохраняющими его от окисления кислородом воздуха и от распада; он инактивирует ряд ферментов (липазу, протеиназу), снижая тем самым интенсивность обмена веществ. Поглощая определенные солнечные лучи, каротиноиды создают биохимическую основу для процессов размножения. Например, кроцин есть в рыльцах многих цветков, что говорит об участии его в половом процессе. Этот пигмент связан с образованием жгутиков, подвижностью гамет водоросли хламидомонада (*Chlamydomonas Ehr.*).

Максимальное содержание каротиноидов в пыльниках цветков персиков (*Persica Mill.*), апельсинов (*Citrus sinensis Risso*), мандаринов (*Citrus unshiu (Swingle) Marc.*), картофеля (*Solanum tuberosum L.*), томатов совпадает с периодом, наиболее благоприятным для прорастания пыльцы и оплодотворения.

«Морковный пигмент».

Каротины

Каротины (от латинского *carota* — морковь) — основной каротиноид высших растений, один из наиболее изученных и характерных представителей желтых пигментов — открыт Ваккенродером в 1831 г. в моркови.

Каротины (суммарная формула $C_{40}H_{56}$) относятся к высокомолекулярным ненасыщенным углеводородам с систе-

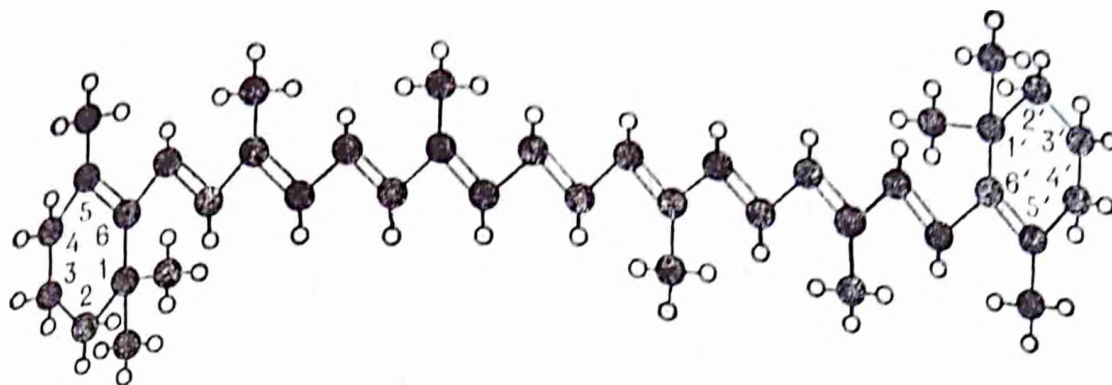


Рис. 6. β -Каротин, $C_{40}H_{56}$, — самый распространенный представитель каротиноидов

мой регулярно чередующихся двойных связей в открытой цепи, наличие которых и определяет оптическую и фотохимическую их активность. Завершается цепь иононовыми кольцами (рис. 6).

Именно наличие двойных связей в молекуле каротина обуславливает желтую окраску, которая ослабевает при введении по месту двойных связей водорода (гидрирование). Пигмент относится к группе желтых (полиеновых) красителей. Каротины поглощают свет только в области синие-фиолетовых лучей. Это липофильные вещества. Химически чистый каротин — блестящие медно-красные кристаллы. Разбавленные растворы его имеют желтый цвет, а концентрированные — оранжево-красный. Из-за большого количества двойных связей молекула каротина неустойчива: он не растворяется в воде, глицерине, но легко растворяется в хлороформе, сероуглероде и бензоле, серном эфире, этиловом спирте, бензине и др. В растениях обычно встречается смесь изомеров каротина — α -, β -, γ -каротин. Они различаются формами кристаллов, оптической активностью, биологическим действием.

Спектры поглощения α -каротина в бензоле — 478—477,5; 423 нм; β -каротина в бензине — 483,5; 452, 424 нм; γ -каротина в бензине — 495, 462, 431 нм. β -Каротин — наиболее распространенная форма. α -Каротин отличается от него положением двойной связи в одном из циклов, расположенных по концам молекул, в α -иононовом кольце. В отличие от α - и β -изомеров γ -каротин имеет только один цикл. Установлены еще два изомера каротина: δ -каротин со спектрами поглощения (в сероуглероде) — 526, 490, 457 нм, содержащийся в томатах, и ϵ_1 -каротин.

Свет, температура, состояние обмена веществ растения, внешние и внутренние факторы влияют на биосинтез каротинов. При помощи температуры можно регулировать, например, биосинтез ликопина в плодах томатов: температура выше 30°C нарушает его биосинтез (но при этом

продолжает синтезироваться β -каротин). Низкие же температуры благоприятны для синтеза пигмента.

Зеленые листья растений содержат около 200—300 мг каротина на килограмм сырого вещества. В больших количествах обнаружен он в корнеплоде и листьях моркови, в листьях крапивы (*Urtica L.*), борщевика (*Hieracium L.*), люцерны (*Medicago L.*), клевера (*Trifolium L.*), шпината (*Spinacia L.*), в кожице красного перца, в плодах абрикоса (*Armeniaca Scop.*), рябины (*Sorbus L.*), облепихи (*Hippophaë L.*), апельсинов, мандаринов, томатов, банана (*Musca L.*), дыни (*Melo sativus Sager. ex M. Roem.*), пальмовом масле. В моркови β -каротин составляет около 85 % общего количества каротина. Каротин обнаружен также в цветках нарцисса (*Narcissus L.*), одуванчика (*Taraxacum Wigg.*), буквицы (*Betonica L.*) и др.

В зеленых частях растений каротины часто замаскированы хлорофиллом и проявляются только в период созревания плодов, при осеннем пожелтении листьев и в некоторых иных условиях. В онтогенезе цветковых растений содержание каротина изменяется: обычно в листьях и других органах количество желтых пигментов увеличивается, когда растения вступают в репродуктивную фазу, а к концу вегетационного периода снижается. Например, у кукурузы количество каротина в зеленых листьях значительно возрастает к периоду созревания пыльцы. К стадии цветения, например, гороха (*Pisum L.*), пшеницы, к периоду распускания цветочных почек абрикоса количество каротина возрастает иногда в 19 раз. В зеленых плодах абрикоса количество каротина составляет 7, а в зрелых — до 35 мг на 100 г сухого вещества. От зеленых кормов, богатых каротином, зависит и качество продуктов животноводства: например, летнее молоко, сливочное масло и яйца значительно богаче витамином А, чем зимой.

У различных групп грибов выявлены α -, β -, γ -каротины в разных сочетаниях. На их биосинтез также оказывают значительное влияние условия питания. Например, плесневый гриб *Mucor hiemalis Wehm.* при выращивании на ацетате как единственном источнике углерода синтезирует β -каротин. Каротины содержатся в спорангиях и спорах, гаметангиях и гаметах, в гимениальном слое сумчатых и базидиальных грибов, в вегетативном мицелии. Пигменты грибов очень лабильны, легко окисляются и восстанавливаются, и в зависимости от этого состояния меняется и их окраска.

В составе синезеленых водорослей — наиболее древних фотосинтезирующих организмов — преобладает β -каротин,

а также эхиноенон и миксоксантофилл, характерные только для этих водорослей.

Практическое использование каротинов основывается на биологической связи между каротинами и витамином А. Несколько микрограммов каротина и симптомы авитаминоза А. β -Каротин вдвое активнее, чем его α - и γ -изомеры. Растения не содержат витаминов группы А, они встречаются только в продуктах животного происхождения (после расщепления каротинов животного происхождения). В животном организме каротин распадается с образованием из β -каротина двух молекул витамина А, а из α - и γ -каротина — по одной молекуле. Каротиноиды накапливаются в печени — именно там происходит расщепление молекул каротина (под влиянием фермента каротиназы).

Усвоение организмом человека каротина из овощей достигает 50 %, при этом оно увеличивается при добавлении к пище жиров, токоферола.

Препараты желтого красителя, богатые каротином, можно применять для окраски конфет, плодовых соков, напитков, зимнего масла, сыра, мороженого, хлебных, диетических и многих других продуктов питания. Кроме того, каротин используют в виде антиоксиданта, улучшающего хранение пищевых жиров, и как действующее начало ряда фармацевтических витаминных препаратов. Каротин находит применение и как обезболивающее средство при ожогах и обмороживании.

Желтый краситель получают из цветков ноготков, моркови, тыквы и используют в пищевой промышленности для подкраски масла, маргарина, сыров. В животноводстве в рацион питания входит витаминная мука из люцерны и хвои, содержащая каротин. В чистом кристаллическом состоянии и в виде масляных препаратов в промышленных масштабах получают каротин из специальных сортов моркови, тыквы, плодов шиповника, зеленой хвои, водорослей и других растительных материалов.

Ликопин

Ликопин, как и каротин, имеет суммарную формулу $C_{40}H_{56}$, содержит 13 двойных связей. Спектры поглощения в бензине: 506; 474; 445 нм. Легко растворяется в сероуглероде. Это основное красящее вещество плодов красных томатов. Наряду с другими пигментами он содержится в плодах шиповника, абрикоса, мякоти арбуза (*Citrullus vulgaris* Schrad.), в желто-красных цветках

ноготков, в плодах ярко-красных сортов грейпфрута (*Citrus paradisi* Macfad.), паслена сладко-горького (*Solanum dulcamara* L.), хурмы восточной (*Diospyros kaki* Thunb.) и др. Ликопин обнаружен в некоторых бактериях. Так же, как и каротин, ликопин можно использовать как пищевой краситель; источник промышленного его получения — отходы переработки спелых томатов. Ликопин не оказывает активного действия на организм человека и животных, но по красящим способностям превосходит каротин.

Из рылец цветков шафрана получают краситель — кроцетин (гликозид кроцин), который дает чистую желтую окраску и применяется в кондитерской промышленности. Кроцин обладает исключительно высокой красящей способностью: одна часть его окрашивает в желтый цвет до 200 тыс. частей воды. К желтым пищевым красителям принадлежит и биксин, получаемый из вещества, которое окружает семя биксы аннатовой (*Bixa orellana* L.), его использовали как краситель для сыра и пищевых жиров.

Пигменты осенних листьев — ксантофиллы

Ксантофиллы, или каротинолы, желтые пигменты, — это кислородсодержащие производные каротинов. Они отличаются от последних тем, что их молекулы вместо одной или нескольких метиленовых групп содержат

группы $-\text{C} \begin{matrix} \text{H} \\ \diagup \\ \text{O} \end{matrix}$ или $=\text{C}=\text{O}$. Остановимся на некоторых

из них. В растительных тканях из ксантофиллов преобладает лютеин, который по структуре очень близок к α -каротину, но в отличие от него здесь в каждом ионовом кольце атом водорода замещен гидроксильной группой.

Лютеин, $\text{C}_{40}\text{H}_{56}\text{O}_2$ (рис. 7); спектры поглощения в бензине 477,5; 447 нм. Обнаружен в листьях каштана конского (*Aesculus* L.), крапивы жгучей, шпината, в цветках рудбекии (*Rudbeckia* L.), в клевере красном (*Trifolium sativum* (Sohreb.) Crome), в желтых цветках подсолнечника (*Helianthus* L.) и др.

