Г-863

А. М. ГРОДЗИНСКИЙ,
Д. М. ГРОДЗИНСКИЙ

КРАТКИЙ СПРАВОЧНИК ПО ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ



А. М. ГРОДЗИНСКИЙ и Д. М. ГРОДЗИНСКИЙ

КРАТКИЙ СПРАВОЧНИК ПО ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Второе издание,
исправленное и дополненное

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКОВА ДУМКА» КИЕВ — 1973

Г-863

581.4(083)
Г86

УДК 581.1

В справочнике содержатся основные сведения о методах полевых, вегетационных и лабораторных исследований, характеристики важнейших физиологических и биохимических процессов, происходящих в растениях, а также сведения по различным разделам биохимии, биофизики, анатомии и цитологии растений, экологии, агрохимии и лабораторной практике. Приводятся терминологические справки, рецепты питательных смесей и растворителей для хроматографии и различные рекомендации.

Справочник рассчитан на работников биологических специальностей и смежных профессий, сотрудников научно-исследовательских сельскохозяйственных и биологических учреждений, а также преподавателей, студентов вузов и техникумов, аспирантов, научных работников.

Рецензент чл.-кор. АН УССР *К. М. Сытник*

Редакция справочной литературы
Зав. редакцией Ю. Г. Абанина

КИЕВСКИЙ ПОЛИГРАФИЧЕСКИЙ КОМБИНАТ

2105—010
М221(04)—73 335—72

Центральная научная
БИБЛИОТЕКА
Академии наук Киргизской ССР
399457

Памяти нашего отца —
Михаила Карповича
Гродзинского — посвящаем

ПРЕДИСЛОВИЕ

Физиология растений занимается исследованием общих закономерностей жизнедеятельности растений. За последние десятилетия в этой области были достигнуты выдающиеся успехи, послужившие основой для разработки путей управления продуктивностью сельскохозяйственных культур. Сближение физиологии растений с биохимией, биофизикой и общей химией не только обогатило ее новыми методами исследований, но и позволило перейти к изучению биологических процессов на уровне субклеточных структур и молекул.

Раскрывая зависимость биологических процессов, происходящих в растениях, от условий внешней среды, физиология растений тем самым создает теоретическую основу для системы приемов, направленных на повышение продуктивности растений, улучшение качества сельскохозяйственной продукции. Кроме того, она разрабатывает ряд теоретических вопросов, имеющих большое значение для дальнейшего развития общей биологии.

Авторы настоящего справочника, учитывая необходимость широкого ознакомления студентов-биологов, агрономов, работников опытных сельскохозяйственных учреждений и учителей-биологов средних школ со многими вопросами физиологии растений, решили составить руководство, которое помогло бы читателю проводить эксперименты с растениями, облегчило знакомство с научной литературой по физиологии и биохимии растений и способствовало практическому использованию достижений этих наук.

В справочнике излагаются сведения о свойствах веществ растительного происхождения, об особенностях основных физиологических и биохимических процессов, происходящих в растительном организме. Приводятся основные данные о методах изучения роста и развития растений, биохимических исследованиях физиологических явлений, а также сведения по различным разделам физиологии растений, агрохимии, биохимии, биофизики, биометрики, лабораторной практики. Объем справочника не позволил авторам полностью охватить материал по физиологии растений. В нем кратко описываются наиболее эффективные и часто используемые методы, приводятся современные теоретические схемы процессов и особо типичные результаты измерений уровней физиолого-биохимических процессов в растениях.

Для удобства пользования материал распределен по разделам. Каждому разделу предпосылается словарь с объяснением наиболее распространенных терминов, а в конце справочника дается полный предметный указатель. Фактические данные, характеризующие интенсивность различных физиологических процессов в зависимости от условий выращивания растений, их сортовых особенностей и других обстоятельств, сведены в соответствующие таблицы.

При составлении справочника использованы многие отечественные и зарубежные руководства, учебники по физиологии растений и биохимии, монографии, посвященные отдельным вопросам физиологии и биохимии растений, периодическая литература, труды конференций и конгрессов, а также справочные пособия по биологии, химии, физике и пр.

После выхода в свет первого издания («Наукова думка», Киев, 1964) авторы получили ряд ценных советов и пожеланий, которые были учтены при подготовке настоящего издания. В связи с тем, что физиологические процессы все чаще изучаются на клеточном и субклеточном уровнях, в литературе появилось много новых для физиолога анатомических, цитологических и генетических терминов. Это вызвало необходимость включения нового специального раздела. Кроме того, выделены в самостоятельные разделы вопросы приспособления и стойкости растений и физиологии семян. С целью более полной характеристики биохимически и физиологически важных соединений включены два раздела соответственно химической и биологической классификации. Расширены некоторые рецептурные данные, методические рекомендации и словари. При этом объем справочника несколько увеличился.

Авторы надеются, что настоящее издание окажется полезным многим читателям, и выражают сердечную благодарность проф. К. Ф. Калмыкову, проф. М. Н. Запрометову, канд. биол. наук М. Б. Штерн берг, проф. С. О. Гребинскому и многим другим товарищам за дружеские советы и помощь в подготовке второго издания.

РАЗДЕЛ I

УСЛОВИЯ МЕСТООБИТАНИЯ РАСТЕНИЙ

Под местообитанием понимают совокупность почвенно-климатических и других условий среды, в которых протекает жизнь растений. Поскольку среда имеет решающее значение для существования растений, произрастание дикорастущих и возделывание культурных растений зависят от условий местообитания. Те виды, которые обладают очень высокими требованиями к среде, редко находят подходящие условия и занимают небольшие площади. Растения, не требующие особых условий местообитания, т. е. обладающие большой экологической амплитудой, способны к более широкому расселению.

Многие растения строго приурочены к определенным местообитаниям; по ним можно судить о почвенных, водных и других условиях.

Если существование природной растительности полностью зависит от данных условий местообитания, то при возделывании культурных растений путем соответствующих мероприятий (обработки почвы, удобрения, борьбы с сорной растительностью, орошения или осушения и т. д.) можно изменять факторы среды в нужном направлении.

Словарь

Абиотические факторы — освещение, температура, влажность и другие необходимые для жизни условия, возникновение и действие которых прямо не зависят от деятельности живых организмов.

Автотрофы — организмы, создающие органическое вещество из CO_2, воды и минеральных солей в результате фотосинтеза или хемосинтеза.

Автохоры — растения, самостоятельно распространяющие семена и споры.

Автохтонный — местный, издавна проживающий на данном месте.

Адаптация — в широком смысле приспособление к изменившимся условиям существования от кратковременных ответных реакций до генетических изменений, закрепленных естественным отбором.

Адвентивные растения — заносные, ранее не свойственные флоре данной местности виды.

Акклиматизация — приспособление организма к новым географическим (климатическим) условиям.

Аллелопатия — химическое взаимодействие растений посредством специфических органических выделений.

Аллохоры — растения, распространяющие семена и споры несамостоятельно, с помощью посторонних факторов.

Аллохтонный — чужеродный, пришлый, переселившийся с другого места.

Альбедо — отражающая способность поверхности; выражается отношением отраженного света к падающему (в %).

Амфифиты — земноводные растения.

Анабиоз — нежизнедеятельное состояние организма, вызванное пересыханием, глубоким охлаждением, при котором сохраняется вся организация живых клеток и их жизнеспособность. В отличие от состояния покоя при анабиозе обмен с окружающей средой прекращается. Анабиоз — нормальная реакция большинства лишайников, некоторых водорослей, грибов, печеночных и зеленых мхов, а также отдельных высших цветковых растений, занимающих периодически пересыхающие местообитания.

Анаэробный — процесс или организм, которые не нуждаются в кислороде (факультативно анаэробный) или не могут существовать в его присутствии (облигатно анаэробный).

Анемофилы — растения, у которых опыление происходит при переносе пыльцы ветром.

Анемохоры — растения, у которых семена распространяются при помощи ветра.

Антителехоры — растения с семенами, приспособленными к задержанию их на месте и препятствующими переносу в неблагоприятные условия.

Антропохоры — растения, распространяемые человеком (несознательно).

Апофиты — местные, но распространившиеся под влиянием человека растения.

Ареал — область распространения вида. Различают высотный, разъединенный (дизъюнктивный), распыленный, реликтовый, сплошной.

Аридный — относящийся к районам низкого увлажнения, засушливый.

Археофиты — растения, занесенные на культурные земли в доисторическое время.

Ассектаторы — виды-соучастники, почти не оказывающие влияния на среду растительного сообщества.

Ацидофиты — растения кислых почв.

Аэробный — требующий кислорода для нормального обмена веществ.

Аэрофиты — растения с почками возобновления над землей.

Базифильные растения — предпочитающие нормальную и щелочную реакцию почвы.

Бактериостатический — фактор, останавливающий рост и размножение бактерий.

Бактерицидный — фактор, убивающий бактерии.

Барохоры — растения, семена которых распространяются собственной тяжестью.

Бентос — совокупность организмов, населяющих дно водоемов. Различают фитобентос и зообентос, пресноводный, морской и т. д.

Биогеоценоз — участок земной поверхности вместе с сообществом растительных и животных организмов, являющийся исторически сформировавшимся комплексом; его границы обычно определяются границами растительного сообщества — фитоценоза.

Биологическая активность почвы — проявление жизнедеятельности населяющих почву организмов, а также действия внеклеточных ферментов. Определяют по интенсивности выделения CO_2, ферментативной активности и по действию на биотесты.

Буферность почвы — способность противодействовать изменению pH при подкислении или подщелачивании благодаря наличию полимерных амфотерных молекул; в широком смысле — инерционное противодействие почвы различным влияниям.

Викариант, викарный вид — виды растений, замещающие друг друга в сходных фитоценозах; различают экологический, географический, сезонный, высотный викаризм.

Водопроницаемость почвы — способность пропускать гравитационную воду; зависит от наличия глинистых частиц, гумуса, плотности и пр.

Водоудерживающая способность почвы — количество воды в *г* на 100 *г* почвы, содержащееся в набухающих коллоидах и капиллярных промежутках почвы.

Галофиты — растения засоленных местообитаний.

Гелиофиты — растения солнечных местообитаний.

Гелофиты — растения затопляемых водой местообитаний.

Гемикриптофиты — растения, у которых зимующие почки находятся у поверхности почвы, а надземные части ежегодно отмирают.

Гемифанерофиты — полукустарники.

Геофиты — растения, у которых почки возобновления переносят зиму и другие неблагоприятные условия глубоко в почве в виде подземных органов. Различают клубневые, корневищные и корнеотпрысковые геофиты.

Гетеротрофы — организмы, синтезирующие необходимые вещества за счет готовых органических соединений; гетеротрофные органы — корни, зародыши, незеленые ткани листьев, неспособные к фотосинтезу.

Гигрофиты — наземные растения, живущие в условиях сильного увлажнения.

Гидатофиты — растения, погруженные в воду.

Гидрофиты — наземно-водные растения, нижняя часть которых погружена в воду; заселяют прибрежные участки водоемов.

Гидрохоры — растения, семена которых распространяются проточной водой.

Гравитационная вода — почвенная вода, которая под действием силы тяжести свободно опускается по крупным промежуткам между частицами почвы.

Гумидный — относящийся к районам высокого увлажнения; гумидные области — влажные области, где количество осадков, выпадающих за год, больше количества воды, которая может за этот период испариться и впитаться в грунт.

Гумус — органическое вещество почвы; состоит из гуминовых кислот, которые образуются в результате распада разных органических остатков и частично синтеза из промежуточных продуктов распада. Основную роль в этом процессе играют почвенные бактерии. Состав гумуса: C — 52—62; H — 3—4,5; N — 3,5—4,5; O — 32—39%. Характеризуется наличием ароматических и азотсодержащих циклов, карбоксильных COOH, гидроксильных OH, метоксильных OCH_3, карбонильных C—O— и хинонных групп C=O.

Доместикация — одомашнивание, введение в культуру дикого растения, причем оно теряет способность к произрастанию в естественном фитоценозе.

Доминанты — виды, определяющие характер растительного сообщества (*см.* эдификаторы).

Зоохоры — растения, у которых семена разносятся животными.

Имбибиционная вода — вода набухания коллоидов; удерживается почвенными частицами с большой силой, вследствие этого она недоступна для растений.

Интродукция — переселение и внедрение растений в новые для них условия существования.

Кальциефилы — растения, предпочитающие известковые почвы.

Кальциефобы — растения, избегающие почв с высоким pH. Чаще всего это связано с недоступностью для них железа при больших pH.

Капиллярная вода — вода, движущаяся по мелким капиллярам почвы; удерживается в почве с небольшой силой и почти вся доступна для растений.

Катаробионты — организмы, проживающие, как правило, только в чистой воде.

Комменсализм — «сотрапезование», использование жизненных факторов (влаги, пищи) независимыми членами растительного сообщества.

Кондоминанты — согосподствующие виды (*см.* доминанты).

Конкуренция — совместное использование растениями какого-либо фактора, находящегося в минимуме.

Консорция — сочетание организмов, связанных в своей жизнедеятельности; например, высшее растение и сопутствующие ему паразитические виды, эпифитная и ризосферная микрофлора, микориза и т. д.

Криофиты — растения сухих и холодных мест.

Ксерофильный — признак, возникший в результате приспособления к засушливым условиям.

Ксерофиты — растения засушливых местностей, способные переносить длительные почвенные и атмосферные засухи.

Литофиты — растения, заселяющие поверхность скал, каменистых осыпей и расщелин.

Мегатермы — растения жаркого климата.

Мезотермы — растения, требующие для роста умеренных температур.

Мезотрофы — растения среднебогатых почв.

Мезофиты — растения умеренно влажных местообитаний.

Микротермы — растения низких температур.

Миксотрофы — растения со смешанным способом питания, частично за счет фотосинтеза или сапрофитизма, паразитизма и т. д.

Мимикрия — явление, когда животное или растение по форме и окраске сходно с окружающей средой (например, кактусы, напоминающие камни).

Нанофанерофиты — карликовые фанерофиты, у которых почки возобновления находятся над землей от 25—30 *см* до 2 *м*.

Натурализация — проживание растений на новых территориях, где они входят в состав существующих фитоценозов и сохраняют способность к самостоятельному размножению.

Нитрофилы — азотолюбивые растения, произрастающие на почвах с высоким содержанием нитратов.

Олиготрофы — растения местообитаний низкого плодородия.

Омброфилы — растения дождливых районов.

Орнитофилы — растения, опыляемые птицами.

Орофиты — растения горных поясов.

Паразиты — организмы, которые используют в качестве пищи другие живые организмы, но не сразу, как хищники, а постепенно, сохраняя жизнь жертвы до окончания своего жизненного цикла.

Пирофиты — растения, устойчивые к пожарам.

Планктон — совокупность плавающих мелких организмов (фитопланктон, зоопланктон).

Поликарпики — растения, многократно цветущие и плодоносящие (противопол.— монокарпики).

Полупаразиты — паразитические зеленые растения, способные к самостоятельному фотосинтезу, но использующие ксилемный сок жертвы.

Почвоутомление — непригодность почвы для возделывания культур определенного рода или снижение урожайности при последовательном выращивании одной и той же культуры. Причины почвоутомления обусловливаются односторонним выносом питательных веществ, размножением специфической микрофлоры, возбудителей болезней и вредителей и накоплением токсических выделений в почве.

Псаммофилы, псаммофиты — растения, обитающие на песках.

Психрофиты — растения влажных и холодных местообитаний.

Реакция почвы — концентрация водородных ионов в водной или солевой вытяжке из почвы; выражается в единицах pH или словами: кислая, нейтральная, щелочная.

Реофиты — растения проточных вод.

Ризолиты — растения, укореняющиеся в скалах.

Ризоплан — поверхность корней, населяемая микроорганизмами.

Ризосфера — зона, прилегающая к поверхности корня. Мощность ризосферы определяет дальность диффузии корневых выделений (порядка нескольких *мм*).

Роза ветров — схема, показывающая частоту ветров по румбам в данной местности.

Сапрофиты — гетеротрофные организмы, использующие в качестве пищи отмершие остатки. Часто способны переходить к паразитизму на ослабленных растениях.

Синузия — группа растений одной жизненной формы, произрастающая в сходных условиях местообитания.

Склерофилы, склерофильные растения — жестколистные растения.

Стенотрофы — растения со специфическими, узкими требованиями к питанию.

Стенофоры — растения с очень узким географическим ареалом.

Структура почвы — строение крупных частиц почвы. Различают глыбистую, комковатую, ореховатую, зернистую, пылеватую структуры почв. Распыленную почву называют бесструктурной.

Суккуленты — растения с толстыми мясистыми листьями и стеблями, хранящими запас влаги.

Сукцессия — смена одного растительного сообщества другим сообществом.

Сциофиты — растения тенистых местообитаний.

Таксон — систематическая единица (вид, род, семейство, порядок и т. д.).

Термофильный — теплолюбивый.

Терофиты — однолетние растения, размножающиеся семенами.

Тропофиты — растения, приспособленные к периодической смене влажных и засушливых условий.

Убиквисты — виды с очень широкой экологической амплитудой.

Фанерофиты — растения, у которых почки возобновления расположены высоко над землей (деревья, древовидные травы — бананы).

Фенология — раздел биологии, изучающий сезонные явления в живой природе и связь этих явлений с климатическими факторами.

Фитоценоз — растительное сообщество, характеризующееся сравнительно постоянным составом и закономерно возникающее при наступлении соответствующих условий.

Хазмофиты — растения, живущие в заполненных гумусом трещинах в скалах.

Хамефиты — растения, у которых зимующие органы расположены вблизи поверхности почвы.

Хионофилы — виды, живущие только при наличии значительного снегового покрова.

Хироптерофилы — растения, опыляемые летучими мышами.

Эвапотранспирация — суммарное испарение воды растениями и поверхностью почвы с единицы площади за определенное время.

Эвритермы — растения, приспособившиеся к большим колебаниям температуры.

Эвтрофный — с высоким уровнем питательных веществ.

Эдафон, эдафические условия — почвенные условия, влияющие на жизнедеятельность растений и их распределение.

Эдификаторы — средообразующие виды, чаще всего доминанты фитоценоза.

Экология — биологическая дисциплина, изучающая взаимосвязь организмов с окружающей средой.

Экосистема — термин, приблизительно соответствующий понятию биогеоценоз.

Эксикаты — гербарные, высушенные материалы.

Эндемизм, эндемика — свойство некоторых растений, в отличие от космополитических видов, произрастать только в узко ограниченных областях.

Эндофиты — растения, проникающие и живущие внутри камней (эндолитофиты), других растений (эндоксилофиты), тела человека или животного (эндозоофиты).

Энтомофилы — опыляемые насекомыми растения.

Эпифиты — автотрофные растения, поселяющиеся в кроне и на коре других растений и не имеющие связи с почвой. Влагу и минеральные соли получают из осадков и пыли.

Эремофиты — растения пустынь.

Эриохоры — растения, семена которых распространяются с шерстью животных.

Эфемероиды — многолетние растения с коротким периодом развития.

Эфемеры — однолетние растения с коротким периодом развития.

Свойства почв

Вымываемость ионов из почвы: аммоний > калий > натрий > магний > кальций; хлориды, нитраты > сульфаты > карбонаты > фосфаты.

Классификация почв по механическому составу

Почва	Содержание физической глины (размер частиц больше 0,01 *мм*), %	
	Почвы подзолистого типа	Почвы степного типа
Песок		
рыхлый	0—5	0—5
связный	5—10	5—10
Супесь	10—20	10—20
Суглинок		
легкий	20—30	20—30
средний	30—40	30—45
тяжелый	40—50	45—60
Глина		
легкая	50—65	60—75
средняя	65—80	75—85
тяжелая	Больше 80	Больше 85

Содержание усвояемых форм микроэлементов в почвах СССР, *мг/кг* почвы

Почвы	Бор водорастворимый	Медь в вытяжке 1-н. HCl	Цинк в вытяжке 1-н. KCl	Марганец в вытяжке 1-н. KCl	Молибден в оксалатной вытяжке	Кобальт в азотнокислой вытяжке
Дерново-подзолистые	0,08—0,38	0,5—5,0	0,12—20,0	50—150	0,04—0,97	0,12—3,0
Черноземы	0,38—1,58	4,5—10,0	0,1—0,25	1,0—75	0,02—0,33	1,1—2,2
Сероземы	0,23—0,62	2,5—10,0	0,09—0,12	1,5—125	0,03—0,15	0,9—1,5
Каштановые	0,30—0,90	8,0—14,0	0,06—0,14	1,5—75	0,09—0,62	1,1—6,0
Бурые	0,38—1,95	6,0—12,0	0,03—0,20	1,5—75	0,06—0,12	0,57—2,3

Водоудерживающие свойства разных почв

Почва	Полная влагоемкость, %	Вода, недоступная растениям, %	% недоступной воды от полной влагоемкости
Песчаная	14,3—19,0	0,3	2,1
Супесчаная	22,0	1—2	4—8
Суглинок	28,0	3—10	6—20
Легкая глина	47,4	9,3	19,6
Лесс	59,3	10,1	17,0
Глинистая	64,1—81,0	10,9	17,0
Гумусно-песчаная	53,0—65,3	11,9	18,2
Засоленная	68,5	16,2	23,6
Торфяная	126,0	20,0	20,0

ПРОСТЕЙШИЕ АНАЛИЗЫ ПОЧВ

Определение общего гумуса в почве. 25 *г* абсолютно сухой почвы (высушенной при температуре 105° С) озоляют до постоянного веса в муфельной печи или в пламени газовой горелки. Содержание гумуса выражается в процентах к весу исходной почвы. Полученные данные несколько преувеличены в результате других потерь при прокаливании (карбонаты, хлориды).

Определение влажности и водоудерживающей способности почвы. Навеску влажной почвы высушивают до постоянного веса при температуре 100—105° С. Монолит из такой же почвы помещают в металлический стакан с сетчатым дном, взвешивают и ставят в воду, которая, поднимаясь, увлажняет почву до верхнего слоя. После того, как излишек воды стечет, стакан с водонасыщенной почвой взвешивают. Расчеты производят в процентах на абсолютно сухую почву.

Определение содержания извести в почве. 1. Качественное: при действии 10%-ной соляной кислоты на $CaCO_3$ выделяется CO_2 и наблюдается вскипание; при содержании $CaCO_3$ ниже 0,5% вскипание не обнаруживается; если содержание $CaCO_3$ составляет 1%, наблюдается слабое вскипание; если 2% — сильное, но непродолжительное; свыше 5% — сильное и продолжительное.

2. Количественное: а) 25 *г* почвы взвешивают в колбе, затем туда добавляют 10 *г* 10%-ной HCl. По окончании реакции колбу от CO_2 освобождают и взвешивают. Потеря веса относится к CO_2. Для вычисления $CaCO_3$ полученную величину умножают на $25/11 \approx 2{,}27$; результаты выражаются в процентах к весу почвы; б) 20—25 *г* почвы и пробирку с 10 $см^3$ 10%-ной HCl помещают в плотно закрытую склянку, присоединенную к объемомеру газа. Путем взбалтывания вызывают реакцию. Количество $CaCO_3$ вычисляют по объему вытесненного CO_2, либо по формуле газового состояния, либо по заранее изготовленной стандартной кривой (проще и точнее).

Определение pH почвы. 1. Небольшое количество почвы размешивают с дистиллированной водой. С помощью универсального индикатора определяют pH с точностью до 1, что оказывается достаточным для многих полевых опытов.

2. Часть почвы взбалтывают с двумя-тремя частями дистиллированной воды и дают смеси отстояться. К 5 $см^3$ смеси добавляют одну-две капли универсального индикатора; полученный цвет сравнивают со шкалой. Индикатор можно приготовить самому: взять 4 части 1%-ного спиртового раствора бромтимолового синего и 6 частей насыщенного спиртового раствора метилового красного. Шкалу готовят на основе буферных смесей, причем наблюдается следующая зависимость цвета раствора от pH:

при pH 4 — карминно-красный,
» » 5 — киноварно-красный,
» » 6 — желто-оранжевый,
» » 7 — салатно-зеленый,
» » 8 — зеленовато-синий.

3. Более точные результаты дают солевая вытяжка из почвы (чаще всего 1-н. KCl: растворяют 75 *г* KCl в воде и доводят объем до 1 *л*) и измерение при помощи стеклянных, платиновых, хингидрон-гидрохиноновых и других электродов и потенциометров.

Потребность в известковании в зависимости от реакции почвы

Реакция почвы	pH	Норма известкования, *ц/га*
Очень сильно кислая	Ниже 4,0	До 30—40
Сильно кислая	4,1—4,5	20—25
Кислая	4,6—5,2	15—20
Слабо кислая	5,3—6,4	15—10
Нейтральная	6,5—7,4	0
Щелочная	Выше 7,5	Противопоказано

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ДЫХАНИЯ ПОЧВ

В лабораторных условиях. Навеску увлажненной почвы помещают в герметически закрытый сосуд, в котором в открытой чашечке находится определенный объем 0,01—0,1-н. щелочи. Щелочь периодически заменяют, оттитровывая остаток 0,01—0,1-н. кислотой. При этом можно изучать влияние температуры, влажности, компостирования с органическими удобрениями, известкования и т. д. на различные почвы.

В полевых условиях. На подставке устанавливают чашечки (например, стеклянные бюксы со снятыми крышками) с 0,1—0,5-н. щелочью, которые закрывают опрокинутым эксикатором или большим сосудом. Чашечки периодически сменяют и оттитровывают.

Во время зарядки сосудов и титрования применяют меры против поглощения CO_2 из воздуха. Титрование производят, добавив каплю фенолфталеина, до исчезновения окраски, а затем, прибавив каплю метилоранжа, до перехода желтого в оранжевый цвет. Каждые 0,5; 0,1 или 0,01 *мл* щелочи, нейтрализованной углекислотой, соответствуют 22;

4,4 или 0,44 *мг* CO_2. Расчет интенсивности дыхания почвы производится на единицу веса почвы в лабораторных либо на единицу площади в полевых условиях.