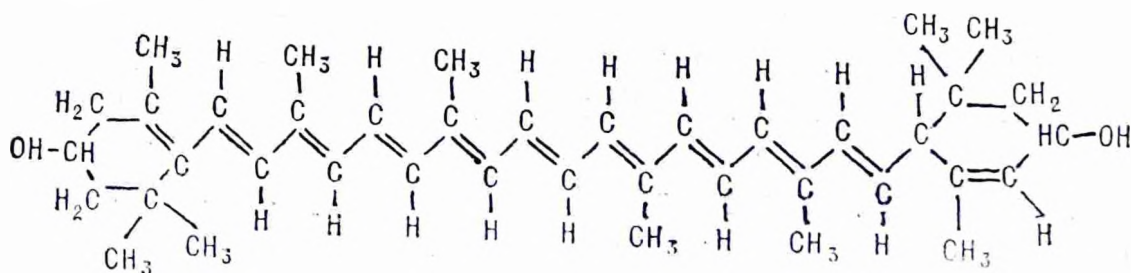
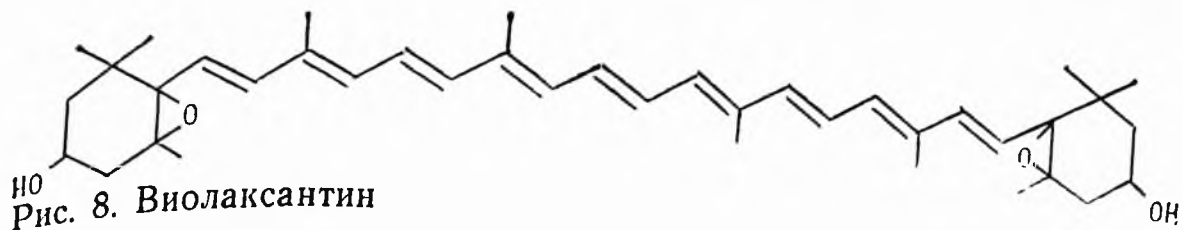
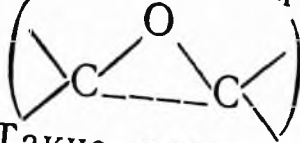


Рис. 7. Лютеин



При затенении листьев образуются более окисленные формы каротиноидов — эпоксикаротиноиды, которые при освещении восстанавливаются в дигидроксикаротиноиды.

Образование эпоксиформ  защищает хлорофилл от фотоокисления. Такие ксантофиллы встречаются у фотосинтезирующих организмов, выделяющих кислород. К эпоксиформам относится виолаксантин (рис. 8), спектры поглощения в бензине 472, 443 нм), обнаруженный в лепестках желтой мать-и-мачехи (*Tussilago L.*) вместе с флавоновым красящим веществом кверцетрином, в ярко-желтых апельсинах, мандаринах, в цветках ноготков, в листьях каштана конского и др. Спектры поглощения лютеина и виолаксантина очень близки, и это затрудняет идентификацию их в смеси пигментов.

Криптоксантин, $C_{40}H_{56}$ (спектры поглощения в бензине 485,5; 452; 424 нм), обнаружен в разросшихся чашечках физалиса (*Physalis L.*), в кожуре плодов мандаринов, в маисе (*Zea mays L.*), красном перце. Это производное β -каротина, обладающее свойствами провитамина А. Рубиксантин, $C_{40}H_{56}O$, — изомер криптоксантина (спектры поглощения в бензине 495,5; 463; 432 нм) — обнаружен в плодах некоторых видов шиповника, но не обладает свойствами провитамина А. Зеаксантин (цеаксантин), $C_{40}H_{56}O_2$ (спектры поглощения близки к β -каротину), содержится в зернах кукурузы, плодах облепихи, в курином желтке и является их основным красящим веществом. Тараксантин, $C_{40}H_{56}O_4$ (спектры поглощения в бензине 473; 443 нм) — изомер виолаксантина — выделен из цветков одуванчика, в которых встречается и лютеин. Флавоксантин, $C_{40}H_{56}O_3$ (спектры поглощения в бензине 450; 422 нм), обнаружен в лепестках некоторых видов лютика, форзиции, совместно с виолаксантин, и цветках других видов растений.

Гликозид кроцин, $C_{44}H_{64}O_2$, желто-оранжевый каротиноид, обнаружен во многих цветках покрытосеменных (*Angiospermae*) растений, в рыльцах шафрана, у многих представителей семейств лилейных (*Liliaceae Juss.*), амариллисовых, у одноклеточной водоросли хламидомонада. Получают кроции из шафрана (в нем его около 5 %).

Фукоксантин, $C_{40}H_{54}O_6$ (спектры поглощения в хлороформе 492; 457 нм), содержится в слоевище бурых (Phaeophyta) и диатомовых (Bacillariophyta) водорослей и является их красящим веществом и вспомогательным пигментом в процессе фотосинтеза.

Ксантофиллы содержат растения различных систематических групп. Замечено, что фотосинтезирующие организмы, выделяющие в процессе фотосинтеза кислород, содержат ксантофиллы — производные каротинов с двумя циклами. У бактерий, грибов и даже фотосинтезирующих бактерий, которые не выделяют кислород, обнаружены ксантофиллы с одним циклом или с открытой цепью.

Пигменты плодов и цветков — флавоноиды

Широко распространены в природе флавоноидные пигменты — гетероциклические кислородсодержащие красящие вещества. Они обуславливают основную гамму окраски растений: красную, фиолетовую, синюю, желтую. Термин «флавоноид» включает большую группу естественных красящих веществ и относится к родственным соединениям: флавонам, флавонолам, антоцианам, ауранам, халконам, катехинам. Флавоноиды имеют общую структуру, состоящую из 15 углеродных атомов. Описано свыше 2 тыс. соединений этого типа (рис. 9—11).

Флавоноиды содержат флороглюциновое кольцо (или пирилиевый радикал) А и пирокатехиновое кольцо Б, соединенные звеном С₃. Все они относятся к многочисленной группе водорастворимых фенольных гликозидов.

Флавоноиды найдены у многих высших растений, водорослей, лишайников, различных видов мхов, грибов, хвощей, плаунов, папоротников. В. И. Палладин называл их дыхательными пигментами: они участвуют в окислительно-восстановительных процессах.

Флавоноидные пигменты дают разнообразные соединения с металлами, кислотами, солями, дубильными веществами, обуславливая большое разнообразие окраски плодов и цветков. За желтую окраску ответственны флавоны и флавонолы, за красную, фиолетовую, синюю — антоцианы. Название пигмента, как правило, дается по названию цветка, из которого он был выделен впервые, а цвет зави-

сит от количества гидроксильных групп, метильных или гликозидных остатков и других факторов.

Практически все краски высших растений — от оранжевой и красной до синей — имеют антоциановую основу. Пестрая окраска цветков зависит главным образом от трех антоцианидинов — пеларгонидина, цианидина и дельфинидина, реже апигенидина.

Флавоноиды принадлежат к наиболее значительной группе красящих веществ у растений — они ответственны за оранжевую, алую, темно-красную, розовато-лиловую и голубую окраски, а также причастны к желтой, кремовой и цвета слоновой кости окраске цветков и плодов.

Антоциановые пигменты эволюционно наиболее древние. Предполагают, что они образовались у простейших растений — гетеротрофов — в процессе эволюции как продукты обмена веществ. Биологическая роль флавоноидных пигментов высших растений выяснена недостаточно. Они встречаются во всех частях растений, связаны с процессом размножения; принимают участие в окислительно-восстановительных обменных процессах, о чем свидетельствует высокая интенсивность дыхания у антоцианосодержащих растений.

Присутствие антоцианов способствует интенсивному поглощению световой энергии. Часть ее превращается в тепло, вызывая повышение температуры листьев. Поглощение определенного участка спектра солнечных лучей зависит от химической структуры пигмента, которая выступает в роли регулятора. Так, синие пигменты в большинстве случаев поглощают больше энергии света, чем красные, поэтому и растения с синими цветками более приспособлены к условиям севера.

Растения, содержащие антоцианы, накапливают больше растворимых углеводов и меньше белкового азота, отли-

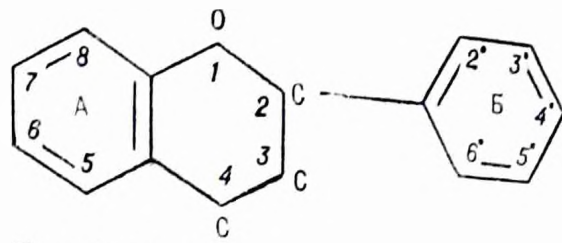


Рис. 9. Флавоны, антоцианы

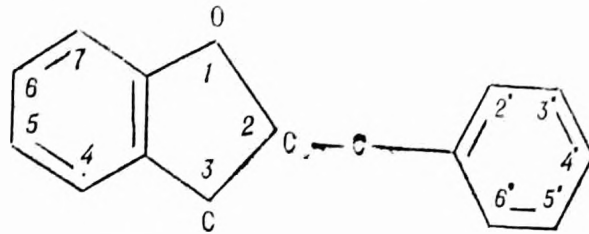


Рис. 10. Ауроны

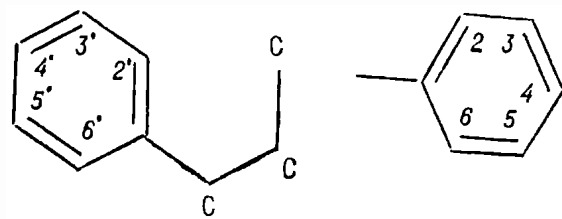


Рис. 11. Халконы

чаются высокой активностью окислительно-восстановительных ферментов, которая, по-видимому, вызывает повышенную устойчивость к неблагоприятным факторам. Одновременно с накоплением антоцианов в листьях усиливается процесс разрушения хлорофиллов.

Ранней весной часто можно наблюдать проростки злаковых растений с красно-зеленой окраской. Можно предположить, что антоциановые пигменты здесь играют роль отражателя ярких солнечных лучей, предохраняя растение от чрезмерного перегрева.

Физиологическая роль флавоноидов связана и с тем, что как регуляторы они имеют значение при росте корней и побегов и при переходе организма в состояние покоя. Низкие концентрации флавоноидов в эксперименте оказывают действие на системы, связанные с ростовыми веществами, у гороха и бобов, а также на рост корней пшеницы в культуре тканей.

Флавоноиды выполняют и защитную функцию в отношении сопротивляемости растения болезням: в их состав входят фенольные компоненты, высокотоксичные для микроорганизмов. Еще Ч. Дарвин заметил, что мутанты диких видов, у которых отсутствует антоцианин, бывают нежизнестойкими, подвергаясь различным заболеваниям, вызываемым грибами. В частности, флавоноид пизатин причастен к сопротивляемости растений грибным заболеваниям. Он отсутствует в ткани здоровых растений гороха, но вырабатывается в корнях, листьях, если растение заражено.

Отдельные группы флавоноидов постоянны для растений, т. е. являются устойчивыми внутривидовыми и родовыми признаками. Их изучение, идентификация имеют значение для хемотаксономии, биохимической систематизации растений, для поиска новых физиологически активных соединений.

Для производства конфет, кондитерских изделий, безалкогольных напитков нужны безвредные красители. И здесь, конечно, большое значение имеют многие растительные экстракты, соки и концентраты, содержащие антоцианы.

Большинство флавоноидов, которые широко распространены в продуктах питания, нетоксичны для человека и животных. Но среди пигментов встречаются и ядовитые красящие вещества, например госсипол (желтый флавоновый краситель) семян хлопчатника, затрудняющий использование жмыхов в корм животным.

Фармакологическая активность флавоноидов проявля-

ется при их попадании в организм. Там они претерпевают изменения, и, конечно, знание путей этого превращения важно с точки зрения активного использования этих веществ. Известно свыше 150 флавоноидов, которые обладают биологической активностью с очень разнообразными типами действия.

Флавоноидные пигменты применяются в медицине, могут служить источником лекарственных веществ, в химических исследованиях. Многие из них имеют свойства витамина Р, предупреждающего (только в сочетании с аскорбиновой кислотой) преждевременную хрупкость кровеносных сосудов, и используются как лечебное и профилактическое средство при сосудистых заболеваниях, гипертонии, атеросклерозе, для нормализации состояния нервной системы.

Витамин Р представляет собой не одно химическое вещество определенной структуры, а целую группу веществ, обуславливающих Р-витаминную активность. Источниками таких веществ являются: малина (*Rubus L.*), земляника (*Fragaria L.*), смородина черная и красная (*Ribes nigrum L.* и *Ribes rubrum L.*), шиповник, облепиха, яблоня (*Malus Mill.*), черноплодная рябина (*Aronia melanocarpa (Michx.) Elliot*), вишня (*Cerasus Mill.*) и др. Из бутонов софоры японской (*Sophora japonica L.*), зеленой массы гречихи (*Fagopyrum Mill.*) получают рутин и кверцетин — флавоноиды с названными свойствами. Рутин применяют также при лучевой болезни и обморожениях. Это очень распространенный флавоноид. Метаболизм рутина исследован у человека, крыс, морских свинок, кроликов. Чайный лист и флеша чайных растений (*Thea sinensis L.*) содержат много веществ с Р-витаминной активностью.