Почвенное дыхание некоторых местообитаний

Почва и растительность	Выделение CO_2 за сутки, *кг/га*
Глинистая, неудобренная	30
Песчаная, неудобренная	48
Песчаная, неудобренная, богатая гумусом	96
Суглинок неудобренный	96
Суглинок неудобренный, богатый гумусом	98,4
Лесная (ольховый лес)	281—562
Лесная (буковый лес)	370
Заросли водорослей у морского побережья	370—528
Пар	36—50
Озимая рожь	96—180
Овес	140—206
Травы	192—260
Целина	412

Приведенных в таблице количеств вполне достаточно для получения 38—72% урожая. По Лундегорду $^2/_3$ CO_2 почвы образуется благодаря выделению углекислоты микроорганизмами, $^1/_3$ — дыханию корней. Состав почвенного воздуха отличается от воздуха атмосферы несколько пониженным содержанием кислорода и азота (соответственно 20 и 78 против 21 и 79) за счет относительного увеличения содержания углекислого газа (0,3—2,0% против 0,03% в атмосферном воздухе). Содержание CO_2 с глубиной почвы увеличивается.

Произрастание культурных растений при содержании в почве больше 2% углекислоты затрудняется вследствие ее ядовитого действия. Если газообмен почвы с атмосферой затруднен, например, из-за образования корки, то содержание CO_2 в почвенном воздухе может возрасти до 6%.

Согласно данным исследований, проведенных в Международном геофизическом году (1959), на каждый гектар почвы в Европейской части СССР с атмосферными осадками за год попадает следующее количество связанных элементов в *кг*:

Азот — 3—4
Хлор — 5
Кальций — 4—10
Сера — 10—20

Формы различных соединений в почве зависят от условий аэрации, что характерно для элементов с переменной валентностью.

Формы соединений в почве при разной аэрации

Элемент	Нормальная форма в хорошо аэрированных почвах	Восстановленная форма в перенасыщенных водой почвах
Углерод	CO_2	CH_4, сложные альдегиды и пр.
Азот	NO_3^-	N_2, NH_3
Сера	SO_4^{--}	H_2S
Железо	Fe^{+++}	Fe^{++}
Марганец	Mn^{++++}	Mn^{++}

Количество микроорганизмов в почве

Тип микроорганизмов	Число микроорганизмов в 1 *г* почвы	Вес микробной массы в пахотном слое, *кг/га*
Бактерии	$\sim 10^9$	6 000
Грибы	$\sim 10^5$	60
Актиномицеты	$\sim 10^5$	8
Водоросли	$\sim 10^3$	160

Число генераций микробов за вегетационный период составляет 10—20

Солевой состав некоторых типичных естественных вод, *г/л*

Вода	Na	K	Ca	Mg	Cl	SO_4	CO_3
Морская	10,7	0,39	0,42	1,34	19,3	2,69	0,073
Пресная жесткая	0,021	0,016	0,065	0,014	0,041	0,25	0,119
мягкая	0,016	—	0,010	0,00053	0,019	0,007	0,012

Вегетационный период и использование света растениями

Средняя продолжительность вегетационного периода ряда культур для Европейской части СССР

Культура	Вегетационный период в днях	Культура	Вегетационный период в днях
Рожь		Фасоль	80—120
озимая	270—370	Рис	90—130
яровая	100—140	Кукуруза	85—140
Пшеница		Свекла сахарная	150—170
озимая	275—350	Картофель	
яровая	85—120	скороспелый	60—70
Овес	93—103	среднеспелый	100—120
Ячмень яровой	80—100	позднеспелый	140—160
Гречиха	60—90	Подсолнечник	75—160
Просо	80—120	Конопля	80—150
Горох	85—120	Лен	
Чечевица	90—110	долгунец	80—90
Вика	100—120	кудряш	90—100
Соя	90—150	Хлопчатник	115—150

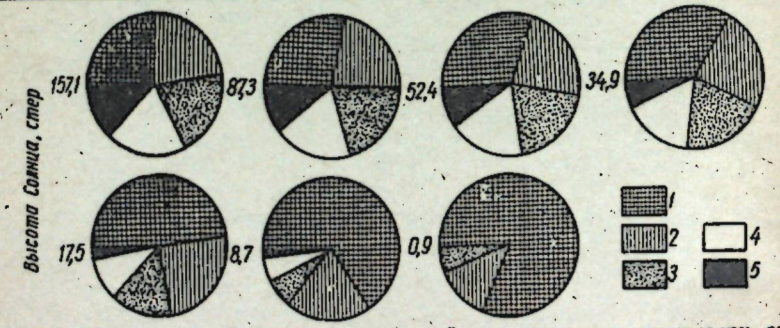


Рис. 1. Спектральный состав солнечной радиации в зависимости от высоты стояния Солнца над горизонтом (по Калитину):

1 — красные лучи; *2* — желтые лучи; *3* — зеленые лучи; *4* — синие лучи; *5* — фиолетовые лучи.

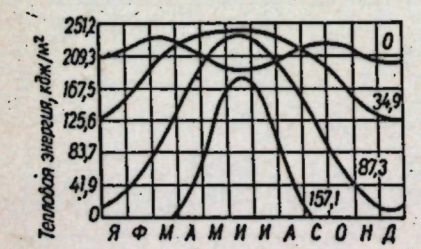


Рис. 2. Изменение солнечной энергии в зависимости от широты местности в *стер* (по Морену).

График показывает, что с возрастанием широты, с одной стороны, вследствие изменения продолжительности дня и ночи, а с другой стороны, вследствие косого направления лучей, изменяется и количество солнечной энергии по месяцам (я — январь, ф — февраль и т. д.).

Использование лучистой энергии Солнца на Земле

Приход и расход солнечной энергии на Земле	Количество энергии		
	дж/сек	*ккал* за 1 год	относительные величины
Излучается Солнцем	$4 \cdot 10^{23}$	$3 \cdot 10^{30}$	$2 \cdot 10^{13}$
Достигает границы атмосферы	$1{,}78 \cdot 10^{14}$	$1{,}34 \cdot 10^{21}$	8000
Расходуется на испарение воды	$0{,}45 \cdot 10^{14}$	$0{,}34 \cdot 10^{21}$	2000
Усваивается в процессе фотосинтеза наземными растениями	$0{,}21 \cdot 10^{11}$	$0{,}16 \cdot 10^{18}$	1
Усваивается в процессе фотосинтеза морскими организмами	$1{,}72 \cdot 10^{11}$	$1{,}30 \cdot 10^{18}$	8
Накапливается и расходуется в текучих водах	$0{,}07 \cdot 10^{11}$	$0{,}05 \cdot 10^{18}$	0,31
Используется человеком из текучих вод	$0{,}10 \cdot 10^{8}$	$0{,}08 \cdot 10^{15}$	0,0005
Добывается человеком из каменного угля	$8{,}84 \cdot 10^{9}$	$6{,}6 \cdot 10^{15}$	0,04

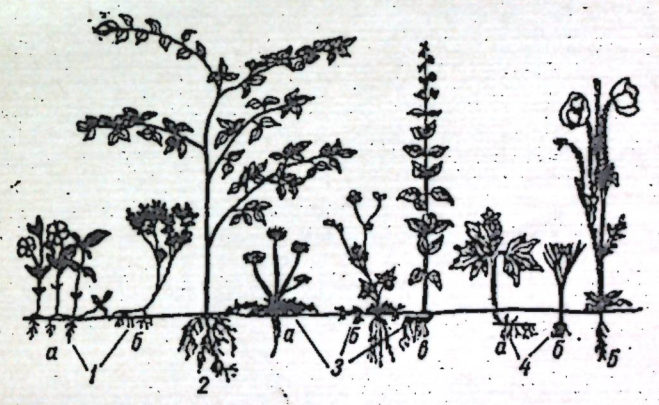


Рис. 3. Жизненные формы растений (по Раункиеру):

1 — хамефиты (*а* — полукустарники, *б* — кустарники); *2* — фанерофиты; *3* — гемокриптофиты (*а* — розеточные растения *б* — полурозеточные растения, *в* — растения без розетки); *4* — геофиты (*а* — корневищные, *б* — луковичные); *5* — терофиты.

399457
Центральная научная
БИБЛИОТЕКА
Академии наук Киргизской ССР

РАЗДЕЛ II

ОСНОВЫ ОПЫТНОГО ДЕЛА

Экспериментальный метод исследований является основным в физиологии растений. Многочисленные лабораторные и инструментальные определения проводятся в большинстве случаев на материале опытов. Практические выводы физиологии перед внедрением их в производство проверяются путем постановки соответствующих опытов. Поэтому правильная организация опытного дела является решающим моментом в исследованиях по физиологии растений.

В зависимости от условий проведения и продолжительности различают полевые, вегетационные и лабораторные опыты, а также биологические пробы (биотесты). Биотесты наиболее экономичны, потому что проводятся в сжатые сроки (от нескольких минут до 2-3 суток), позволяют получать хорошо воспроизводимые результаты и достигать высокой степени контроля над условиями. Однако ценность информации, полученной в биотестах, часто невысока из-за наименьшей типичности этих опытов. Полевые опыты наиболее близки к природным условиям, но при этом трудно или совсем невозможно устранить многофакторность, добиться хорошей воспроизводимости результатов и выявить точные количественные зависимости. Исходя из целей и задач исследования, выбирают тот или иной тип биологического опыта.

Словарь

Аэропоника — метод выращивания растений без почвы, при котором корни находятся в воздухе и периодически обрызгиваются мелкими каплями (туманом) питательного раствора с помощью форсунок, разбрызгивающих дисков и т. п.

Блок — часть повторения или компактная группа нескольких делянок опыта.

Вариант — часть опыта, который обычно проводится путем сравнения продуктивности растений, выращиваемых в неодинаковых условиях. Различие условий достигается варьированием одного, а иногда и нескольких факторов. Опыт состоит из набора отличающихся друг от друга конкретных условий выращивания растений — вариантов.

Вегетационный метод — выращивание растений в стеклянных домиках, оранжереях, теплицах, климатических камерах и других сооружениях, в которых создаются определенные условия для произрастания растений.

Вегетационный период — часть времени года, позволяющая выращивать растения на открытом воздухе (длительность вегетационного периода). Обычно продолжительность вегетационного периода исчисляется от последних весенних морозов до наступления устойчивых морозов осенью и выпадения снега.

Вермикулит — слюдистый гнейс; служит основой для производства так называемых вспученных материалов. *См.* перлит.

Географические посевы — опыты, которые закладываются одновременно во многих пунктах по общим схемам, что дает возможность обобщать результаты по зонам и в целом по стране.

Гидропоника — выращивание растений без почвы, методом водных или гравийных культур.

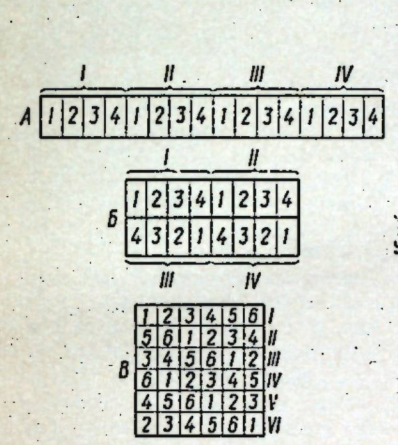


Рис. 4. Способы расположения делянок и повторений в опыте:

А — однорядное последовательное расположение; *Б* — двухрядное встречное; *В* — многорядное ступенчатое; I, II и т. д. — номера повторений; *1, 2, 3* и т. д. — номера вариантов.

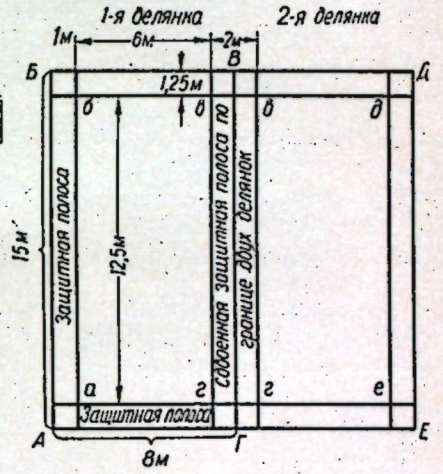


Рис. 5. Опытная и учетная площади и защитные полосы:

АБВГ и *ГВДЕ* — опытные делянки (по 120 $м^2$); *абвг* и *гвде* — учетные делянки (по 75 $м^2$).

Делянка — часть опытной площади, имеющая определенные размеры и форму и предназначенная для отдельного варианта опыта.

Керамзит — вспученный пористый строительный материал, изготовляемый ускоренным обжигом легкоплавких глинистых пород в виде округлых катышей различного диаметра (гравий, щебень, песок). Используется для постановки гравийных культур.

Латинский квадрат — один из основных методов построения полевого опыта. Заключается в том, что варианты расположены как в каждом ряду, так и в каждом столбце плана площади, отведенной для опыта.

Многофакторный опыт — одновременное изучение действия нескольких факторов. Проводится по факториальной схеме, которая включает все возможные сочетания градаций факторов и позволяет определять не только действие факторов, но и их взаимодействие.

Мульчирование, мульча — покрытие поверхности почвы рыхлыми пористыми материалами, пропускающими дождевую воду и препятствующими испарению влаги, выдуванию почвы и т. д.

Пастеризация — уничтожение микроорганизмов путем повторного нагревания растворов до 55—80° С. Применяется для сохранения веществ, разлагающихся при более высокой температуре.

Период вегетации — характерное для каждого вида растения время роста от появления всходов или пробуждения зимующих почек до образования семян или прекращения роста вегетативных органов.

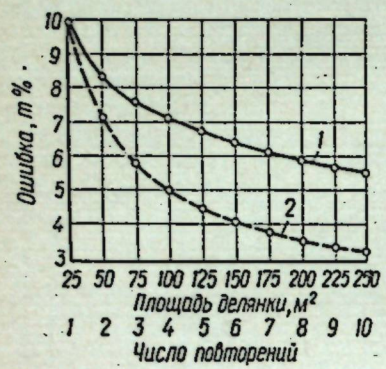


Рис. 6. Уменьшение ошибки опыта:

1 — с увеличением площади делянки (при неизменной повторности); *2* — с увеличением числа повторений от 1 до 10 (при неизменной площади).

Перлит — разновидность кислых вулканических пород. При термической обработке из перлита и вермикулита получают легковесный пористый вспученный материал, который по объему в 10—15 раз больше исходной породы. При внесении в почву или использовании в виде мульчи перлит значительно улучшает водно-физические свойства почвы, питание и рост растений.

Повторение — часть площади опыта, включающая полный набор вариантов опыта.

Повторность — число одинаковых вариантов, примененных в опыте для устранения возможных случайных отклонений. Выбор повторности в опыте зависит от многих факторов, в частности от особенностей культуры, цели опыта, желательной точности его, равномерности участка, размера делянок. Обычно в полевом опыте при площади делянок до 500 $м^2$ повторность должна быть не менее четырехкратной. При очень больших делянках (порядка 2—10 *га*) повторность может быть меньшей.

Принцип единственного различия — тождество всех условий, кроме изучаемого. Позволяет исключать влияние многофакторности.

Рекогносцировочные посевы — способ проверки однородности почвенных условий опытного участка. Участок засевают зерновыми (овсом) и производят дробный учет урожая на делянках по 10 $м^2$.

Рендомизация — расположение делянок при повторении опыта, а также отбор проб на делянке по принципу случайности (по жребию).

Рендомизированные повторения — один из основных методов построения полевого опыта. Состоит в том, что повторности (в каждом отдельном случае) размещаются не в систематическом порядке, а по принципу рендомизации, т. е. случайного расположения. Рендомизация условий опыта производится методами вариационной статистики.

Схема опыта — совокупность всех вариантов, входящих в опыт и сравниваемых между собой. Одни варианты включают изучаемые приемы (факторы), другие берутся для сравнения с ними и являются контрольными или стандартными вариантами.

Типичность опыта — соответствие особенностей проведения опыта конкретным природным и производственным условиям.

Типичность опытного участка — соответствие почв и рельефа участка свойствам почв, характерных для данного района или зоны, что позволяет распространять результаты опытов на аналогичные условия.

Фон опыта — агротехнические (физиологические) условия, на фоне которых проводят оценку изучаемых факторов.

Методы выращивания растений

ВОДНЫЕ КУЛЬТУРЫ

Метод выращивания растений на жидкой питательной среде в научных и производственных целях. Для водной культуры предварительно проращивают семена на влажной фильтрованной бумаге или в песке,

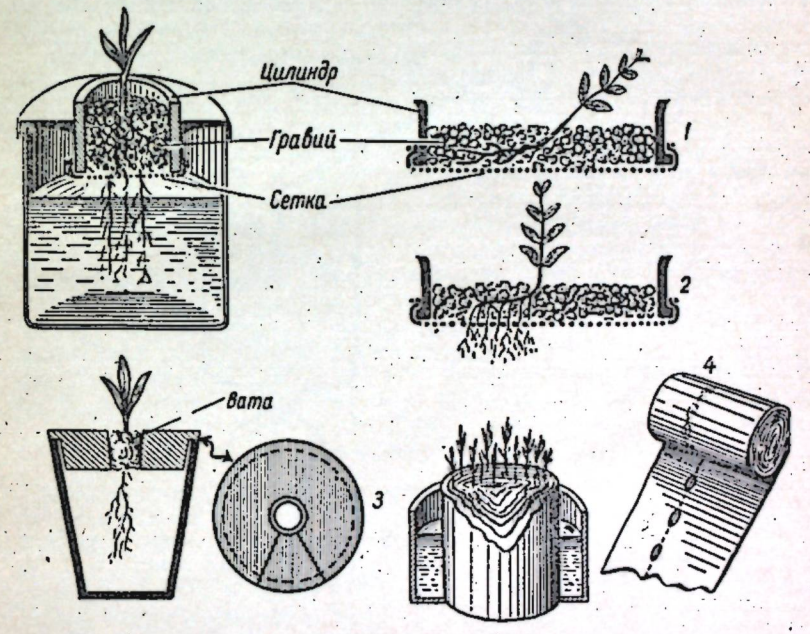


Рис. 7. Способы укрепления растений в водной культуре:

1 — в момент посадки; *2* — после укоренения; *3* — кружок из парафинированного дерева; *4* — рулонная культура на фильтровальной бумаге.

а затем проростки укрепляют над водным питательным раствором. Способы укрепления показаны на рис. 7.

Один из наиболее удобных способов — укрепление растений при помощи широких цилиндров с сетчатым дном, наполненных гравием. Цилиндры изготовляют из пластмасс или других нержавеющих материалов, а сетчатое дно — из редкой капроновой ткани. Иногда гравий заменяется гранулированным полиэтиленом. Сосуды не должны выделять в воду растворимых веществ. Если необходимо, их стенки покрывают чистым расплавленным парафином. Обычно питательный раствор

готовят высокой концентрации (в 100—200 раз больше его концентрации в питательной смеси) и вносят в воду пипеткой. При этом соли, реагирующие с образованием твердого осадка, растворяют и вносят отдельно. Вместо солей используют также садовую почву из расчета 100 *г* на 1 *л* раствора.

Чтобы приостановить в водной культуре размножение водорослей, искажающих данные о поглощении веществ корнями и загрязняющих

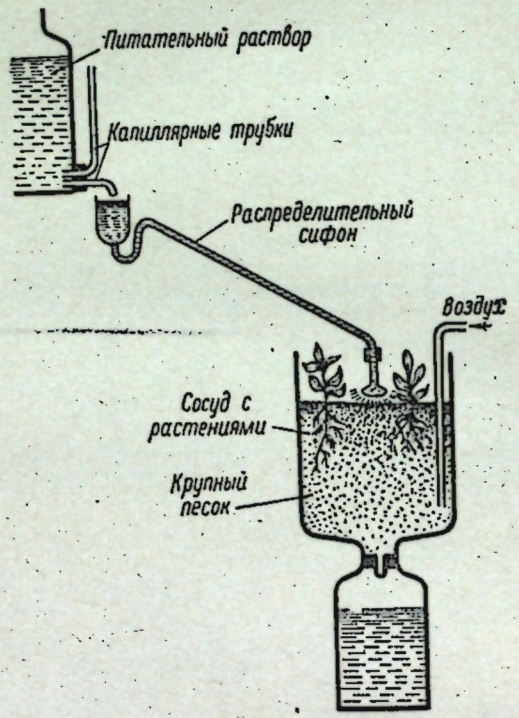


Рис. 8. Капельная культура (по Демолону).

среду, стеклянные сосуды следует затемнять. Их помещают в мешочки из черной ткани, покрывают непрозрачной бумагой, алюминиевой фольгой или окрашивают снаружи черным лаком. Во избежание перегрева на солнце поверхность сосудов должна быть покрыта светлым материалом (белой тканью, бумагой, белилами).

Аэрация водных культур осуществляется путем периодического продувания воздуха через воду. Таким путем удаляют избыток углекислоты, которая накапливается в результате дыхания корней и микроорганизмов; вода насыщается кислородом и достигается перемешивание раствора. Аэрацию следует производить один-два раза в сутки через постоянно закрепленные в сосудах трубки при помощи воздуходувки. Аэрация не обязательна, если корни неполно погружаются в раствор (примерно $^1/_3$ их находится в воздухе) или закрепляются в мелких широких сосудах.

Реакция питательного раствора обычно поддерживается в пределах 5,5—6,5; устойчивый pH сохраняют питательные смеси Д. Н. Прянишникова, Кроне и Цицадзе, в состав которых введены труднорастворимые соли. При подкислении или подщелачивании питательного раствора оптимальную реакцию его можно восстановить, добавляя каплями соответственно растворы щелочи или кислоты, однако в этих случаях целесообразнее сменить питательный раствор. Мел, добавленный в раствор, поддерживает pH 6,5.

В водных и песчаных культурах при подщелачивании среды железо утрачивает подвижность, что приводит к хлоротичности растений. Оно сохраняет доступность для растений в минеральной форме до pH 5,0—5,5. При pH раствора до 6 железо следует вносить в виде лимоннокислой соли, при pH до 7 — в виде комплексного соединения с хелатом (например, в форме этилендиаминотетраацетата железа Fe-ЭДТА). Хелат железа можно изготовить, смешав хлористое железо с трилоном Б (этилендиаминотетраацетатом натрия).

Для поддержания постоянства состава питательной смеси применяют постепенную либо полную замену питательного раствора. Этот способ выращивания растений называют проточной культурой. Использованный питательный раствор по каплям вытекает из сосудов, и на его место автоматически подаются равные порции свежего раствора из перевернутой кверху дном бутыли. Бутыль погружена горлышком в раствор так, что при понижении уровня последнего в нее попадают пузырьки воздуха и вытекает немного раствора; в результате уровень повышается и вновь закрывает горлышко. Существует автоматическое приспособление для смены питательного раствора порциями, работающее по принципу опрокидывающихся чашечек, когда вес их достигает определенной величины. Для изучения взаимного влияния растений через корневые выделения разработан метод культур с циркулирующим по замкнутому кругу раствором. В этом случае раствор приводится в движение моторчиком с насосом. Пример капельной культуры приведен на рис. 8.

СТЕРИЛЬНЫЕ КУЛЬТУРЫ

Для выяснения роли микроорганизмов в питании растений и изучения корневых выделений применяют стерильные культуры (рис. 9). При этом посуду (специально оборудованные сосуды) и питательные растворы автоклавируют. Стеклянную посуду и песок можно сделать стерильными, прокаливая в течение двух часов при 150° С. Питательные растворы иногда нагревают до 100° С, несколько дней хранят при комнатной температуре и снова нагревают; считается достаточной трехкратная обработка. Культуральные сосуды из полиэтилена, перлоновую марлю, пенопласты и другие не выдерживающие нагревания материалы, которые используются для монтажа стерильных культур, погружают на 20 *час* в раствор хлорной извести, споласкивают 50%-ным метанолом и стерильной дистиллированной водой.

Семена стерилизуют, смачивая их растворами различных ядов и обязательно прополаскивая стерильной дистиллированной водой. Перед стерилизацией полезно обезжирить поверхность семян для лучшей смачиваемости, для чего их споласкивают водой и на несколько минут погружают в 96%-ный этиловый спирт.

Зерновки ячменя, овса, риса перед стерилизацией желательно освободить от пленок; для этого семена намачивают в течение 1 *час* в 30%-ной H_2SO_4, промывают водой и высушивают.