«Растительные хамелеоны».

Антоцианы

После хлорофилла в растительном мире наиболее широко распространены красные, синие и фиолетовые пигменты, которые объединены в общую группу антоцианов (от греческих «антос» — цветок, «цианос» — лазоревый, голубой).

Многообразие окраски плодов, ягод, цветков, листьев растений связано с антоцианами и обусловлено как внешними, так и внутренними факторами организма — температурой воздуха, освещением, питанием, кислотностью клеточного сока и др.

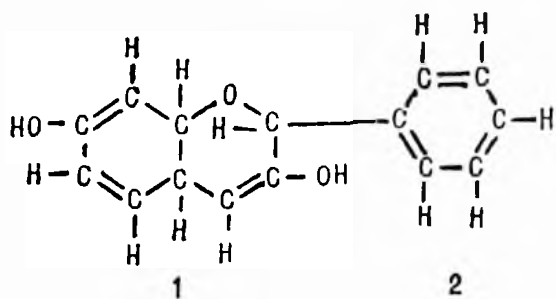


Рис. 12. 2-Фенилфенопирилий (флавилий):

1 — ядро бензопирилия; 2 — фенильное кольцо

остатки сахаров — глюкозы, галактозы или рамнозы — связаны с окрашенным агликоном антоцианидином, истинным красителем. По строению это производные одной и той же ароматической структуры — 2-фенилфенопирилия (флавилий) или 2-фенил-бензопирилия, отличающиеся друг от друга различным количеством гидроксильных и метоксильных групп (рис. 12).

Изменения структуры молекулы флавилия дают разнообразную гамму цветов. Для молекулы антоцианов характерно расположение атомов углерода и кислорода на вершинах шестиугольников — бензольных колец.

Химическая структура антоцианов хорошо изучена. Антоцианы существуют в различных формах — оксониевом катионе, когда при действии минеральных и органических сильных кислот образуются довольно стойкие оксониевые соли красного цвета, в которых кислотный остаток связан с кислородом; карбониевом катионе, когда благодаря фенольным гидроксилам в присутствии щелочи образуются соли синего цвета. Оксониевая структура антоцианов установлена в 1913 г. (биохимиком Р. Вильштеттером), а антоцианидов — в 1914 г. Названия «антоцианы» и «антоцианидины» были даны раньше, чем стал известен их состав и строение (термин «антоциан» впервые введен Марквартом в 1835 г.).

Антоцианы поглощают лучи, мало доступные для хлорофилла. Химическое строение всех природных антоцианов обуславливает их специфический спектр поглощения с двумя максимумами в областях 250—300 и 500—550 нм. Для того чтобы иметь достоверную характеристику известных антоцианидинов, требуется тщательная очистка красящего вещества растительного пигмента.

Разнообразие в структуре антоцианов связано в большей степени с характером, количеством, позицией присоединения остатков сахаров и других радикалов, чем

Антоцианы — пигменты клеточного сока, вакуолей и клеточных оболочек — изучаются давно, но и сейчас их физиологическую роль еще нельзя считать разгаданной. М. С. Цвет называл их «растительными хамелеонами».

Антоцианы содержатся в растениях исключительно в форме гликозидов, в которых

с видом агликона. Шестнадцать основных агликонов (антоцианидинов) (рис. 13) образуют гликозиды, которые распределены в шесть классов и тридцать три типа. У большинства садовых цветков и плодов антоцианидины идентифицированы. Химический синтез антоцианидинов впервые осуществлен в 1928 г. химиком Р. Робинсоном. Но их определение затруднено в связи с многообразием этого класса.

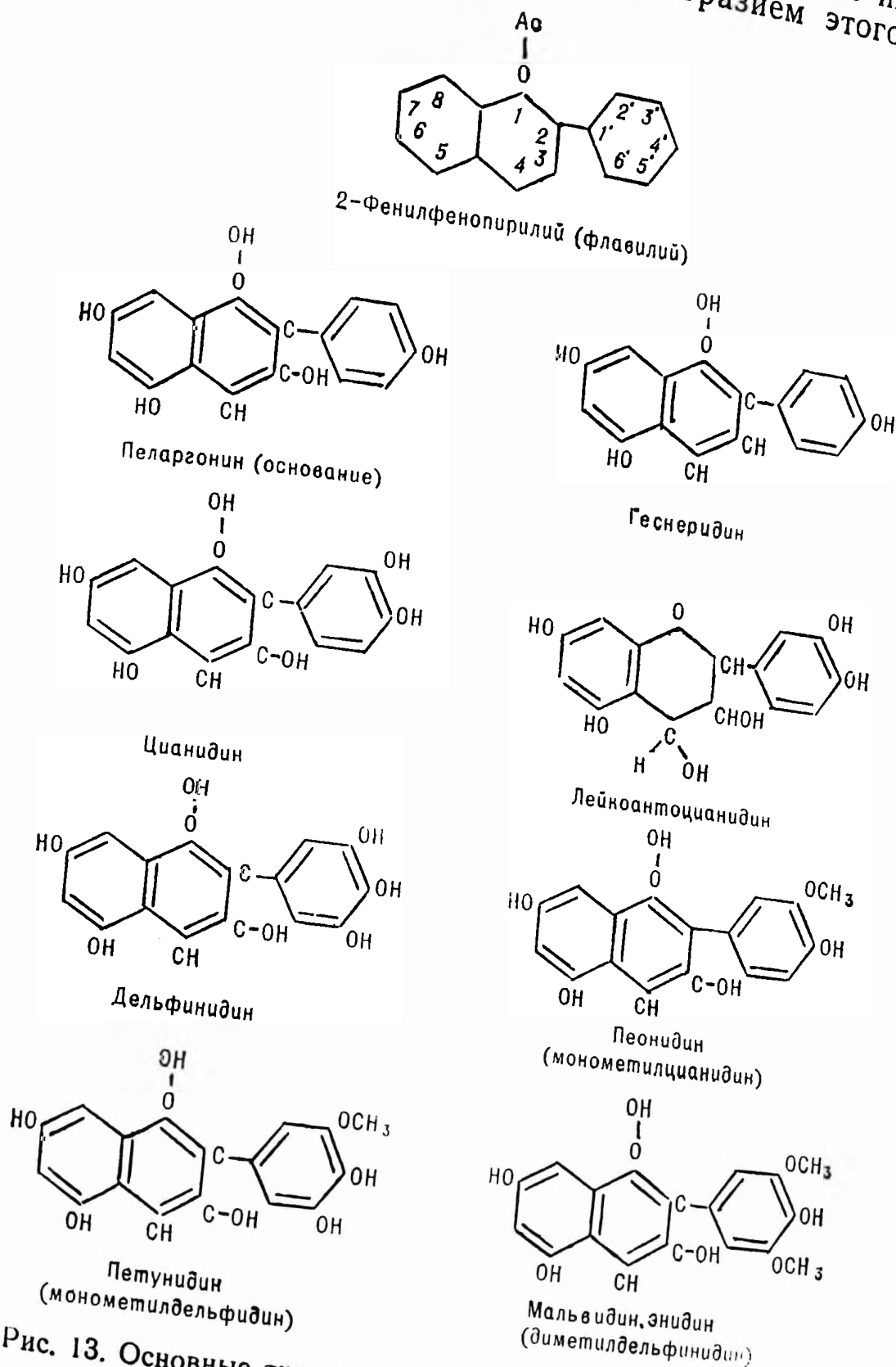


Рис. 13. Основные типы антоцианидинов

са соединений. Для разделения, очистки, идентификации используют несмешивающиеся растворители, хроматографический, фотометрический и другие методы.

Антоцианы легко растворимы в кислотах, спирте, воде, эфирах и других растворителях. В результате гидролиза (при кипячении с кислотами) антоцианы распадаются на различные виды сахаров, принимающих участие в образовании гликозидов, и антоцианидины, имеющие характер пирилиевых солей и очень близкие по структуре к катехинам и флавонам.

Считается, что антоцианы образуются из бесцветного соединения (лейкоформы) в результате окисления. Найдены бесцветные первичные стадии антоцианов, называемые лейкоантоцианами, которые под действием соляной кислоты даже в отсутствие кислорода переходят в обычные красящие вещества. Например, зеленая кожица ягод винограда окрашивается, если обработать ее соляной кислотой при температуре 120 °С,— происходит образование красящего вещества. Лейкоантоцианидины содержатся главным образом в листьях, коре, тканях древесины.

Потенциальную возможность синтезировать антоцианы имеют почти все высшие растения, но значительное накопление этих соединений и проявление специфической окраски наблюдается только у некоторых из них под влиянием условий выращивания. У таких растений преобладает биосинтез антоцианов. Многие растения вырабатывают антоцианы в начальной стадии своего развития, а взрослыми не содержат их; при изменении условий произрастания некоторые растения начинают их продуцировать. Например, у картофеля (*Solanum tuberosum* L.) это происходит при низких температурах и недостатке азота; если из клеток растений, которые не продуцируют антоцианы, приготовить культуру ткани, то в последней они могут продуцироваться. Все это свидетельствует, что у некоторых растений синтезированные антоцианы находятся в бесцветной форме. Неметилированные антоциановые пигменты: цианидин, дельфинидин и иногда пеларгонидин — обычно образуют лейкоантоцианидины.

Основными носителями красящих веществ — антоцианидинов — являются красный пеларгонидин, $C_{15}H_{12}O_6$, который находится в виде гликозидов в цветках герани розовой (*Geranium roseum* L'Herit. ex Steud.), васильков (*Centaurea* L.), георгин (*Dahlia* Cav.), астр (*Aster* L.), в ягодах земляники, в алой редьке посевной (*Raphanus sativus* L.). Известно 22 гликозида пеларгонидина. Лейкопеларгонидин встречается не часто, он обнаружен в семенах

банана, эндосперме пшеницы, в семенной кожуре фасоли (*Phaseolus* L.), у некоторых папоротников (*Filicales*).

Малиновый цианидин, $C_{15}H_{12}O_7$, в сложных формах обнаружен в цветках васильков, роз, астры, тюльпанов (*Tulipa* L.), розовато-лилового львиного зева (*Antirrhinum* L.), в ягодах брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.), смородины, рябины, в плодах ежевики (*Rubus* L.), малины, вишни, терна (*Prunus* L.), в листьях бука лесного (*Fagus silvatica* L.) темно-пунцового. Впервые получен из цветков василька синего (*C. cyanus* L.) гидролизом цианина.

Розово-лиловый дельфинидин, $C_{15}H_{12}O_8$, встречается в живокости. Он получен из основного красящего вещества сокирок полевых (*Consolida regalis* S. F. Gray), обнаружен в ягодах черники (*Vaccinium myrtillus* L.), винограда (*Vitis* L.), в цветках петунии (*Petunia* Juss.), темно-пурпурной мальвы (*Malva atropurpurea* Noé ex Alef.), есть в соке плодов гранатового дерева (*Punica granatum* L.), в кожуре синего баклажана (*Solanum melongena* L.), в лепестках пролески (*Scilla* L.), садового гиацинта восточного (*Hyacinthus orientalis* L.). Лейкодельфинидин обнаружен в листьях высших растений. Структура этих трех пигментов отличается количеством гидроксильных групп.

Геснеридин, $C_{15}H_{20}O_5$, в виде гликозида геснерина содержится в оранжево-красных цветках геснерии сверкающей (*Gesneria fulgens*).

Кроме названных типов антоцианидинов (пеларгонидин, цианидин, дельфинидин, геснеридин) известны и их метоксильные производные. Пеонидин, $C_{16}H_{14}O_7$, — производное цианидина и основное красящее вещество пионов (*Paeonia* L.), из цветков которых он впервые выделен. Содержится также в лепестках розы морщинистой (*Rosa rugosa* Thunb.). Известно 13 гликозидов пеонидина.