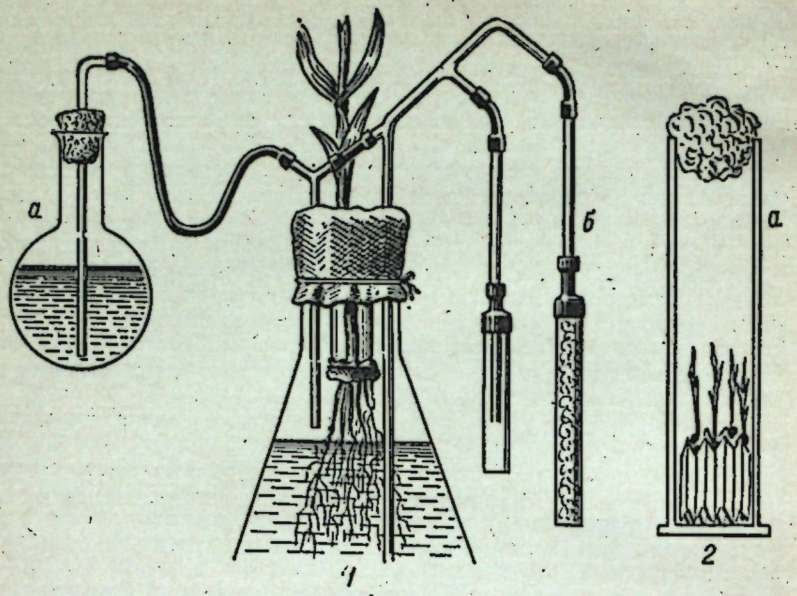


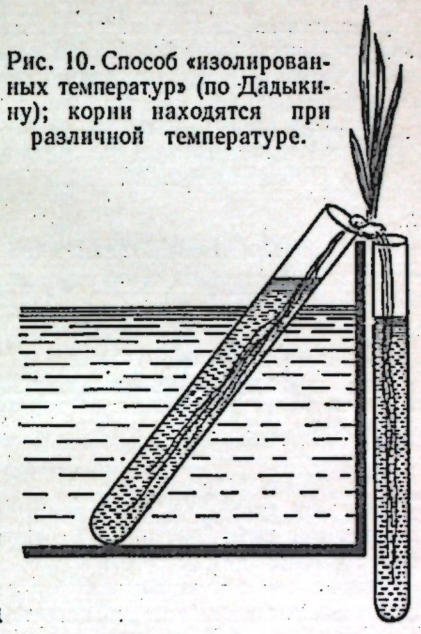
Рис. 9. Стерильная культура:
1 — вид культурального сосуда (*а* — запас питательного раствора, *б* — приспособление для аэрации и отбора проб); *2* — упрощенный способ для проростков (*а* — складчатый фильтр).

Способы стерилизации семян

1. Семена помещают на 12—15 *мин* в 1%-ный раствор бромной воды, затем тщательно промывают стерильной дистиллированной водой.
2. Семена помещают на 12—15 *мин* в 12%-ный раствор перекиси водорода (пергидроль, разбавленный наполовину) и промывают.
3. В течение 5 *мин* семена обрабатывают в 0,001-м растворе этилмеркурфосфата, затем промывают (15 *мин*) стерильной проточной водой.
4. Семена погружают на 15—20 *мин* в 0,1%-ный формальдегид и промывают.
5. Семена пшеницы погружают на 30 *сек* в 0,2%-ный раствор сулемы, на 15 *сек* в 80%-ный метанол и промывают.
6. Семена подсолнечника, очищенные от оболочек, погружают на 15 *сек* в 80%-ный метанол и промывают.
7. Семена встряхивают в течение 5 *мин* в смеси, состоящей из 3 ч. 90%-ного метанола и 1 ч. 1%-ного $HgCl_2$, и после просушивания высевают.
8. 10 *г* $Ca(OCl)_2$ или NaOCl размешивают в 150 *мл* воды и фильтруют. В этом фильтрате в течение 45 *мин* семена встряхивают и, не споласкивая и не высушивая, высевают в соответствующие сосуды.
9. 12,8%-ный препарат бензалконium-хлорида, разведенный водою в соотношении 1 : 1000, хорошо стерилизует семена, но угнетает последующий рост растений. Возможна частичная стерилизация среды путем внесения пенициллина и других антибиотиков в концентрациях порядка

3—10 *мг/л* или облучения ультрафиолетовым светом при условии, что они не оказывают влияния на изучаемый процесс. Другие растительные материалы (черенки, корневища и т. п.) стерилизуются погружением на 15—20 *мин* в 1%-ный раствор гипохлорита натрия. Посев производится в стерильных боксах, оборудованных бактерицидными лампами. Все инструменты, вата стерилизуются. После окончания опыта проверяется стерильность растворов путем микробиологических посевов.

Рис. 10. Способ «изолированных температур» (по Дадыкину); корни находятся при различной температуре.



РАЗДЕЛЕННЫЕ КУЛЬТУРЫ

Для изучения значения отдельных типов корней в питании растений применяют метод «разделенной культуры» или «всадника», при котором корневую систему разделяют на пряди и помещают в разные сосуды (рис. 10). Этим же методом изучают передвижение меченых питательных элементов из одной пряди корней в другую, выделение питательных веществ корнями в среду. Особо важную роль играет метод разделенного питания при изучении влияния внешних условий (температуры, аэрации, pH и др.) на поглощение питательных веществ. Питательные элементы вводятся через корни, находящиеся в нормальных или измененных условиях.

ГРАВИЙНЫЕ КУЛЬТУРЫ

Гравийные культуры — модификация метода водных культур, широко применяемая в промышленном растениеводстве. Растения выращивают в сосудах (рис. 11) и траншеях, наполненных гравием, который периодически увлажняют питательным раствором. Обычно один, два или три раза в сутки, в зависимости от расхода на транспирацию, гравий полностью заливают питательным раствором, который затем сцеживают; промежутки между частицами гравия заполняются воздухом. Капиллярно удержанной влаги достаточно для водоснабжения и питания растений, получающих отличную аэрацию и субстрат для укрепления. В сочетании со светокультурой и подкормкой растений углекислотой метод гравийных культур позволяет получить максимальную продуктивность растений на единицу площади (до 100 *кг* сухой массы на 1 $м^2$ за год и более). В качестве гравия используют гранитный щебень, керамзит и другие материалы, не вступающие в реакцию с питательным раствором.

В научных исследованиях при необходимости соблюдать особенно чистые условия вместо гравия можно применять стеклянные бусы или гранулированный полиэтилен, полистирол и т. д.

В связи с выносом отдельных питательных ионов, преимущественно нитратов, раствор физиологически подщелачивается, поэтому каждые три дня производят коррекцию pH с помощью азотной или фосфорной кислоты.

Еженедельно, исходя из результатов агрохимического анализа, добавляют недостающие количества макроэлементов. Изменение солевой концентрации питательных растворов контролируют по измерению их электропроводности.

Несмотря на это, удержать сбалансированный состав ионов и нужные pH и концентрацию солей трудно. Кроме того, непрерывно раствор

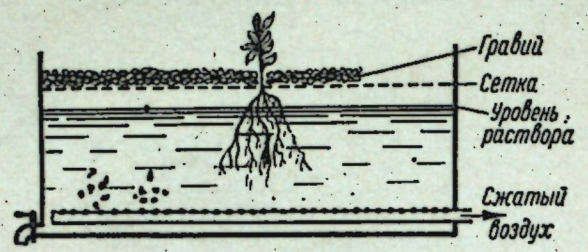


Рис. 11. Способ беспочвенной культуры (по Демолону).

загрязняется корневыми выделениями и органическими продуктами разложения обрывков корней от предыдущего урожая и т. д. Поэтому питательные растворы каждые 2—4 недели полностью обновляют.

Иногда при гидропонике стремятся обеспечить хотя бы частичную стерилизацию растворов и субстратов, однако это приводит к односторонему развитию микрофлоры и нередко к резким фитотоксикозам. По-видимому, при закладке новых гравийных культур их целесообразно даже заражать суспензией из плодородной почвы, содержащей все необходимые для биологического круговорота веществ компоненты.

ПЕСЧАНЫЕ КУЛЬТУРЫ

Песчаные культуры — широко используемый метод выращивания растений для опытов по изучению питания, при котором удается избежать неудобств водной культуры и в то же время избавиться от некоторых трудно учитываемых факторов, вносимых почвенной культурой.

Простейший метод песчаной культуры — выращивание проростков ржи и других злаков по методу Нейбауэра в чашках Петри, Коха, в кристаллизаторах или пластмассовых сосудах на 100—200 *г* песка.

При длительном выращивании применяют более крупные сосуды (рис. 12—14), имеющие систему дренажа (аэрации). Для этого на дно сосуда помещают несколько обломков толстого стекла, щебня и т. п. (с помощью указанных предметов сосуды «тарируют», т. е. приводят к одинаковому весу). Дренаж, который накрывают сверху куском парафинированной марли, капроновой ткани, или бумаги, сообщается с воздухом через вертикально поставленную стеклянную трубку. Затем сосуд заполняют по весу песком, заблаговременно смешанным с питательным составом. Рецепты питательных смесей для песчаных культур те же, что и для водных, количество на 1 *кг* песка то же, что и на 1 *л* воды. Для внесения смеси в песок готовят раствор в 100—200 раз гуще

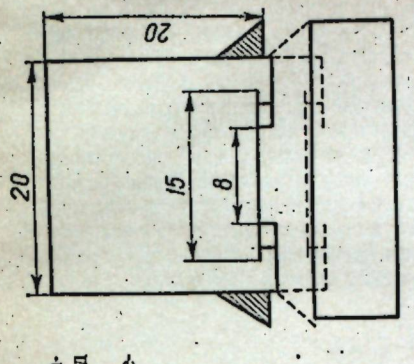


Рис. 13. Вегетационный сосуд Митчерлиха (размеры приведены в *см*).

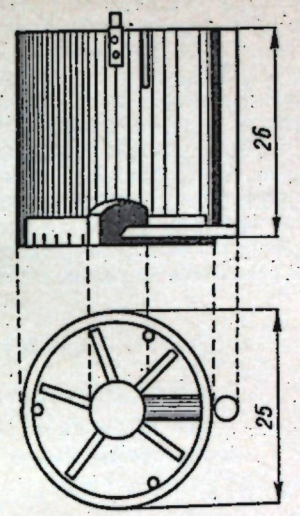


Рис. 14. Вегетационный сосуд Версальской опытной станции (размеры приведены в *см*).

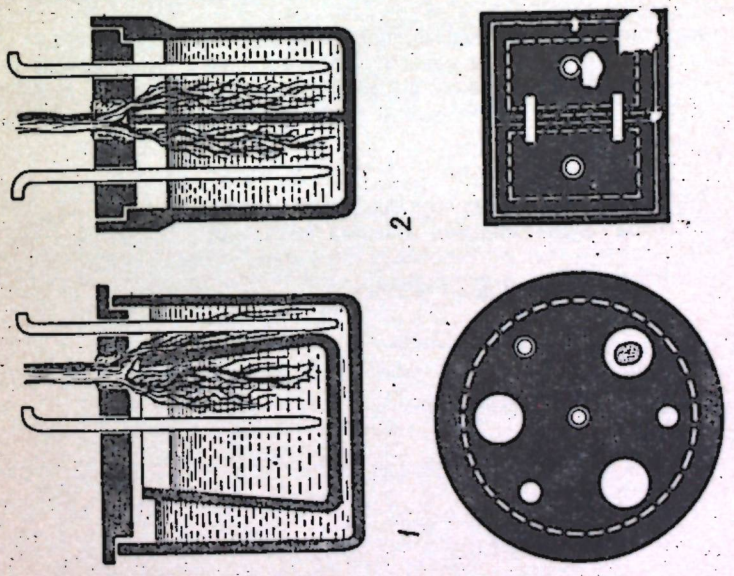


Рис. 12. Вегетационные сосуды для опытов с разделением корней:
1 — размещенные по Цицадзе; *2* — по Демолону и Бастису.

обычного, соответствующие количества его вносят в определенную порцию песка и тщательно перемешивают. Семена высевают прямо в песок или предварительно проращивают, а затем пересаживают. Обычно применяют крупный белый речной песок, хорошо промытый водопроводной водой, а при необходимости соляной кислотой и дистиллированной водой. Используют и так называемые «вспученные» материалы: вермикулит, перлит — горные породы, которые при прокаливании увеличивают свой объем в 12—15 раз. Для стерильных культур песок прокаливают.

Метод разделенного питания может быть применен и к песчаным культурам. Если при выращивании используют мелкие широкие стеклянные сосуды — чашки Петри, Коха или кристаллизаторы, то песчаная культура позволяет вести наблюдение за ростом корней через дно.

Составы питательных смесей для водных и песчаных культур и изолированных тканей растений

Для приготовления растворов применяются химически чистые реактивы и бидистиллированная или очищенная на ионообменных смолах вода. Питательные растворы следует готовить более концентрированными — в 100 или 200 раз — и потом добавлять соответствующие количества в воду или песок. При этом соли, отмеченные цифрами 1 и 2, целесообразно растворять отдельно, так как в смеси они образуют осадок. Хранить исходные растворы нужно в темноте, потому что на свету образуется нерастворимый гидрат окиси железа и могут появиться водоросли. При изготовлении растворов необходимо учитывать форму соединения (безводную, кристаллизованную с водой) и вносить соответствующие поправки.

В большинстве рецептов рекомендуются определенные соли, в некоторых же даются лишь ионные концентрации в *мг-экв/л*. Питательные смеси составляются из произвольно выбранных солей по главным компонентам, затем pH доводятся до нужного значения

УНИВЕРСАЛЬНЫЕ ПИТАТЕЛЬНЫЕ СМЕСИ ДЛЯ ВЫРАЩИВАНИЯ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Среды Арнона

Среда I

Ca^{++}	4 *мг-экв/л*		Mn^{++}	0,5 *мг/л*	
Mg^{++}	2 »	(в форме нитрата)	Cu^{++}	0,02 »	
K^{+}	7 »		Zn^{++}	0,05 »	
NH_4^{+}	2 »	(в форме фосфата)	B	0,05 »	
NO_3^{-}	11 »		Mo	0,01 »	
SO_4^{--}	1 »				

Среда II

Ca^{++}	8 *мг-экв/л*		Fe^{+++}	0,05 *мг/л*	
Mg^{++}	4 »		Mn^{++}	0,5 »	
K^{+}	6 »		Cu^{++}	0,2 »	
NH_4^{+}	1 »		Zn^{++}	0,05 »	
NO_3^{-}	14 »		B	0,5 »	
$PO_4^{'''}$	3 »		Mo	0,01 »	
SO_4^{--}	4 »				

Среда II сбалансирована с микроэлементами. Железо вводится по три раза в неделю в виде сульфата, к которому добавлена винная кислота.

Среда Гельригеля

1		2	
$Ca(NO_3)_2$ безводный	0,492 *г/л*	KH_2PO_4	0,136 *г/л*
или $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$	0,708 »	$MgSO_4$ безводный	0,060 »
$FeCl_3 \cdot 6H_2O$	0,025 »	или $MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0,123 »
KCl	0,075 »		

Среда Гильтнера

KNO_3	0,0368 *г/л*	$(NH_4)_2SO_4$	0,064 *г/л*
$NaNO_3$	0,0512 »	$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0,25 »
$(NH_4)_2HPO_4$	0,25 »	KCl	0,25 »
$Fe_3(PO_4)_2 \cdot 4H_2O$	0,25 »	$FeCl_3$, 5%-ный раствор	3 капли

Среда Итона

Ca^{++}	8 *мг-экв/л*		$PO_4^{'''}$	0,6 *мг-экв/л*	
Mg^{++}	4 »		SO_4^{--}	8 »	
K^{+}	3,2 »		Mn^{++}	0,2 *мг/л*	
NH_4^{+}	4 »		Zn^{++}	0,1 »	
NO_3^{-}	11 »		B	1 »	

Содержит мало фосфора; предназначена для случаев, когда нужно ослабить связывание железа, которое вносят в виде магнетита в количестве до 1% от веса песка.

Среда Кнопа

1		2	
$Ca(NO_3)_2$ безводный	1,00 *г/л*	KH_2PO_4	0,25 *г/л*
или $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$	1,44 »	$MgSO_4$ безводный	0,25 »
KNO_3	0,25 »	или $MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0,51 »
KCl	0,12 »		
$FeCl_3$, 5%-ный раствор	1 капля		

Среду Кнопа удобно также составлять из заблаговременно подготовленных растворов отдельных питательных солей:

1%-ного	$Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$	8 *мл/л*
5%-ного	KH_2PO_4	4 »
10%-ного	KNO_3	2 »
1%-ного	$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	2 »
10%-ного	KCl	1 »
0,8%-ного	Fe лимоннокислого	5 »

Среда Коссовича

$NaNO_3$	0,085 *г/л*	$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0,02 *г/л*
KH_2PO_4	0,0383 »	KCl	0,02 »
$CaSO_4 \cdot 2H_2O$	0,02 »		

Среда Кроне

$Ca_3(PO_4)_2$	0,25 *г/л*	$CaSO_4 \cdot 2H_2O$	0,50 *г/л*
$Fe_3(PO_4)_2 \cdot 4H_2O$	0,25 »	$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0,50 »
KNO_3	1,00 »		

Смесь содержит труднорастворимые соли, обеспечивающие постепенное изменение питательного раствора. При внесении в песок растворы необходимо тщательно перемешать.

Среда опытной станции Лонг—Аштон

$Ca^{\cdot\cdot}$	6,7—15 *мг-экв/л*	Cl'	0,1 *мг-экв/л*
$Mg^{\cdot\cdot}$	3 »	Fe лимоннокислый	5,6 *мг/л*
$Na^{\cdot}$	1,3 »	Fe-ЭДТА	28,0 »
$K^{\cdot}$	3,3—5 »	$Mn^{\cdot\cdot}$	0,55 »
NO_3'	10—20 »	$Cu^{\cdot\cdot}$	0,064 »
PO_4'''	4 »	$Zn^{\cdot\cdot}$	0,065 »
SO_4''	3 »	B	0,50 »

Реакция раствора поддерживается в пределах pH 5,5—6,0.

Среда Мак-Мартрея

1		2	
$Ca(NO_3)_2$ безводный	0,858 *г/л*	KH_2PO_4	0,242 *г/л*
или $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$	1,025 »	$Mg(NO_3)_2 \cdot 6H_2O$	0,268 »
NH_4Cl	0,066 »	$MgSO_4$ безводный	0,066 »
KNO_3	0,092 »	или $MgSO_4$ $7H_2O$	0,135 »

Среда Митчерлиха

1		2	
$Ca(NO_3)_2$ безводный	0,80 *г/л*	NaCl	0,20 *г/л*
или $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$	1,15 »	KH_2PO_4	0,17 »
KNO_3	0,30 »	$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0,20 »
NH_4NO_3	0,08 »		

Среда Молиша

$(NH_4)_2HPO_4$	0,80 *г/л*	$CaSO_4 \cdot 2H_2O$	0,40 *г/л*
KH_2PO_4	0,40 »	$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0,40 »
$FeSO_4 \cdot 7H_2O$	0,002 »		

Среда Ольсена

KNO_3	149 *мг/л*	H_3BO_3	0,4 *мг/л*
$Ca(NO_3)_2$	168 »	$ZnSO_4 \cdot 7H_2O$	0,2 »
KH_2PO_4	23 »	$CuSO_4 \cdot 5H_2O$	0,1 »
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	101 »	$(NH_4)_2MoO_4$	0,05 »
$MnSO_4 \cdot 4H_2O$	0,4 »	Fe лимоннокислый 1%-ный	5 капель

Среда Прянишникова

NH_4NO_3	0,240 *г/л*	$MgSO_4$ безводный	0,060 *г/л*
$CaHPO_4$	0,172 »	или $MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0,123 »
$FeCl_3 \cdot 6H_2O$	0,025 »	KCl	0,160 »
$CaSO_4 \cdot 2H_2O$	0,344 »		

Среда Пфеффера

1		2	
$Ca(NO_3)_2$ безводный	1,33 *г/л*	$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0,33 *г/л*
или $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$	1,92 »	KH_2PO_4	0,33 »
KNO_3	0,33 »		
KCl	0,16 »		
$FeCl_3$, 5%-ный раствор	1 капля		

Среда Рихтера

1		2	
$Ca(NO_3)_2$ безводный	0,50 *г/л*	KH_2PO_4	0,20 *г/л*
или $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$	0,72 »	$FeSO_4 \cdot 7H_2O$	0,04 »
KNO_3	0,20 »	$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0,25 »

Среда Роббинса

$Ca^{\cdot\cdot}$	10 *мг-экв/кг*	$Fe^{\cdot\cdot\cdot}$	0,5 *мг/кг*
$Mg^{\cdot\cdot}$	4 »	$Mn^{\cdot\cdot}$	0,25 »
$K^{\cdot}$	5 »	$Cu^{\cdot\cdot}$	0,02 »
NO_3'	14 »	$Zn^{\cdot\cdot}$	0,25 »
PO_4'''	3 »	B	0,25 »
SO_4''	4 »	Mo	0,01 »

Используется в песчаных культурах.

Среды Ротамстедской опытной станции

Ca^{++}	5,8 *мг-экв/л*	$PO_4^{'''}$	11,1 *мг-экв/л*	(pH 4,5)
Mg^{++}	4,0 »		11,2 »	(pH 5,5)
K^{+}	14,0 »		11,3 »	(pH 6,2)
$NO_3^{'}$	9,9 »	Fe^{+++}	8,0 »	
$SO_4^{''}$	9,8 »	Mn^{++}	0,25 »	
$Cl^{'}$	0,5 »	B	0,2 »	

Среды предназначены для получения разных значений pH за счет изменения концентрации $PO_4^{'''}$ и выбора соответствующих соотношений K_2HPO_4 и KH_2PO_4.

Среда Сакса

KNO_3	1,00 *г/л*	$CaSO_4 \cdot 2H_2O$	0,50 *г/л*
$Ca_3(PO_4)_2$	0,50 »	$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0,50 »
$FeCl_3$, 5%-ный раствор	1 капля	NaCl	0,50 »

Среда Трилиз

Ca^{++}	2 *мг-экв/л*	$NO_3^{'}$	3 *мг-экв/л*
Mg^{++}	2 »	$PO_4^{'''}$	6 »
K^{+}	2 »	$SO_4^{''}$	2 »
NH_4^{+}	1 »	$FeSO_4$ + K лимоннокислый	0,02 »

Среда обладает стабильным значением pH 5,1.

Среда Успенских

KNO_3	0,025 *г/л*	KH_2PO_4	0,025 *г/л*
$Ca(NO_3)_2$	0,100 »	K_2CO_3	0,0345 »
$MgSO_4$	0,025 »	$Fe_2(SO_4)_3$	0,00125 »

Среды Хоглэнда — Арнона

Среда I

$Ca(NO_3)_2$ безводный	0,82045 *г/л*	KH_2PO_4	0,13609 *г/л*
KNO_3	0,50555 »	$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0,24076 »

Среда II

1		2	
$Ca(NO_3)_2$ безводный	0,65636 *г/л*	$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0,24076 *г/л*
KNO_3	0,60666 »	$NH_4H_2PO_4$	0,11503 »

Среды Цинцадзе

Соль	№ среды концентрация в *г/л*				
	I	II	III	IV	V
KNO_3	0,166	0,166	0,166	0,505	0,80
$Ca(NO_3)_2$, безводный	—	—	—	—	0,21
NH_4NO_3	0,334	0,334	0,334	0,20	—
$Ca_3(PO_4)_2$	0,70	—	—	5,00	0,70
$CaSO_4 \cdot 2H_2O$	0,25	1,46	1,46	—	0,28
$MgSO_4$ безводный	50	0,50	0,30	0,50	0,50
KCl	0,614	0,614	0,614	0,36	—
$Fe_3(PO_4)_2 \cdot 4H_2O$	—	0,85	0,68	—	—
$Fe_2(SO_4)_3$	—	0,04	0,02	0,32	0,25
NaCl	—	—	—	—	0,17

Среда Чирикова

KNO_3	1,000 *г/л*	$CaSO_4 \cdot 2H_2O$	0,500 *г/л*
$Ca_3(PO_4)_2$	0,464 »	$MgSO_4$ безводный	0,500 »
$Fe_2(SO_4)_3$	0,310 »		

Среды Шайва

Среда R5C2

KH_2PO_4	2,45 *г/л*
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	3,698 »
$Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$	1,228 »

Среда R3C3

KH_2PO_4	1,47 *г/л*
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	3,698 »
$Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$	1,842 »

Среды Шайва и Роббинса

Среда I

Ca^{++}	9 *мг-экв/л*	$SO_4^{''}$	6 *мг-экв/л*
Mg^{++}	4,6 »	$FeSO_4$	(по потребности)
K^{+}	2,3 »	Mn^{++}	0,15 *мг/л*
NH_4^{+}	1,4 »	Zn^{++}	0,15 »
$NO_3^{'}$	9 »	B	0,1 »
$PO_4^{'''}$	6,9 »		

Среда II

Ca^{++}	3 *мг-экв/л*	$SO_4^{''}$	4,4 *мг-экв/л*
Mg^{++}	4,4 »	$Cl^{'}$	3 »
Na^{+}	4 »	Mn^{++}	0,15 *мг/л*
K^{+}	3 »	Zn^{++}	0,15 »
$NO_3^{'}$	4 »	B	0,1 »
$PO_4^{''}$	1,5 »	$FeSO_4$	(по потребности)

РАСТВОРЫ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ ДЛЯ УНИВЕРСАЛЬНЫХ ПИТАТЕЛЬНЫХ СМЕСЕЙ

Раствор «А — Z» по Хоглэнду

H_3BO_3	11 *г*	$Co(NO_3)_2 \cdot 6H_2O$	1 *г*
$MnCl_2 \cdot 4H_2O$	7 »	TiO_2	1 »
$CuSO_4 \cdot 5H_2O$	1 »	LiCl	0,5 »
$ZnSO_4$	1 »	$SnCl_2 \cdot 2H_2O$	0,5 »
$Al_2(SO_4)_3$	1 »	KI	0,5 »
$NiSO_4 \cdot 6H_2O$	1 »	KBr	0,5 »

Указанные количества солей растворяют в 18 *л* воды. Добавляют по 1—1,5 *мл* раствора к 1 *л* питательной смеси или 1 *кг* песка.

Раствор Бертло в модификации Готре

$Fe_2(SO_4)_3$	50,0 *г/л*	$ZnSO_4$	100 *мг/л*
$MnSO_4$	2,0 »	$CuSO_4$	50 »
KI	0,5 »	$BeSO_4$	100 »
$NiCl_2$	50 »	H_3BO_3	50 »
$CoCl_2$	50 »	H_2SO_4	50 »
$TiSO_4$	200 »		

К питательному раствору, не содержащему микроэлементов, добавляют одну каплю этого раствора.