Петунидин, $C_{16}H_{14}O_8$, — производное дельфинидина — выделен из лепестков петунии садовой (*Petunia hybrida* hort.), где содержится в форме гликозида петунина. Чистый пигмент есть в лепестках декоративной анхузы (*Anchusa* L.), листьях первоцвета китайского (*Primula sinensis* Sabine ex Lindl.) и ягодах разных видов семейства пасленовых, таких, как красавка белладонна (*Atropa belladonna* L.) и паслен черный (*Solanum nigrum* L.). Известно девять гликозидов петунидина. Большинство темных сортов винограда виноносного (*Vitis vinifera* L.), из которых изготавливают красные вина, содержат петунидин в смеси с дельфинидином и мальвидином.

Мальвидин, $C_{17}H_{16}O_8$ (сирингидин или энидин), — производное дельфинидина — в виде гликозида определяет окраску красной лесной мальвы (просвирняка лесного, зензивера, *Malva sylvestris* L.), ягод синего винограда виноносного. Содержится в лепестках дербенника иволлистного (*Lytrum salicaria* L.), многих видов кипрея (*Epilobium* L.), рододендрона понтийского (*Rhododendron ponticum* L.), кларкии стройной (*Clarkia elegans* Dougl.) и др. Основу красящих веществ европейских сортов винограда составляет энидин, а американских — ампелопсидин. Красящие вещества сосредоточены в кожице ягоды у сортов Кабернэ и Кахет и в мякоти Саперави, Тентюрье.

Гирсутидин, $C_{18}H_{18}O_8$, — также производное дельфинидина — находится в форме гликозида гирсутина в цветках примулы жестковолосковой (*Primula hirsuta* All.). Различные виды примулы содержат и другие антоцианидины, например, розинидан (примула розовая, садовый нарцисс, *Primula rosea* Royle), капенсинидин (*P. capensis*), пульхеллидин (примула хорошенькая, *P. pulchella* Harborne). Антоцианы чаще всего встречаются в высших растениях, реже в низших, обнаружены у мхов (*Musci*), папоротников (*Filicales*).

Существуют соединения, которые по окраске очень похожи на антоцианы, но отличаются от них структурой, например бетанин, находящийся в красной (столовой) свекле (*Beta vulgaris* L.), в цветках кактусов (*Cactus* L.) и легко разрушающийся при нагревании и действии других факторов. Бетацианины характерны для ряда семейств центральнотысячных (Centrospermae). Бетанин находится в очень кислых растворах в форме катиона (фиолетовый), а в щелочных — аниона (красный). Красный пигмент свеклы можно сохранить, добавив катехиновый комплекс чайного растения.

Антоксантин образуется при присоединении к молекуле антоциана атома кислорода. Это вещество интенсивного золотисто-коричневого цвета является причиной окраски первоцветов. Антоксантин растворяется в воде. Не по этой ли причине в дождливую, сырую погоду окраска весенних первоцветов бледнеет? К антоцианам близок по составу черный пигмент антофеин, содержащийся в клеточном соке нектарников и стаминодиев у некоторых видов живокости.

Чаще всего в природе встречаются гликозиды цианидина, дельфинидина и пеларгонидина (при этом гликозиды цианидина встречаются у 69 % фруктов и 50 % цветков, содержащих антоцианы).

Антоцианы содержатся почти во всех растительных тканях в самых разных частях растений: в венчике, лепестках, тычинках, корнях, стеблях и т. д. Во фруктах и овощах (яблоках, сливах, грушах) антоцианы находятся прежде всего в эпидермальном слое. У некоторых сортов вишен, черешен (*Cerasus avium* (L.) Moench.), винограда они есть только в эпидермисе, у других — и в мякоти, причем в эпидермисе их больше. Лучшее всего исследовано распространение антоцианов в цветках, листьях и плодах. Производные пеларгонидина и дельфинидина чаще встречаются в цветках, реже в листьях и плодах. Часто окраска антоцианидина в листьях маскируется хлорофиллом. Осенью при изменении цвета листьев проявляются и антоцианы (накапливаются прежде всего производные цианидина).

Содержание антоцианов в растениях колеблется в широких пределах — от 0,7 % по отношению к сырому веществу в васильке синем до 14 в его садовых формах; во внутренних лепестках георгины изменчивой (*Dahlia variabilis* Desf.) найдено 23,7 % красящего вещества, во внешних 15,1; в высушенных цветках сине-фиолетовых аютиных глазок (фиалка гибридная, *Viola hybrida* Hort.) — до 33 % антоциана, у пеларгонии (*Pelargonium* L'Herit) и просвирняка лесного — до 7 %.

В природе антоцианидины, как правило, существуют в форме солей; в свободном состоянии в перидермальных тканях или в некоторых цветках содержатся одновременно пеларгонидин и цианидин или только цианидин. Свободные основания или внутренние оксониевые соли антоцианидинов (цианидин, пеларгонидин, дельфинидин) окрашивают цветки и ягоды растений в фиолетовый цвет.

Один из главных факторов появления синего цвета у цветков и плодов, содержащих антоцианы, — образование комплексов с металлами. Пигмента голубого цвета как такового не существует. Голубизна у растений почти всегда обусловлена пурпурными антоцианидинами в сложных комбинациях, включающих комплекс с металлом (магnezией, железом, алюминием) и выделенных из цветков василька, люпина (*Lupinus* L.) и др.

Такой комплекс с ионами железа и алюминия, названный протоцианином, получен из цветков василька и наиболее изучен. Кроме того, в него входят ионы олова, магния, калия, пептид, полисахарид и флавоноподобные соединения. Комплексы металлов, дающие синий цвет, образуются только при определенных условиях, включающих антоцианы с определенными группами атомов, ионов

металлов, определенного внутриклеточного минерального баланса.

Изменения окраски, подобно индикатору, у антоцианов и антоцианидинов часто связаны с кислотностью (рН) среды. При рН меньше 6 окраска карминово-красная, 6 — фиолетовая, 8 — синяя, 10 — зеленая. При рН 8—10 окраска неустойчива, она сохраняется в течение нескольких минут. Наибольшая устойчивость наблюдается при рН 1,5—2. Изменения окраски влияют и на спектры поглощения.

Кислая почвенная среда вызывает изменение окраски, например у герани скальной с синими цветками появляются розовые лепестки. В период цветения растений окраска цветков может изменяться, что часто связано с реакцией клеточного сока, в молекулах пигмента происходят сложные химические перестройки. Например, к концу цветения голубая и синяя окраска цветков дельфиниумов (*Delphinium L.*) переходит в фиолетовую и лиловую. О легкости переходов антоцианов из кислой формы в щелочную можно судить по таким примерам. Если синие дикие гиацинты высадить возле муравейника, через некоторое время они становятся красными под влиянием муравьиной кислоты. Лепестки цветков примулы в парах аммиака приобретают фиолетовую окраску, в парах уксусной кислоты — красную. Эти переходы окраски связаны с превращениями антоцианов, со сложными химическими перестройками в молекулах пигмента.

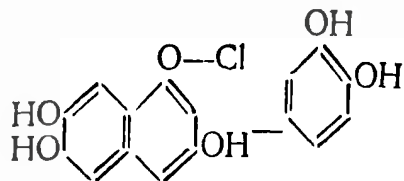
Антоциан из краснокочанной капусты (*Brassica oleracea L.*) тоже исследован как индикатор. Спиртовая вытяжка из листьев этой капусты красно-фиолетового цвета и изменяет окраску в зависимости от рН среды: при рН 4—5 она розовая, 2—3 — красная, 7 — синяя, 8 — зеленая, 9 — зелено-желтая, 10 — желто-зеленая, выше — желтая.

Некоторые флавонолы: морин, кверцетин, рутин — используют в аналитической химии как органические реактивы при определении урана, циркония, олова, титана и др. Антоцианы — простые и надежные гистологические красители.

Установлено, что различные антоцианы могут давать одинаковую окраску цветков и плодов и наоборот — при одинаковом качественном составе антоцианов окраска часто бывает разной.

Лепестки красной розы (*Rosa L.*) и василька (*Centaurea L.*) содержат один и тот же антоциан (красящее вещество цианидин), который при различных условиях

может быть причиной разной окраски цветков растений. Присоединение кислотной группы к кислородному атому цианина и замещение некоторых атомов водорода гидроксильными группами в молекуле дают устойчивую оксидную соль цианина красного цвета, как, например, у красной розы:



Голубая окраска василька устойчива в кислой среде с рН 3,8—6.

Природа металла, образующего комплекс с антоцианидином в растении, влияет на окраску: при комплексообразовании с молибденом возникает фиолетовая окраска, с железом — синяя, с никелем или медью — белая. Строение и свойства комплексных соединений антоцианов со многими металлами еще недостаточно изучены.

Цвет антоцианов определяется и их структурой, входящими в их состав оксигруппами. С увеличением количества фенольных гидроксильных групп цвет изменяется от розового, оранжево-красного к синему, как это наблюдается в ряду пеларгонидин (одна гидроксильная группа) — пеонидин — цианидин — мальвидин — дельфинидин (три гидроксильные группы), а метилирование гидроксильной группы изменяет цвет в этом ряду в обратном направлении — от синего к красному. Кроме числа гидроксильных групп, на цвет влияет и их положение в молекуле.

Изменение окраски растений определяют и такие факторы, как смешение различных антоцианов с флавонами, каротиновыми красящими веществами, образование комплексов с различными органическими веществами, например танинами, галловой кислотой, дубильными веществами и т. д. Предполагается, что у антоцианидинов роль хромофора играет пирильное ядро. Примеси, влияющие на окраску, носят название сопигментов. Это, например, эпикатехин, входящий в состав многих сортов винограда и являющийся производным катехинов, относящихся к группе дубильных веществ.

Образованию антоцианов благоприятствуют пониженные температуры. В холодные периоды вегетации, весной и осенью, в растениях накапливается наибольшее количество антоцианов. Богаты антоцианами и растения

альпийского пояса. Антоциановое окрашивание появляется при неблагоприятных условиях и связано с усилением интенсивности защитных окислительных процессов.

При недостатке калия в питательном растворе изменяется окраска листьев у многих растений. Например, у картофеля, капусты, хлопчатника, citrusовых, яблони появляются бронзовые, коричневые, пурпурные пятна, связанные с появлением антоциановой окраски.

Целебные свойства черной смородины, черники и многих других лекарственных растений зависят от присутствия в них антоцианов и лейкоантоцианов. Изменение окраски антоцианов (красная — в кислой среде, фиолетовая или синяя — в нейтральной, желтая или зеленая — в щелочной) используется для индикации. Применяемый в пищевой промышленности красный с оттенками краситель можно получить из цветков мальвы, темно-синего винограда, клюквы, малины, черники, черной смородины, вишни, томатов, рябины, боярышника, калины, красной свеклы, бобов с черно-фиолетовой оболочкой, красного редиса, лука репчатого с красной шелухой. Многие из антоциановых красителей используются для подкрашивания кондитерских изделий; в ягодном виноделии они обуславливают окраску натуральных соков, настоек, варенья, сиропов, вин, наливок, мармелада, ликеров. Сок ежевики содержит большое количество витаминов и используется для получения антоцианового красителя.

В этих же целях применяют клубнику (землянику) мускусную (*Fragaria moschata* Duch.), рябину, черемуху (*Radus* Mill.), калину и другие растения.

Из цветов, содержащих антоцианы, для подкрашивания пищевых и вкусовых продуктов и напитков в красный цвет используют цветки красной розы и мака (*Papaver* L.). Свежие лепестки розы, содержащие антоцианы, употребляются для приготовления розового меда, варенья, розового уксуса. Содержащийся в красных лепестках цветков мака полевой антоциан применяется в кондитерском производстве.

Антоцианы широко изучают методами бумажной, колоночной хроматографии, электрофореза и др. Установлено, что их содержат листья кочаннокрасной капусты (*Brassica oleracea* L.), кожура красной репы посевной, столовая красная свекла, цветки тюльпанов, примулы (первоцвета, *Primula* L.), флокса (*Phlox* L.), ириса (касатика, *Iris* L.), бегонии (*Begonia* L.), лозга некоторых сортов подсолнечника (*Helianthus* L.), ягоды голубики (*Vaccinium uliginosum* L.), бузины черной (*Sambucus nigra* L.), кожура

красных сортов винограда, красные листья и молодая красная кора эвкалипта (*Eucalyptus* L.), красные осенние листья многих видов. Плоды, например, вишни, гранатового дерева настолько ярко окрашены, что сам сок их вполне пригоден для подкрашивания изделий кондитерского производства. Еще И. В. Мичурин специально занимался выведением сортов вишни, смородины, яблок с повышенным содержанием антоцианов в плодах, чтобы можно было использовать их в пищевой промышленности. Разработан даже метод искусственного воздействия на образование красящего вещества в яблоках. Например, газы, выделяемые яблоками при хранении, адсорбируют гранулированным активированным углем. После дальнейшей экстракции получают раствор, которым опрыскивают листву и плоды на дереве для развития более однородной окраски, чем при обычном созревании.

Антоцианы для окраски пищевых продуктов можно получить из отходов при переработке съедобных ягод: например, из 300 кг клюквенных выжимок выходит 20 кг красной краски. Из свежих несброженных выжимок красных сортов винограда — отходов первичного виноделия и сокового производства — также получают пищевой антоциановый красный краситель энин. (Содержание красящих веществ в ягодах зависит от разных факторов: сорта винограда, степени его зрелости, агротехнических приемов выращивания. Поэтому не каждый сорт может служить сырьем для получения красителей).

Флавоноидные красители (антоцианы, флавоны, флавонолы) обладают также бактериостатическим действием. Антоцианы повышают регенерацию зрительного пурпура, улучшают зрение.

Источником и сырьем для получения желтых флавоновых и флавоноловых красителей, таких, как апигенин и кверцетин, являются щавель конский (*Rumex confertus* Willd.), цветки ромашки (*Matricaria* L.); кемпферол, рутин — цветки каштана конского; кверцетин — листья и цветки каштана конского, цветки липы (*Tilia* L.), листья хурмы (*Diospyros* L.), чешуя лука репчатого.

Кверцетин и рутин, используемые как пищевые желтые красители, обладают и антиоксидантными свойствами. Например, экстракты чешуи лука, содержащие кверцетин и добавленные в мясо, оказывают антиокислительное действие. Лук используется для окрашивания животных и растительных волокон в желтый цвет.

Наш психологический настрой при выборе овощей и фруктов нередко зависит от их окраски. Например,

малина обыкновенная (*Rubus idaeus* L.) красная более предпочтительна, чем желтая. Алые разновидности редьки (*Raphanus sativus* L.) шире распространены, чем белые. Красные пятнышки антоцианина вокруг глазков на кожуре картофеля связываются с качеством.

Во время хранения и переработки плодов пигменты могут разрушаться и изменять свой цвет. Различные способы сушки влияют на окраску антоцианов ягод земляники, малины. Наиболее благоприятна сублимационная сушка с предварительным замораживанием плодов. Окраска легко теряется при подогреве плодов в горячей воде. Например, пигмент пеларгонидин земляники трудно сохранять при приготовлении джема. Фрукты могут терять окраску еще и до тепловой обработки. Здесь, вероятно, проявляется главным образом действие ферментов. На антоцианины действуют два типа ферментов: гликозидазы или антоцианазы, которые гидролизуют их. Эффективность ферментов зависит и от рН, концентрации ионов металла, аскорбиновой кислоты и других компонентов, содержащихся в плодах, овощах. Даже после разрушения ферментов при быстром нагревании плоды могут терять окраску в связи с окислительным разложением, которое ускоряется в присутствии кислорода (перекиси) или свободных ионов металла. Двуоксид серы, широко используемый как консервант, также способствует обесцвечиванию.

Сохранение антоцианиновой окраски — основная проблема при хранении и обработке многих плодов. Во избежание нежелательных изменений внешнего вида пищевых продуктов, содержащих антоцианы, например варенья из роз, соков из малины, вишни, клубники, черной смородины, сливы следует избегать соприкосновения продуктов с металлами, максимально сокращать продолжительность тепловой обработки, предпочитая кратковременную обработку высокой температурой с последующим охлаждением; тем или иным способом удалять из продуктов кислород. Современные способы укупорки в жестяные банки при быстром, кратковременном нагреве позволяют в большинстве случаев в достаточной мере сохранить окраску плодов и довести до минимума ее потерю во время хранения. Иногда же антоциановая окраска продуктов питания мешает и от нее приходится избавляться, например при превращении красного вина в белое. При переработке ягод и плодов бесцветные лейкоантоцианидины превращаются в антоцианидины, и в результате появляется нежелательная окраска, например у бобов. Только опреде-

ленные их сорта, у которых лейкоантоцианидин отсутствует, пригодны для консервирования.

Изучение антоцианов, определяющих разнообразную окраску растений, представляет интерес и для цветоводства. Многообразие и красота цветовой радуги парков и скверов радуют глаз, создают хорошее настроение, повышают жизненный тонус. Главная задача селекции декоративных растений — получение растений с новой, оригинальной окраской, а вот теоретической основой является изучение пигментов цветков.

Разновидности садовых растений и садовых культур целенаправленно отбирались по окраске на протяжении веков. Например, «ошибки», отклонения в окраске тюльпанов были известны и сохранялись в европейских садах еще с XVI в. Селекционеры долгое время стремились получить садовый гибрид дельфиниума (*Delphinium* L.) с красной окраской. Это удалось сделать методом экспериментального мутагенеза. Кислая или щелочная реакции клеточного сока оказывают влияние на окраску, и в связи с этим один и тот же пигмент может вызывать различное окрашивание лепестков. Например, селекционеры пытались скрестить белые садовые формы дельфиниумов с дикими красными. Клеточный сок белых цветков обладает щелочной реакцией и изменяет красную окраску — потомство получается с грязно-пурпурными и фиолетовыми цветками. Чисто синие разновидности садовых растений редки и трудны для интродукции, если их дикий родоначальник не имел голубых цветков. И все же селекционеры заняты поисками голубой розы, голубого львиного зева, желтого душистого горошка. Трудность получения голубой розы заключается в том, что у рода *Rosa* L. не существует внутреннего фактора «носителя» голубого цвета. В голубоватых оттенках пурпурных разновидностей содержится цианидин, возможно, сопигментированный лейкоантоцианидином. Вполне вероятно, что у представителей роз существует какой-то фактор (может быть, высокое содержание лимонной кислоты), мешающий ионам металла формировать в лепестках такой комплекс, который давал бы синюю окраску. Но поиск продолжается...

Образование антоцианов, как и других пигментов, в растении контролируется генами, которые идентифицированы у большинства изученных растений. Обнаружены гены, контролирующие метилирование, гликозирование отдельных флавоноидов; гены, ответственные за структуру флавоноидов, взаимодействие с внешними факторами.

Желтые пигменты. Флавоны

В горах в период цветения растений преобладает желтая окраска и цвета слоновой кости, которые связаны с наличием флавонов. Тропические и альпийские растения при участии флавонов поглощают ультрафиолетовые лучи и тем самым предохраняют хлорофилл и цитоплазму от разрушения.

С химической точки зрения между флавонами, флавонолами, антоцианами и катехинами существует определенная взаимосвязь. От флавонов и родственных им флавонолов происходят антоцианидины (их образование идет путем восстановления желтых пигментов и перегруппировки атомов в молекулах). Взаимосвязь флавонолов и антоцианидинов с катехинами подтверждена в 1927 г. восстановлением кверцетина в эпикатехин (цианидин — промежуточный продукт):



Флавоны (от латинского *flāvus* — желтый) сосредоточены в клеточных вакуолях эпидермальных тканей. Они относятся к ароматическим соединениям, которые выделены из окрашенных растений, а также получены синтетически. Главные различия флавонов заключены в количестве и расположении гидроксильных групп.

Максимумы поглощения флавонов лежат в областях 250—270 и 330—350 нм. В растениях чаще всего встречаются апигенин, лутеолин и др. Апигенин, $C_{15}H_{10}O_5$, содержится в форме гликозида апиина, $C_{26}H_{28}N_{14}$, в петрушке (*Petroselinum Hill*), лутеолин, $C_{15}H_{10}O_6$, — в резеде (*Reseda L.*), дроке красильном (*Genista tinctoria L.*), в листьях наперстянки (*Digitalis L.*). Веками использовали резеду желтенькую (*Reseda luteola L.*) как краситель, придающий изделию оранжево-желтую окраску.

Флавонолы

Флавонолы — высокоокисленные вещества — содержатся в цветках, а также в листьях растений вместе с антоцианами. От флавонов они отличаются наличием гидроксильной группы в положении 3, а от антоцианов — кетонной группой.

Самые распространенные флавонолы — кверцетин, ха-

рактический для дуба кра-
 сильного (*Quercus tinctoria* (L.) Bartr.), кемп-
 ферол и мирицетин. В ли-
 стьях однодольных (*Mono-*
cotyledones) преобла-
 дает кемпферол: он обна-
 ружен у 26 % видов,
 кверцетин — у 17 %. Сре-

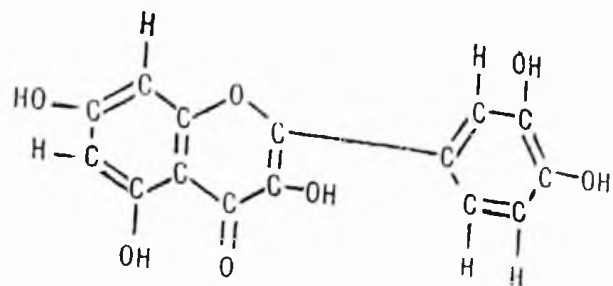


Рис. 14. Кверцетин

ди однодольных много видов растений с белой окраской
 лепестков, у которых преобладают гликозиды кемпферола
 (у 81 %, в то время как гликозиды кверцетина — у 17).
 Флавонолы и флавоны имеют близкие максимумы
 поглощения в ультрафиолетовой области спектра: 250—270,
 350—390 нм. Для флавонолов определен дополнительный
 максимум поглощения — 300 нм.

Флавонол кверцетин, $C_{15}H_{10}O_7$, (рис. 14), его многие
 гликозиды имеют желтую окраску и используются как
 желтый пищевой краситель; они содержатся в околоплод-
 никах каштана конского, в листьях винограда, в хмеле
 (*Humulus* L.), чае, ясене (*Fraginus* L.), фиалке (*Viola* L.),
 молочае (*Euphorbia*), сумахе (*Rhus* L.), софоре (*So-*
phora L.), клевере, красных розах, груше (*Pyrus* L.), сливе
 (*Prunus* L.), боярышнике, в пыльце кукурузы, чешуе лука,
 плодах цитрусовых, цветках бузины, стеблях томата,
 в листьях и стеблях гречихи. Максимумы поглощения в
 ультрафиолетовой части спектра: 375 и 258 нм.

К гликозидам кверцетина относятся кверцитрин, изо-
 кверцитрин, инкарнатрин, рутин (софорин) и др. Рутин,
 $C_{27}H_{30}O_{16}$, содержится в опавших листьях, им богаты стеб-
 ли и зеленая масса гречихи, нераспустившиеся цветки
 софоры японской (*Sophora japonica* L.), садовый кустар-
 ник рута душистая (*Ruta graveolens* L.), цветки бузины
 канадской (*Sambucus canadensis* L.), семена хлопчатника.
 Он извлечен из листьев дикой вишни, сливы, абрикоса,
 терна. Рутин обладает Р-витаминной активностью.

Кемпферол, $C_{15}H_{10}O_6$, содержится во многих растениях,
 в том числе в робинии ложноакация (белая акация, *Robin-*
ia pseudoacacia L.) в форме робинина, $C_{33}H_{40}O_{15}$, — три-
 сахара. Мирицетин, $C_{15}H_{10}O_8$, обнаружен в листьях и
 коре восковника (*Myrica pagi* Thunb.), различных видов
 сумаха.