Раствора Браунера — Букача

$MnCl_2 \cdot 4H_2O$	350 *мг/л*	$Co(NO_3)_2$	50 *мг/л*
H_3BO_3	500 »	TiO_2	50 »
$ZnSO_4 \cdot 7H_2O$	50 »	LiCl	25 »
$CuSO_4 \cdot 5H_2O$	50 »	KBr	25 »
$Al_2(SO_4)_3 \cdot 18H_2O$	50 »	KI	25 »
$NiSO_4 \cdot 7H_2O$	50 »	$SnCl_2 \cdot 2H_2O$	25 »

Добавляют по 1 *мл* этого раствора к каждому литру питательного раствора.

ПИТАТЕЛЬНЫЕ СРЕДЫ ДЛЯ ВЫРАЩИВАНИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Для березы

Среда Ингестада

$Ca^{\cdot\cdot}$	6	*мг-экв/л*	Cl'	0,15	*мг-экв/л*
$Mg^{\cdot\cdot}$	4	»	$Fe^{\cdot\cdot\cdot}$	2,8	*мг/л* в виде $FeCl_3$
$K^{\cdot}$	4,5	»	$Mn^{\cdot\cdot}$	0,5	*мг/л*
$NH_4^{\cdot}$	5,0	»	$Cu^{\cdot\cdot}$	0,06	»
NO_3'	5,0	»	$Zn^{\cdot\cdot}$	0,06	»
PO_4'''	9,6	»	B	0,50	»
SO_4''	4,0	»	Mo	0,009	»

Для винограда

Среда Скотта — Шредера

$Ca^{\cdot\cdot}$	7,3	*мг-экв/кг*	Cl'	0,015	*мг-экв/кг*
$Mg^{\cdot\cdot}$	1,25	»	$Fe^{\cdot\cdot}$	1	*мг/кг* (в виде лимонно кислой соли)
$K^{\cdot}$	1,2	»	$Mn^{\cdot}$	0,35	*мг/кг*
NO_3'	7,3	»	$Cu^{\cdot}$	0,01	»
PO_4'''	3,6	»	$Zn^{\cdot\cdot}$	0,02	»
SO_4''	1,25	»	Mo	0,03	»

Для ели

Среда Ингестада

$Ca^{\cdot\cdot}$	2	*мг-экв/л*	Cl'	0,05	*мг-экв/л*
$Mg^{\cdot\cdot}$	1,25	»	$Fe^{\cdot\cdot\cdot}$	0,93	*мг/л* (в виде $FeCl_3$)
$K^{\cdot}$	1,25	»	$Mn^{\cdot\cdot}$	0,17	*мг/л*
$NH_4^{\cdot}$	1,8	»	$Cu^{\cdot\cdot}$	0,02	»
NO_3'	1,8	»	$Zn^{\cdot\cdot}$	0,02	»
PO_4'''	0,95	»	B	0,17	»
SO_4''	1,25	»	Mo	0,003	»

Реакция раствора поддерживается в пределах pH 4—5.

Для риса

Среда Асана

$Ca^{\cdot\cdot}$	1,0	*мг-экв/л*	PO_4''	0,45	*мг-экв/л*
$Mg^{\cdot\cdot}$	2,0	»	SO_4''	4,0	»
$K^{\cdot}$	0,15	»	$Fe^{\cdot\cdot\cdot}$	0,18	*мг/л* (в виде серно-кислой или фосфорно-кислой соли)
$NH_4^{\cdot}$	1,0	»			

Предназначена для водной культуры.

Для ряски

Среда Горхема

$Ca^{\cdot\cdot}$	10	*мг-экв/л*	Fe лимоннокислый	1,0	*мг/л*
$Mg^{\cdot\cdot}$	4	»	$Mn^{\cdot\cdot}$	0,5	»
$K^{\cdot}$	6	»	$Cu^{\cdot\cdot}$	0,02	»
NO_3'	15	»	$Zn^{\cdot\cdot}$	0,05	»
PO_4'''	3	»	B	0,5	»
SO_4''	4	»	Mo	0,045	»
Cl'	0,002	»			

Предназначена для стерильной культуры, pH 5,2.

Среда Ландольта

$Ca^{··}$	0,6	*мг-экв/л*	$Mn^{··}$	1,7	*мг/л*
$Mg^{··}$	1,4	»	$Cu^{··}$	0,3	»
$K^{·}$	1,5	»	$Zn^{··}$	4,0	»
$NH_4^{·}$	0,8	»	B	1,0	»
$NO_3^{′}$	1,4	»	Co	0,1	»
$PO_4^{′′′}$	1,5	»	Mo	4,0	»
$SO_4^{′′}$	1,4	»	Na-ЭДТА	167	»
			Fe-сульфат	1,7	»

Предназначена для автотрофного роста.

Для сахарной свеклы

Среда Белоусова

$Ca(NO_3)_2$	1,11 *г/л*	$MgSO_4$	0,054 *г/л*	
KH_2PO_4	0,36 »	$FeCl_3 \cdot 6H_2O$	0,01	»
K_2HPO_4	0,43 »	H_3BO_3	0,005	»
NaCl	0,10 »	$MnSO_4$	0,005	»

В течение вегетации смесь меняют не менее 3—4 раз.

Среда ВНИС

$Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$	1,18 *г/л*	$MnSO_4 \cdot 5H_2O$	0,004 *г/л*	
$NaNO_3$	0,50 »	H_3BO_3	0,005	»
K_2HPO_4	0,50 »	$CaCO_3$	1,0	»
KCl	0,20 »	$Fe_2(SO_4)_3$	0,3	»
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0,61 »			

В течение вегетационного периода среду меняют не менее 4—5 раз используя в первые 2—3 раза половинное количество солей.

Для сосны

Среда Ингестада

$Ca^{··}$	2	*мг-экв/л*	$Cl^{′}$	0,05	*мг-экв/л*
$Mg^{··}$	1,25	»	$Fe^{···}$	0,93	*мг/л* (в виде $FeCl_3$)
$K^{·}$	1,25	»	$Mn^{··}$	0,17	*мг/л*
$NH_4^{·}$	1,8	»	$Cu^{··}$	0,02	»
$NO_3^{′}$	1,8	»	$Zn^{··}$	0,02	»
$PO_4^{′′′}$	1,9	»	B	0,17	»
$SO_4^{′′}$	1,25	»	Mo	0,003	»

Для томатов

Среда Кидсона

$Ca^{··}$	17	*мг-экв/л*	$Cl^{′}$	2,1	*мг-экв/л*
$Mg^{··}$	4,5	»	Fe-ЭДТА	2	»
$Na^{·}$	1,5	»	$Mn^{··}$	0,25	»
$K^{·}$	6	»	$Cu^{··}$	0,05	»
$NO_3^{′}$	14,6	»	$Zn^{··}$	0,05	»
$PO_4^{′′′}$	5,5	»	B	0,5	»
$SO_4^{′′}$	7	»	Mo	0,05	»

Среда Эббота

$Ca^{··}$	10,5	*мг-экв/л*	Fe лимоннокислый	5,6 *мг/л*
$Mg^{··}$	4,2	»	$Mn^{··}$	0,55 »
$K^{·}$	5,1	»	$Cu^{··}$	0,064 »
$NO_3^{′}$	10,5	»	$Zn^{··}$	0,065 »
$PO_4^{′′′}$	6	»	B	0,5 »
$SO_4^{′′}$	9,2	»	Mo	0,05 »

Пригодна и для гидропонного выращивания цветочных культур. Для получения безосадочного раствора фосфор дается в виде свободной ортофосфорной кислоты, pH среды 6,5.

Для чая

Среда Хаана и Скуреля

$Ca^{··}$	6	*мг-экв/л*	$SO_4^{′′}$	2	*мг-экв/л*
$Mg^{··}$	2	»	$Fe^{···}$	3,4	*мг/л* (в виде гумата)
$K^{·}$	6	»	$Mn^{··}$	0,8	*мг/л*
$NH_4^{·}$	3	»	$Cu^{··}$	0,2	»
$NO_3^{′}$	9	»	B	0,7	»
$PO_4^{′′′}$	18	»			

Предназначена для водных культур, pH 5,6.

Для яблони

Среда Мори

$Ca^{··}$	5	*мг-экв/л*	$SO_4^{′′}$	2,5	*мг-экв/л*
$Mg^{··}$	2,5	»	Fe лимоннокислый	1,0	*мг/л*
$K^{·}$	2,8		$Mn^{··}$	0,1	»
$NO_3^{′}$	7	»	$Zn^{··}$	0,1	»
$PO_4^{′′′}$	2	»	B	0,1	»

Предназначена для водных культур, pH 4,5—5,9.

Среда Уоллеса

$Ca^{··}$	3	*мг-экв/кг*	$PO_4^{'''}$	1,65	*мг-экв/кг*
$Mg^{··}$	2,5	»	$SO_4^{''}$	5,5	»
$K^{·}$	9,9	»	Cl'	1,35	»
NO_3'	8	»	$Fe^{···}$	0,4	*мг/кг* (в форме хлорида)

Используется для песчаных культур.

ПИТАТЕЛЬНЫЕ СРЕДЫ ДЛЯ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ ИЗОЛИРОВАННЫХ ТКАНЕЙ И КЛЕТОК

Среды Бутенко Р. Г.

Среда I

К раствору минеральных солей по Мурасиге и Скугу прибавляют:

Тиамин	0,4	*мг/л*	2,4-Д	1	*мг/л*
Пиридоксин	0,1	»	Аденин	1	»
Мезоинозит	80	»	Гидролизат казеина	1	*г/л*
Никотиновая кислота	0,5	»	Сахароза	30	»

Предназначена для выращивания в суспендиальной культуре клеток и тканей табака.

Среда II

К раствору минеральных солей по Уайту и микроэлементов по Хеллеру прибавляют:

Тиамин	0,1	*мг/л*	α-Нафтилуксусная кислота	2	*мг/л*
Пиридоксин	0,1	»	Кокосовое молоко (по объему)	7%	
Никотиновая кислота	0,5	»	Гидролизат казеина	0,2	*г/л*
Мезоинозит	80	»	Сахароза	20	»
Пантотенат Са	5	»			
Fe лимоннокислый	3,5	»			
Кинетин	0,1	»			

Предназначается для суспендиальной культуры гаплопаппуса.

Среда Мурасиге и Скуга

NH_4NO_3	1,65	*г/л*	$CoCl_2 \cdot 6H_2O$	0,025	*мг/л*
KNO_3	1,90	»	Тиамин	0,4	»
$CaCl_2 \cdot 2H_2O$	0,44	»	Мезоинозит	100	»
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0,37	»	Кинетин	1	»
KH_2PO_4	0,17	»	β-Индолилуксусная или α-нафтилуксусная кислота	2	»
Na_2-ЭДТА	37,8	*мг/л*			
$FeSO_4 \cdot 7H_2O$	27,8	»			
$Na_2MoO_4 \cdot 2H_2O$	0,25	»			
$CuSO_4 \cdot 5H_2O$	0,025	»			

H_3BO_3	6,2	*мг/л*	Сахароза	30,0	*г/л*
$MnSO_4 \cdot 4H_2O$	22,3	»	Агар-агар	10,0	»
$ZnSO_4 \cdot 4H_2O$	8,6	»	Гидролизат казеина (энзиматический)	10,0	»
KI	0,83	»			

Среда Нича

Раствор 1

$Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$	0,500	*г/л*
KNO_3	0,125	»
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0,125	»
KH_2PO_4	0,125	»

Раствор 2

Fe-цитрат	0,010	»

Раствор 3

H_2SO_4	0,5	*мл/л*
$MnSO_4 \cdot 4H_2O$	3,0	*г/л*
$ZnSO_4 \cdot 7H_2O$	0,5	»
H_3BO_3	0,5	»
$CuSO_4 \cdot 5H_2O$	0,025	»
$Na_2MoO_4 \cdot 2H_2O$	0,025	»

Для приготовления питательной среды смешивают раствор *1* с 1 *мл* раствора *2* и 1 *мл* раствора *3*, добавляют 50 *г* сахарозы.

Среда Рейтнера

$Ca(NO_3)_2$	200	*мг/л*	$MnSO_4$	1,50	*мг/л*
$MgSO_4$	300	»	H_3BO_3	1,50	»
KNO_3	80	»	2,4-Д	0,08	»
KCl	65	»	Тиамин	1,50	»
Na_2SO_4	200	»	Пиридоксин	0,1	»
NaH_2PO_4	610	»	Никотиновая кислота	0,5	»
$Fe_2(SO_4)_3$	2,5	»	Сахароза	20,0	*г/л*
KI	0,75	»			

Предназначена для культуры клеток гаплопаппуса.