В Америке, Индии произрастает тутовое дерево кра-
 сильное (*Morus tinctoria* L.), которое содержит морин,
 $C_{15}H_{10}O_7$, применявшийся для крашения шерсти и хлопка.

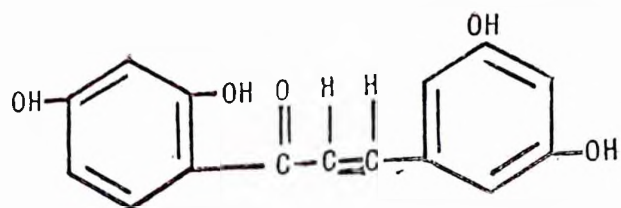


Рис. 15. Бутеин

тина 3-трирамнозида, $C_{34}H_{42}O_{20}$. Экстракты крушины применялись для окрашивания шерсти в оранжевые и желтые тона, в ситцепечатании.

Сейчас морин используют в виде органического реактива. В ягодах колючей крушины (*Rhamnus L.*) обнаружен рамнетин, $C_{16}H_{12}O_7$, в виде гликозида ксанторамне-

Халконы, ауруны

Предшественниками широко распространенных флавоноидных пигментов являются халконы и ауруны, которые (в виде гликозидов) встречаются всего в нескольких семействах растений, и их легко выявить, например, если желтые цветки окуривать щелочным дымом сигареты. При наличии халконов и аурунов окраска изменяется и становится оранжевой или красной. Бутеин (рис. 15) кореопсиса гигантского (*Coreopsis gigantea*) — типичный представитель халконов, а ауреузинидин кислицы поникшей (*Oxalis corniculata Thunb.*) и львиного зева крупного — аурунов.

Рибофлавин

Рибофлавин, $C_{17}H_{20}N_4O_6$, или лактофлавин, витамин B_2 — биологически активное вещество, обладающее яркой зеленоватой флюоресценцией (рис. 16). Он относится к азотсодержащим желтым красящим веществам — лиохромам, которые отличаются от липохромов — каротиновых красящих веществ — химическим составом и свойствами.

Желтая окраска его обусловлена пигментом флавинового типа. Флавины широко распространены в растениях и тканях различных органов животных (флавины, обнаруженные в тканях животных, растительного происхождения). В 1933 г. установлена структура рибофлавина, а в 1935 г. он был впервые синтезирован.

Это кристаллическое вещество, хорошо растворимое в воде, метиловом, этиловом, бутиловом, амиловом спиртах. Спектр адсорбции в воде имеет три максимума: 269, 372 и 445 нм. Присоединяя два атома водорода, рибофлавин превращается в лейкофлавин (при этом исчезают его окраска и флюоресценция). Рибофлавин очень чувствите-

лен к свету. Продукты, образующиеся в результате разложения рибофлавина, теряют свойства витамина (поэтому молоко, например, не стоит оставлять на ярком солнечном свете). Рибофлавин устойчив к нагреванию, а значит, не разрушается при варке пищи.

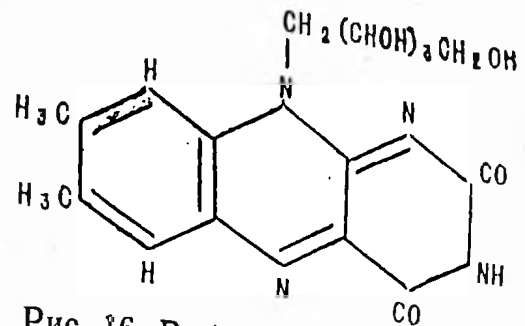


Рис. 16. Рибофлавин

В организме человека рибофлавин участвует в образовании окислительных ферментов, в частности их активной части используют для получения витамина (Eremothecium ashbyi). Мицелий его в оптимальных условиях синтезирует большое количество чистого рибофлавина: от 1 до 6 г на литр среды.

Рибофлавин применяют в медицине при заболеваниях глаз, а также при анемии. Недостаточность витамина в пище сопровождается поражением кожи, заболеванием глаз, легкой утомляемостью, нарушением процессов окисления органических веществ и вследствие этого остановкой роста у детей и другими нежелательными явлениями. Потребность организма человека в рибофлавине составляет 2—3 мг в сутки. В овощах и фруктах содержание его незначительно. Он обнаружен в листьях шпината, плодах цитрусовых, моркови, в винограде. Витамин накапливается при созревании вина. Им богаты дрожжи, ткани печени, почек, мозга, яйца, молоко, рыбные продукты. Овощи и фрукты, которые хранятся при комнатной температуре в течение 10 дней, теряют до 50 % рибофлавина.

Пигменты водорослей — фикобилины

Фикобилины — пигменты красных (Rhodophyta) и синезеленых (Cyanophyta) водорослей. Такое название они получили из-за близкого родства с пигментами желчи (от греческого «фикос» — водоросль и латинского «билис» — желчь). К ним относятся красный фикоэритрин, $C_{34}H_{47}N_4O_8$, — преобладающий пигмент красных водорослей и синий фикоцианин, $C_{34}H_{42}N_4O_9$ (рис. 17) — основной пигмент синезеленых водорослей. Оба эти пигмента сопутствуют хлорофиллу, но содержание их значительно

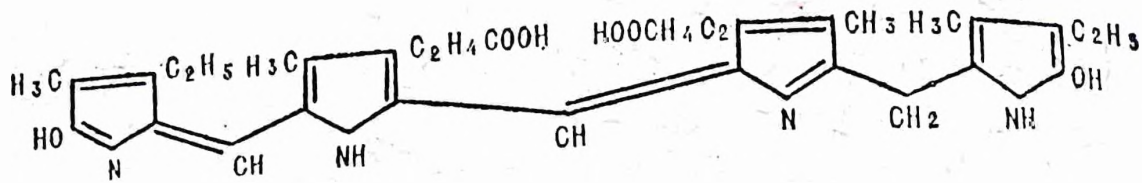


Рис. 17. Фикоцианин

меньше. Они нерастворимы в органических растворителях, извлекаются водой после растирания ткани и автолиза.

Это комплексы белков и растительных желчных кислот, основу небелковой (хромофорной) части которых составляет цепочка из четырех пиррольных колец, соединенных метиленовыми и метиновыми мостиками. Хромофорные группы, по-видимому, соединены с белками двумя типами связей — лабильными и очень прочными.

В хлорофилле четыре пиррольных кольца соединены в порфириновое ядро, у фикобилинов же кольца находятся в состоянии открытой цепи и без металла. Флюоресценция фикоэритрина и фикоцианина свидетельствует об их высокой оптической чувствительности и высокой биологической активности. Нативные фикоцианины и аллофикоцианины в растворе обнаруживают красную флюоресценцию, а фикоэритрины — оранжевую. Как дополнительные фотосинтетические пигменты, они выполняют роль светособирающей антенны, обеспечивая эффективную передачу поглощенной ими энергии солнечного света к фотохимически активным молекулам хлорофилла *a*.

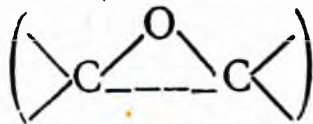
Фикобилины поглощают кванты света в зеленой и желтой частях спектра, т. е. между двумя максимумами поглощения хлорофилла: 615—622 нм для фикоцианинов и 500—570 нм для фикоэритринов (водные растворы, рН 6—7). Фикобилины локализованы в особых частицах клетки — фикобилисомах. Так, глубоководная водоросль филлофора содержит хлорофилл, каротиноиды и фикобилины (фикоэритрин и фикоцианин), которые маскируют зеленую окраску, цвет основного пигмента фотосинтеза.

Пигменты и среда

Весь комплекс экологических факторов, т. е. условия местообитания: рельеф местности, почва, температура воздуха и почвы, влагообеспеченность, освещенность и др. — оказывает влияние на окраску растений. Растительный организм адаптируется к условиям внешней среды, и это сказывается на особенностях пигментного

аппарата. Могут изменяться структурные элементы ассимилирующей клетки, участвующие в поглощении и преобразовании энергии солнечного света. Различные условия солнечной радиации вызывают изменения поверхности листа, его толщины, количества пластид, величины хлоропластов.

На протяжении суток содержание пигментов не остается постоянным — оно может изменяться в зависимости от освещенности и физиологического состояния растения. В полдень, когда солнечный свет содержит максимум коротковолновых лучей высокой интенсивности, увеличивается содержание хлорофиллов и каротиноидов. В зеленых листьях на свету происходит взаимопревращение ксантофиллов: в утренние и вечерние часы снижается количество лютеина или зеаксантина, т. е. ксантофиллов, которые содержат гидроксильные группы (ОН), и повышается содержание виолаксантина — ксантофилла, содержащего как гидроксильные, так и эпоксидные группы



Но сумма основных каротиноидов остается постоянной.

В зависимости от высоты местности над уровнем моря, продолжительности солнечного излучения могут быть существенные отличия в состоянии пигментной системы растений. Чем выше в горах произрастают растения, тем ярче их цветки. Например, окраска цветков герани холмовой (*Geranium collinum* Steph.) заметно изменяется по мере увеличения высоты — сиреневая сменяется сине-голубой. Растения гор обитают в мощном потоке ультрафиолетовых лучей. Альпийские растения очень светолюбивы, у них высокое соотношение хлорофиллов *a* и *b* (около 5,5). Клеточный сок таких растений богат антоцианами, которые, поглощая активный ультрафиолетовый свет, предохраняют фотосинтетический аппарат растения от перегрева и фотоокисления.

В течение вегетации, т. е. в определенные фазы развития растения, содержание пигментов также постоянно и закономерно изменяется. В период интенсивного роста, подготовки растения к цветению содержание хлорофиллов и каротиноидов самое высокое, а к концу вегетации уменьшается. Динамика содержания пигментов в листьях сельскохозяйственных и дикорастущих растений подчинена одним и тем же закономерностям. Для растений открытых мест характерно высокое содержание хлорофилла *a*.

Изменение соотношения хлорофиллов *a* и *b* зависит

от многих внешних факторов, особенно от интенсивности освещения, а также от неоднозначного внутреннего состояния растительного организма, т. е. от стадии развития, и колеблется в пределах от 2 до 5. В степных зонах при повышении температуры воздуха и почвы, увеличении солнечной радиации в растении повышается содержание хлорофилла *b* (тем самым снижается тепловое воздействие). Соотношение хлорофилла *a* к *b* уменьшается. Максимум поглощения сдвигается в коротковолновую сторону, где кванты света при большей энергии обладают меньшим тепловым эффектом. Снижается перегрев растения. Смещение соотношения хлорофиллов, по-видимому, результат как генетического влияния, так и адаптации в ходе эволюции к условиям освещения.

Большое влияние оказывает световой режим на формирование пластидного аппарата и накопление пигментов. При сравнительно продолжительном затенении белково-липидная структура и функции хлоропластов нарушаются, но при восстановлении нормальных световых условий восстанавливаются.

Южные, особенно степные формы растений обычно содержат хлорофилла меньше, чем северные. Это дает им возможность поддерживать энергетический баланс в условиях интенсивной радиации, высоких температур и недостатка влаги. В условиях же хорошего водоснабжения в южных районах содержание хлорофилла высокое: испарение влаги идет активно, и энергетический баланс позволяет осуществлять интенсивный фотосинтез. У поливных культур в полупустынных или степных зонах — хлопчатника, свеклы — зеленая окраска листьев интенсивнее, чем у растений неорошаемых участков (там она серо-зеленая).

Листья растений затененных мест под пологом леса окрашены в яркий зеленый цвет, у них высокое содержание хлорофилла. Это дает возможность улавливать и использовать свет даже низких интенсивностей.

Улучшение водоснабжения и питания, особенно азотного, способствует увеличению содержания хлорофилла в листьях, интенсивности фотосинтеза. Вот почему посевы, достаточно обеспеченные влагой и питанием, легко отличить по интенсивной зеленой окраске. Такие растения дают и наибольшие урожаи. Но бывает и так, что растения обитают в условиях высокой солнечной радиации и недостаточного снабжения водой и не имеют интенсивной зеленой окраски, а интенсивность фотосинтеза все-таки высокая. В этом случае хлорофилл работает более эффективно. При снижении содержания хлорофилла в листьях сни-

жается интенсивность фотосинтеза, но не пропорционально. Возможность интенсивного фотосинтеза в ранние утренние и вечерние часы, при остальных благоприятных условиях, объясняется тем, что хлорофилл образуется в листьях растений с некоторым запасом.

Приспособление пигментного аппарата к интенсивности света и спектральному составу особенно ярко выражено у представителей водной флоры. Влияние спектрального состава и интенсивности света на пигменты водорослей было замечено в конце XIX в. Солнечный свет, проходя через слой воды толщиной несколько метров, становится менее интенсивным, сине-зеленым. У глубоководных водорослей, подобно тенивым растениям, содержание пигментов специфично. У бурых (*Phaeophyta*) и красных (*Rhodophyta*) водорослей, которые обитают на большой глубине, куда проникает мало красных лучей, пигментный комплекс включает хлорофилл, фукоксантин, фикоэритрин и каротиноиды. Перестройка пигментного аппарата водорослей в зависимости от условий внешней среды настолько значительна, что изменяется их окраска. Красные водоросли, растущие на поверхности водоемов, часто имеют зеленую окраску, сине-зеленые зеленеют в красном свете, синеют в зеленом, желтеют в сине-зеленом. Изменения окраски связаны с перераспределением соотношения пигментов фотосинтетического аппарата (главным образом, хлорофилла *a*, фикобилинов, фикоэритринов).

Известно, что температурный фактор не безразличен для растительного организма. Реагирует на него и пигментная система. Снижение температуры ниже обычной сказывается на внешних признаках растений, в частности на окраске. Еще в 1876 г. на заседании Общества естествоиспытателей при Казанском университете Ю. Шелля докладывал о своих наблюдениях по изменению окраски листьев в зависимости от температуры. Красный цвет листьев щавеля кислого, будры плющевидной (*Glechoma hederacea* L.), спиреи (таволги) вязолистной (*Spiraea ulmifolia* Scop.), костра безостого (*Bromus inermis* Leys.), фиалки песчаной (*Viola arvensis* DC.), настурции садовой (капуцина большого, *Tropaeolum majus* L.) при повышении температуры весной с 4 до 12 °C переходил в зеленый.

В листьях вечнозеленых растений, например магонии (*Mahonia* Nutt.), плюща обыкновенного (*Hedera helix* L.), фотинии (*Photinia* Lindl.), поздней осенью при постепенном снижении температуры появляются антоциановые пигменты, причем у плюща обыкновенного только у освещенных растений, а затененные остаются зелеными. Содерж-

жание хлорофиллов также изменяется: в осенне-зимний период хлорофилла *a* больше в листьях зеленых растений, хлорофилла *b* — в красных, содержащих антоцианы. Антоциановая окраска исчезает с наступлением весны, т. е. с повышением температуры; содержание хлорофиллов становится одинаковым.

Процесс биосинтеза пигментов тесно связан с синтетической деятельностью корневой системы. Окраска может изменяться в зависимости от наличия в почве тех или иных химических элементов. Отсутствие в питательной среде железа, марганца, меди, серы, азота, калия задерживает образование хлорофилла, вызывает заболевание растений хлорозом.

Железо — элемент минерального питания, который обеспечивает нормальный синтез и накопление хлорофилла, образует комплексные соединения. Оно участвует в окислительно-восстановительных процессах при синтезе хлорофилла и его предшественников. Марганец повышает устойчивость хлорофилла к разрушению. Недостаток его в почве сказывается на окраске листьев: например, у бобовых (*Vicia faba* L.) они становятся светло-зелеными или желтыми; у томатов изменения тоже заметны — только жилки остаются зелеными; листья столовой свеклы приобретают темно-красную до фиолетового оттенка окраску. Один из показателей недостатка меди в почве — светло-зеленая окраска растений (у томатов — темная, синевато-зеленая). При недостатке цинка появляется пятнистость листьев, окраска между жилками становится желто-зеленой, а с возрастом — багрово-красной. Недостаток молибдена особенно хорошо заметен у клевера и трав: листья их становятся бледно-зелеными на фоне густо-зеленой окраски при достаточном обеспечении молибденом.

В состав молекул хлорофилла и белков входит азот, активно влияющий на работу фотосинтетического аппарата. При достаточном снабжении азотом листья имеют интенсивную зеленую окраску (происходит активное новообразование хлоропластов и накопление хлорофиллов).

Определенные условия питания, например готовыми органическими веществами, вызывают у некоторых объектов переход хлоропластов в хромопласты, т. е. зеленых пластид в цветные или бесцветные (лейкопласты). Это часто можно наблюдать в период формирования органов цветка.

Итак, пигментный комплекс растений представляет собой сложную и лабильную систему, которая чутко реагирует на изменение условий внешней среды.

Многогранная роль пигментов

Зеленые растения не могут существовать без света — источника энергии, а фотосинтез — это уникальный процесс, в результате которого синтезируется органическое вещество, трансформируется и аккумулируется солнечная энергия. Основной орган фотосинтеза — листья зеленых растений. В способности осуществлять фотосинтез и заключается их «космическая роль». Пигментная система растительного организма (хлорофиллы, каротиноиды — каротины и ксантофиллы, антоцианы, фикобилины) поглощает и превращает световую энергию, т. е. является основным оптически деятельным компонентом листьев растений.

Несмотря на разнообразие пигментов, хлорофилл в процессе эволюции занял ведущее положение в живой природе, а его уникальные свойства — результат исторического процесса приспособления растений к использованию солнечной радиации. При фотосинтезе происходит первичный акт поглощения квантов света хлорофиллом, и зеленый пигмент листьев, как мы уже говорили, играет роль фотосенсибилизатора. В растительном организме поглощенная солнечная энергия преобразуется, участвуя в сложном многоступенчатом синтезе: из полностью окисленных минерализованных веществ — углекислоты и воды, а также азота, серы и других минеральных элементов создаются органические вещества, а вместе с тем и живые организмы. Синтезированные зелеными растениями органические вещества — пища для всех остальных организмов на Земле.

Пигментная система хлоропластов выполняет разнообразные функции. Многие процессы жизнедеятельности растительного организма, такие, как фотосинтез, фотопериодизм, морфогенез, ростовые процессы, фототаксис, тропизмы, воспроизведение, прорастание семян, происходят при участии хлорофилла, каротиноидов и фитохрома.

Содержание хлорофилла в какой-то мере определяет скорость развития растений, ростовых процессов. В определенном периоде онтогенеза растений иногда в листьях бывает избыточное содержание хлорофилла. Повышенный синтез хлорофилла, не всегда необходимый для протекания фотосинтеза, свидетельствует об участии пигмента в органообразовательных процессах, о готовности растения к цветению.

Многие физиологические процессы, в том числе рост стебля и листовых пластинок, всхожесть семян, образование антоцианов, биосинтез каротиноидов, контролирует и регулирует фитохромная пигментная система. Фитохром является пусковым механизмом жизненных процессов семян. Фитохром фотообратим, он существует в двух взаимопревращающихся формах: с максимумом поглощения 660 нм (Φ_{660}) голубого цвета и 730 нм (Φ_{730}) зеленовато-синего — т. е. взаимопревращение происходит при очень низких интенсивностях красного и дальнего красного света, которых совершенно недостаточно для осуществления фотосинтеза. Этот светочувствительный пигмент (соединение пигмента с протеином) открыт в 1952 г. Структура фитохрома близка к структуре фикобилинов. У растений, выращенных в темноте, фитохром находится в форме с максимумом поглощения при 660 нм. При освещении растений красным светом пигмент активируется и превращается в другую форму, поглощающую свет в дальнейшей красной области спектра (730 нм). Красный свет необходим для развития растений: он задерживает иногда цветение, способствует прорастанию семян, влияет на появление красной окраски. Механизмы участия фитохромов в синтезе и превращении ряда веществ, в том числе и пигментов, исследуются.

Листья растений поглощают 80—90 % энергии видимой фотосинтетически активной части солнечного спектра, 5—12 % ее отражается от их поверхности и 5—8 % пропускается. Окраска растений — результат приспособления организмов, связанного с физико-химическими свойствами пигментов, к внешним условиям среды: климату, солнечной радиации. Наличие различных пигментов обеспечивает поглощение растениями солнечного света в широком спектральном диапазоне, эффективное перемещение и локализацию энергии возбуждения в активных центрах. Доступные для растений разных экологических групп спектральный состав и интенсивность солнечного света различаются, так как комплекс пигментов в растениях зависит от систематического их положения, от онтогенетического состояния и условий существования. В процессе эволюции растения разных местообитаний вырабатывали свой характерный состав пигментов, позволяющий им при различных условиях существования приспосабливаться и наиболее эффективно использовать доступный свет.

Теневыносливым растениям, к которым относятся травянистые растения лиственных и хвойных лесов, достаточно света, который проникает сквозь кроны деревьев и

кустарников. Нижние ярусы листьев в посевах даже одной культуры (монокультуры) получают гораздо меньше световой энергии, чем верхние. Только десятая часть дневного света доступна тропическим травам, растущим в тени деревьев и лиан. Листья теневыносливых растений имеют насыщенно зеленую окраску и эффективно поглощают доступный им свет. Содержание хлорофилла *b*, который активно поглощает красные лучи в более коротковолновой области, у них увеличивается. В результате соотношение хлорофиллов *a* и *b* уменьшается: у светолюбивых растений оно составляет в среднем от 3,5 до 3,9, а у теневыносливых — 2,5. Теневые растения содержат относительно много каротиноидов. Эти изменения в соотношении отдельных пигментов у теневыносливых растений не дают видимых эффектов в окраске листьев, однако их можно рассматривать как явление хроматической адаптации к существованию растений в определенных световых экологических условиях.

Некоторые покрытосеменные растения могут образовывать небольшие количества хлорофилла в темноте. Зеленые пигменты обнаруживаются и в тканях, которые не подвергаются прямой солнечной радиации, например, в зародыше и других частях семени многих покрытосеменных, в коре, древесине, развивающихся пыльниках. Функции внелистового хлорофилла, биологическая сущность этого явления еще требуют изучения. Одни исследователи рассматривают этот хлорофилл как исторически обусловленный, но утративший свое физиологическое значение признак, другие считают, что наличие хлорофилла, например, в зародыше делает его более независимым от материнского организма на первых этапах жизни, т. е. способным накапливать запасные питательные вещества за счет фотосинтетической активности пигмента. Возможно, функция хлоропластов здесь зависит от силы света, проникающего к зеленому зародышу, т. е. хлорофилл либо играет роль запасного вещества, либо участвует в процессе фотосинтеза.

Некоторые ткани коры и древесины деревьев на протяжении всей их жизни содержат хлоропласты и окрашены в зеленый цвет. Хлоропласты здесь выполняют свою основную фотосинтетическую функцию и в тот период, когда листьев нет, так как процессы обмена в живом организме происходят непрерывно. В коре и древесине зимостойких пород и сортов деревьев зимой обычно содержится хлорофилла больше, чем у менее зимостойких.

Основная роль в процессе поглощения листьями энергии солнечного света принадлежит хлорофиллу, так как количество его в растении значительно выше, чем каротиноидов, зона поглощения света хлоропластами шире, и в солнечном спектре больше красных лучей, которые хорошо улавливаются только хлорофиллом, чем синих, поглощаемых как хлорофиллом, так и каротиноидами.

Хотя роль пигментов цветка в поглощении или отражении солнечных лучей — будто бы сама собой разумеющаяся истина, однако изучена она недостаточно. Яркоокрашенные околоцветники напоминают солнечную батарею, в которой пигменты перерабатывают солнечный свет в тепловую энергию, необходимую для развития репродуктивных органов цветка.

Возможно, что первопричиной возникновения ярких окрасок цветков были какие-то неизвестные особенности обмена веществ, зависящие от внешних условий, которые в ходе эволюции оказались сопряженными с энтомофилией. Но встречается очень много анемофильных (ветроопыляемых) растений, которые имеют яркоокрашенные цветки, и, наоборот, растений, опыляемых насекомыми, с мелкими блеклыми цветками. Например, у лещины (*Corylus avellana* L.) — анемофильного растения — яркий красный пестик. Возможно, окраска эта сохранилась от предковых энтомофильных форм. Яркую окраску можно объяснить и приспособлением цветков лещины, цветущих ранней весной, к низким температурам, способствующим накоплению сахаров и образованию антоцианов. При такой окраске возникает возможность повышения температуры в пестиках, что очень важно при прорастании пыльцевых зерен.

Для насекомых очень важна не сама окраска лепестков, а присутствие нектара в цветке. Конечно, может вырабатываться условный рефлекс на определенную окраску, которая служит насекомому опознавательным признаком, но не дает информации о запасах нектара, что более важно.

Яркая, разнообразная окраска, которой лепестки обязаны антоцианам и другим пигментам, — один из факторов (наравне с запахом, формой), которые способствуют привлечению опылителей — насекомых, птиц — и опылению, распространению семян и, безусловно, служат сохранению видов растений.

На протяжении исторического развития жизни на Земле у растительных и животных организмов вырабатывались приспособления, нередко взаимосвязанные, например

такие, как окраска цветков и цветовое зрение насекомых, способствующие лучшей ориентации, восприятию, опознаванию окружающего мира. Биологическая целесообразность разнообразия окраски цветков связана, в частности, с тем, чтобы сделать их более заметными для определенных видов насекомых-опылителей. Яркая антоциановая окраска плодов земляники, вишни, черной смородины служит распространению животными семян. Связь между окраской цветков и активностью пчел изучается давно. Например, в умеренной климатической зоне цветки растений приобретают голубую окраску, которая наиболее предпочтительна для пчел и связана с присутствием дельфинидина или его производных — у представителей родов первоцвет, колокольчик, анхуза и др.

Окраска плодов и цветков доставляет огромное эстетическое наслаждение. Кроме того, она имеет значение в физиологии питания. У человека создавались прочные интуитивные связи между зрительным восприятием и процессом пищеварения. Установлена прямая связь между цветом и аппетитом. Светлые и теплые тона — красный, оранжевый, желтый — стимулируют так называемую автономную нервную систему человека, которая находится в прямой связи с пищеварительным процессом.

Цвет пищевых продуктов, зависящий от растительных пигментов, — первый показатель, с помощью которого определяется их качество. Цвет считается одной из характерных особенностей каждого пищевого продукта, хотя это не свойство самого продукта, а результат химического строения органических соединений и их адсорбционных способностей. У многих пищевых продуктов по традиции качество связывают с окраской, которая зависит часто, как уже говорилось, от содержания антоцианов. Во время технологической переработки и хранения продуктов и сырья разрушаются пигменты с образованием вторичных продуктов желто-коричневого цвета; кроме того, происходят реакции ферментативного и неферментативного потемнения веществ. По изменению окраски и содержанию антоцианов судят об эффективности технологического процесса.

Цвет красного вина обусловлен не только содержанием антоцианов и танинов, но и физико-химическим состоянием пигментов, которое вызывает разную окраску вина одного и того же типа. Предполагается, что при старении вина происходят структурные изменения антоциановых молекул.

Внешний вид растения, его окраска могут указывать геологам на залежи полезных ископаемых. Например, если

иван-чай (хамерион) узколистный (*Chamerion angustifolium* (L.) Holub) растет над местом залегания урановых залежей, розовая окраска его может изменяться от белой до пурпурной, т. е. давать гамму оттенков. Красные лепестки мака (*Papaver L.*), растущего на медно-молибденовых месторождениях, бывают черными с красной узкой окантовкой или другим рисунком, что связано с действием металлов на растительный организм, его обмен веществ, пигментную систему.

* * *

Жизнь человека не только физически, но и духовно неразрывно связана с природой. Сколько светлой радости доставляет нам причудливая игра красок под лучами Солнца, которое то зажигает, то гасит для нас окружающий мир! В сотворении этой красоты участвуют и пигменты — краски растительного мира. Пигменты играют важную и сложную роль в растительных организмах, участвуют в различных процессах их жизнедеятельности, которые не всегда еще понятны до конца. Пигменты широко применяются в медицине, пищевой, фармацевтической промышленности, при решении вопросов систематики растительных организмов. Выведение высокопродуктивных сортов, разработка новых лекарственных средств и препаратов из растений, обеспечение рационального использования природных ресурсов становятся возможными, если знания о растительном мире достаточно разнообразны и глубоки. Пигментные растительные ресурсы, которые можно использовать, изучены еще не все. Много известно о пигментах, однако есть еще над чем работать и биологам, и химикам, и селекционерам, и фармацевтам, и кондитерам. Углубление знаний о природе и ее явлениях расширяет наш кругозор, учит бережному отношению к окружающему миру, познаваемому через гармонию живого.

Рекомендуемая литература

- Брэгг У. Г. Мир света. Мир звука.— М. : Наука, 1967.— 335 с.
- Вавилов С. И. Глаз и солнце.— М. : Наука, 1981.— 126 с.
- Ветчинкин А. Р. Естественные органические красящие вещества.— Саратов : Приволж. кн. изд-во, 1966.— 250 с.
- Ивэнс Р. М. Введение в теорию цвета.— М. : Мир, 1964.— 442 с.
- Лебедев С. И. Физиологическая роль каротина в растениях.— Киев : Изд-во АН УССР, 1953.— 159 с.
- Лебедев С. И. Физиология растений.— М. : Колос, 1982.— 463 с.
- Максимов В. В. Трансформация цвета при изменении освещения.— М. : Наука, 1984.— 160 с.
- Миннарт М. Свет и цвет в природе.— М. : Наука, 1969.— 344 с.
- Михайлов О. Почему синька синяя?— Наука и жизнь, 1982, № 2, с. 68—72.
- Первухина Н. В. К вопросу о биологическом значении пигментов.— Ботан. журн., 1971, т. 56, № 3, с. 435—438.
- Сытник К. М., Мусатенко Л. И., Богданова Т. Л. Физиология листа.— Киев : Наук. думка, 1978.— 389 с.
- Танчев С. С. Антоцианы в плодах и овощах.— М. : Пищ. пром., 1980.— 302 с.
- Тимирязев К. А. Солнце, жизнь и хлорофилл.— Избр. соч. : В 4 т. М. : Огиз, Сельхозгиз, 1948, т. 1, с. 75—667.
- Федорова Г. А. Естественные красители в плодово-ягодном сырье.— М. : ЦИНТИПищепром, 1965.— 39 с.
- Шаронов В. В. Свет и цвет.— М. : Физматгиз, 1961.— 311 с.

Список цветных иллюстраций

1. Цветы и камень: резуха кавказская (*Arabis caucasica* Schlecht.)
2. Цветок гор — эдельвейс альпийский (*Leontopodium alpinum* Cass.)
3. Пурпурные цветки иван-чая, или хамериона узколистного (*Chamerion angustifolium* (L.) Holub) и желтые крестовника дубравного (*Senecio nemorensis* L.)
4. Цветки (рыльца) крокуса Гейфеля (*Crocus Heuffellanus* Herb.) содержат желто-оранжевый каротиноид кроцетин — желтое красящее вещество.
5. Листья и цветки конского каштана (*Aesculus hippocastanum* L.) содержат ксантофиллы: кверцетин, лютеин, виолаксантин
6. Желтые цветки обыкновенного подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) содержат ксантофиллы (лютеин)
7. Бело-розовая кипень — цветет персик обыкновенный (*Persica vulgaris* Mill.). Пыльники содержат каротиноиды
8. Стручковый перец однолетний (*Capsicum annuum* L.) содержит до ста отдельных пигментов каротиноидов (каротин, капсорубин, капсантин, криптоксантин и др.)
9. Плоды черешни (*Cerasus avium* (L.) Moench) богаты антоцианами
10. В алой редьке посевной (*Raphanus sativus* L.) среди антоцианов преобладает красный пеларгонидин
11. Мякоть арбуза обыкновенного (*Citrullus vulgaris* Scrad.) наряду с другими пигментами содержит ликопин
12. Свидина южная (дерен южный) (*Swida australis* (C. A. Mey.) Rojark. ex Grossh.) с лилово-черными плодами
13. Кожура синего баклажана (*Solanum melongena* L.) богата розово-лиловым дельфинидином
14. Осенняя гамма красок деревьев создается в основном каротином и ксантофиллом. Бук лесной (*Fagus sylvatica* L.)
15. Цветет флокс ползучий (*Phlox reptans* Michx.). Окраской обязан преобладанию антоцианов
16. Плоды облепихи крушиновидной (*Hippophaë rhamnoides* L.) богаты каротином, зеаксантином
17. Калина обыкновенная (*Viburnum opulus* L.). Ярко-красный цвет плодов обусловлен антоцианами
18. Колокольчик круглолистный (*Campanula rotundifolia* L.). Фиолетовые цветки содержат антоцианы
19. В желтых зернах кукурузы обыкновенной, маиса (*Zea mays* L.) преобладают ксантофиллы (криптоксантин, зеаксантин)
20. Дерево с красными цветками и плодами — гранат обыкновенный (*Punica granatum* L.) — греки называют деревом счастья
21. Львиный зев садовый (*Antirrhinum majus* L.) содержит малиновый цианидин
22. Розово-синяя гортензия крупнолистная садовая (*Hydrangea macrophylla* D. C.). Цветки содержат антоцианы в комплексе с железом и алюминием
23. В лепестках георгина (*Dahlia Cav.*) основное красящее вещество — красный пеларгонидин
24. Почти сказка: голубое море и изумрудно-желтый берег
25. Красные лепестки мака восточного (*Papaver orientale* L.) содержат антоцианы
26. Осина обыкновенная (*Populus tremula* L.) и береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.)

Содержание

ВВЕДЕНИЕ	10
СОЛНЕЧНЫЙ СВЕТ, ЦВЕТ, ОКРАСКА	13
ПИГМЕНТЫ ФОТОСИНТЕЗА. ЗЕЛЕННЫЕ ПИГМЕНТЫ	32
СПУТНИКИ ХЛОРОФИЛЛА — КАРОТИНОИДЫ	43
ПИГМЕНТЫ ПЛОДОВ И ЦВЕТКОВ — ФЛАВОНОИДЫ	54
ПИГМЕНТЫ ВОДОРОСЛЕЙ — ФИКОБИЛИНЫ	73
ПИГМЕНТЫ И СРЕДА	74
МНОГОГРАННАЯ РОЛЬ ПИГМЕНТОВ	79
РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА	85
СПИСОК ЦВЕТНЫХ ИЛЛЮСТРАЦИЙ	86

НАУЧНО-ПОПУЛЯРНАЯ ЛИТЕРАТУРА

Татьяна Сергеевна
ЛЕБЕДЕВА

Константин Меркурьевич
СЫТНИК

Пигменты растительного мира

Печатается по решению
Редакционной коллегии
научно-популярной литературы
АН УССР

Редактор Л. И. БЕЛЕЦКАЯ
Оформление художника В. В. ЖДАНОВА
Художественный редактор И. В. КОЗИЙ
Технический редактор Т. С. БЕРЕЗЯК
Корректоры О. Е. ИСАРОВА,
А. Н. БРУШКО

ИБ 7161

Сдано в набор 03.12.85. Подп. в печ. 25.04.86.
БФ 01058. Формат 84×108/32. Бум. тип. № 1,
мел. бум. Лит. гарн. Выс. печ. Усл. печ.
л. 5,04. Усл. кр.-отт. 15,65. Уч.-изд. л. 5,11.
Тираж 19 000 экз. Заказ 5—3307. Цена 40 к.

Издательство «Наукова думка».
252601 Киев 4, ул Репина, 3.

Главное предприятие республиканского
производственного объединения «Полиграф-
книга». 252057 Киев 57, ул. Довженко, 3.