Среда Скуга

$Ca(NO_3)_2$	100	*мг/л*	$Fe_2(SO_4)_3$	2,5	*мг/л*
KNO_3	80	»	$ZnSO_4$	1,5	»
$MgSO_4$	35	»	H_3BO_3	1,6	»
KCl	65	»	Витамин B_1	0,1	»
KH_2PO_4	12,5	»	Гликокол	2,0	»
KI	0,75	»	Сахароза	20	*г/л*
$MnSO_4$	4,4	»			

Среды Уайта

Среда I

$Ca(NO_3)_2$	200	*мг/л*	$ZnSO_4$	1,5	*мг/л*
$MgSO_4$	360	»	H_3BO_3	1,5	»
KNO_3	80	»	Витамин B_1	0,1	»
KCl	65	»	Витамин B_6	0,1	»
Na_2SO_4	200	»	Гликокол	3,0	»
NaH_2PO_4	16,5	»	Никотиновая кислота	0,5	»
$Fe_2(SO_4)_3$	2,5	»	Сахароза	20	*г/л*
KI	0,75	»			
$MnSO_4$	4,5	»			

Среда II

$Ca(NO_3)_2$	100	*мг/л*	$ZnSO_4$	1,5	*мг/л*
$MgSO_4$	35	»	H_3BO_3	1,5	»
KNO_3	80	»	Дрожжевой экстракт	100,0	*
NaH_2PO_4	16,5	»			
KI	0,75	»	Витамин B_1	0,1	*мг/л*
$Fe_2(SO_4)_3$	2,5	»	Сахароза	20	*г/л*
$MnSO_4$	4,5	»			

* Вытяжка из 100 *мг* высушенных пивных дрожжей.

Среда Хеллера

KCl	750	*мг/л*	$NiCl_2 \cdot 6H_2O$	0,03	*мг/л*
$NaNO_3$	600	»	KI	0,01	»
$MgSO_4 \cdot 2H_2O$	250	»	Аденин	1	»
$CaCl_2 \cdot 2H_2O$	75	»	2,4-Дихлорфеноксиуксусная кислота	1	»
$FeCl_3 \cdot 6H_2O$	1	»			
$ZnSO_4 \cdot 7H_2O$	1	»			
H_3BO_3	1	»			
$MnSO_4 \cdot 5H_2O$	0,13	»	Сахароза	20,0	*г/л*
$CuSO_4 \cdot 5H_2O$	0,03	»	Агар-агар	7,0	»
$AlCl_3$	0,03	»			

ПИТАТЕЛЬНЫЕ СРЕДЫ ДЛЯ КУЛЬТУРЫ ИЗОЛИРОВАННЫХ КОРНЕЙ

Среда Боннера

$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	36,0	*мг/л*	Никотиновая кислота	0,50	*мг/л*
$Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$	236,0	»	Пиридоксин	0,1	»
KNO_3	81,0	»	Тиамин	0,1	»
KCl	65,0	»	Сахароза	20,0—40,0	*г/л*
KH_2PO_4	20,0	»			
Тартрат железа	1,50	»			

Предназначена для корней гороха и других двудольных растений.

Среда Боннера (модифицированная Торри)

$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	42,0	*мг/л*	H_3BO_3	0,25	*мг/л*
$Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$	242,0	»	$Na_2MoO_4 \cdot 2H_2O$	0,25	»
KNO_3	85,0	»	$CuSO_4 \cdot 5H_2O$	0,04	»
KCl	61,0	»	Сахароза	60,0	*г/л*
KH_2PO_4	20,0	»	Никотиновая кислота	5,0	*мг/л*
$FeCl_3$	1,5	»			
$MnSO_4 \cdot H_2O$	4,5	»	Агар (очищенный)	5,0	*г/л*
$ZnSO_4 \cdot 7H_2O$	1,5	»			

Используется для изолированных корней гороха.

Среда Бурстрема

$MgSO_4$	24,0	*мг/л*	KI	0,02	*мг/л*
$Ca(NO_3)_2$	65,6	»	$(NH_4)_2MoO_4$	0,02	»
KNO_3	20,2	»	Тиамин	0,1	»
KH_2PO_4	40,8	»	Никотиновая кислота	0,5	»
$MnCl_2$	1,0	»			
$ZnSO_4$	1,0	»	Глюкоза	10,0	»
H_3BO_3	0,02	»			

Предназначена для корней пшеницы, ржи, ячменя и овса.

Среда Копа и Мерца

Соединение	Исходный раствор	Концентрация исходных растворов на 1 *л* питательной среды, *мл*
Глюкоза	20 *г/л*	867,4
$Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$	0,236 »	100
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0,036 »	1
KNO_3	0,081 »	10
NaCl или KCl	0,065 »	10
$Fe_2(SO_4)_3$	0,002 »	0,1
KH_2PO_4	0,012 »	10
H_3BO_3	0,06 »	0,1
$CuSO_4 \cdot 5H_2O$	0,04 »	0,1
$MnSO_4 \cdot 4H_2O$	0,04 »	0,1
$ZnSO_4 \cdot 7H_2O$	0,04 »	0,1
$Na_2MoO_4 \cdot 2H_2O$	0,02 »	0,1
$FeCl_3 \cdot 6H_2O$	2,00 »	1

Используется для культуры изолированных кончиков корней.

Среда Нильса

Ca^{++}	4,05	*мг-экв/л*	Mn^{++}	0,1	*мг-экв/л*
Mg^{++}	0,3	»	Cu^{++}	0,005	»
Na^{+}	0,0005	»	Zn^{++}	0,005	»
K^{+}	0,44	»	B	0,1	»
NO_3^{-}	4,05	»	Mo	0,002	»
PO_4^{---}	1,3	»	I^{-}	0,01	*г/л*
SO_4^{--}	0,3	»	Тиамин	0,1	*мг/л*
Fe-ЭДТА	1,0	»	Сахароза	40,0	*г/л*

Предназначена для изолированных корней льна, pH 4,95 ± 0,05.

Среда Роббинса и Уайта

$MgSO_4$	10,0 *мг/л*	$FeCl_3$	1,00 *мг/л*
$Ca(NO_3)_2$	50,0 »	Глюкоза	20,0 *г/л*
KH_2PO_4	10,0 »		

Предназначена для корней кукурузы.

Среда Сланкиса

$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	20,5 *мг/л*	Тиамин	0,05 *мг/л*
$Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$	72,0 »	Холин	0,50 »
KH_2PO_4	10,0 »	Сахароза	70,0 *г/л*
$FeCl_3 \cdot 6H_2O$	1,65 »		

Предназначена для культивирования корней сосны.

Среда А. М. Смирнова

Компоненты	Количество веществ, *мг* на 1 *л* бидистиллированной воды	Примечание
KNO_3	80,00	Приготовляются запасные растворы в 10 раз большей концентрации. Хранятся в закрытой от света посуде
$Ca(NO_3)_2$	200,00	
KCl	65,00	
$NaH_2PO_4 \cdot 2H_2O$	18,60	
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	740,00	
Na_2SO_4	200,00	
$FeC_6H_2O_7 \cdot 3H_2O$	3,50	Вводится непосредственно перед использованием среды
$MnCl_2 \cdot 4H_2O$	3,60	Приготовляется запасной раствор в 100 раз большей концентрации. Сохраняется в плотно закрытой посуде при 4° С
$ZnSO_4 \cdot 7H_2O$	2,20	
H_3BO_3	1,40	
KI	0,65	
$Na_2MoO_4 \cdot 2H_2O$	0,025	
$CuSO_4 \cdot 5H_2O$	0,004	
Никотиновая кислота	0,50	Приготовляется запасной раствор в 100 раз большей концентрации. Сохраняется в пробирках из термостойкого стекла при — 20° С в холодильной камере
Тиамин	0,10	
Пиридоксин	0,10	
Сахароза	20 000	Вводится непосредственно перед использованием среды

Среда Стрита

$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	740,00 *мг/л*	$ZnSO_4 \cdot 7H_2O$	2,70 *мг/л*
$Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$	288,00 »	H_3BO_3	1,50 »
Na_2SO_4	200,00 »	KI	0,75 »

KNO_3	80,00 *мг/л*	Никотиновая кислота	0,50 *г/л*
KCl	65,00 »	Тиамин	0,10 »
$NaH_2PO_4 \cdot 2H_2O$	18,00 »	Пиридоксин	0,10 »
$Fe_2(SO_4)_3$	2,50 »	Сахароза	20,0 »
$MnCl_2 \cdot 4H_2O$	7,10 »	Гликокол	3,0 »
$CuSO_4 \cdot 5H_2O$	0,02 »		

ПИТАТЕЛЬНЫЕ СРЕДЫ ДЛЯ СПЕЦИАЛЬНЫХ ЦЕЛЕЙ.

Среда Ахмеда и Эванса

Ca^{++}	13 *мг-экв/л*	Fe^{+++}	1,0 *мг/л* (в виде лимоннокислой соли или Fe-ЭДТА)
Mg^{++}	4 »		
Na^{+}	0,06 »	Mn^{++}	0,15 *мг/л*
K^{+}	5 »	Cu^{++}	0,01 »
PO_4'''	3 »	Zn^{+}	0,05 »
SO_4''	19 »	B	0,1 »
Cl'	0,2 »	Mo	0,02 »

Предназначена для изучения действия кобальта на симбиотическую фиксацию азота клубеньками сои, pH 7.

Среда Вагнера

Ca^{++}	13,5 *мг-экв/кг*	SO_4''	6,4 *мг-экв/кг*
		Cl'	4,8 »
Mg^{++}	4 »	Fe^{+++}	42 *мг/кг* (в виде железоаммиачных квасцов)
K^{+}	9,7 »		
NH_4^{+}	2,5 »	Mn^{++}	0,13 *мг/кг*
NO_3'	7,4 »	Cu^{+}	0,14 »
PO_4'''	13,5 »	B	0,1 »

Предназначена для изучения кремниевой недостаточности.

Среда Вильсона и Райнсенауэра

Ca^{++}	6 *мг-экв/л*	Fe^{+++}	1,1 *мг/л* (в виде $FeCl_3$ с ЭДТА)
Mg^{++}	2 »	Mn^{++}	0,275 *мг/л*
K^{+}	6 »	Cu^{++}	0,032 »
NH_4^{+}	1 »	Zn^{++}	0,14 »
PO_4'''	6 »	B	0,27 »
SO_4''	12 »	Mo	0,048 »
Cl'	0,07 »	Co	0,0001 »

Предназначена для изучения роли кобальта в симбиотической фиксации азота у люцерны, pH 6,5—7. Для поддержания pH в раствор добавляют 1 *г/л* $CaCO_3$.

Среда Давидсона и Шайва

$Ca^{··}$	6,3 *мг-экв/л*	$PO_4^{'''}$	19 *мг-экв/л*
$Mg^{··}$	14,2 »	$SO_4^{''}$	20,6 »
$K^{·}$	6,3 »	$Mn^{··}$	0,5 *мг/л*
$NH_4^{·}$	8,8 »	B	0,5 »

Предназначена для изучения действия pH на усвоение $NH_4^{·}$ и $NO_3^{'}$. $NH_4^{·}$ дают в форме NH_4OH. Раствор постоянно обновляется, pH 6,8.

Среда Джонсона

$Ca^{··}$	8 *мг-экв/л*	Cl'	0,05 *мг-экв/л*
$Mg^{··}$	2 »	$Fe^{···}$	0,22 *мг/л* (в виде $FeSO_4$)
$K^{·}$	6 »	$Mn^{··}$	0,27 *мг/л*
$NH_4^{·}$	2 »	$Cu^{··}$	0,032 »
$NO_3^{'}$	14 »	$Zn^{··}$	0,13 »
$PO_4^{'''}$	6 »	Mo	0,01 »
$SO_4^{''}$	2 »	B	0,27 »

Предназначена для изучения недостаточности хлора, pH 4,7.

Среда Лера

$Ca^{··}$	1,8 *мг-экв/л*	$Fe^{···}$	14 *мг/л* (в виде $Fe_3(PO_4)_2$)
$Mg^{··}$	0,7 »	$Mn^{··}$	0,5 *мг/л*
$K^{·}$	1,6 »	$Cu^{··}$	0,05 »
$NO_3^{'}$	1,6 »	B	(варьируют в соответствии с за-
$PO_4^{'''}$	2,9 »		дачами опыта)
$SO_4^{''}$	1 »		

Предназначена для изучения недостаточности бора.

Среда Мульдера

$Ca^{··}$	2,9 *мг-экв/л*	Cl'	0,27 *мг-экв/л*
$Mg^{··}$	2 »	$Fe^{···}$	4 *мг/л* (в виде $FeCl_3$)
$K^{·}$	6,4 »	$Mn^{··}$	0,25 *мг/л*
$NH_4^{·}$	2,3 »	$Cu^{··}$	0,07 »
$NO_3^{'}$	3,5 »	$Zn^{··}$	0,06 »
$PO_4^{'''}$	6,7 »	B	0,04 »
$SO_4^{''}$	4,9 »	Mo	0,008 »

Предназначена для изучения недостаточности молибдена у томатов и других растений.

Среда Пайпера

$Ca^{··}$	5,8 *мг-экв/л*	Cl'	1,7 *мг-экв/л*
$Mg^{··}$	4 »	$Fe^{···}$	2 *мг/л*
$Na^{·}$	1,7 »	$Mn^{··}$	0,5 »
$K^{·}$	13,6 »	$Zn^{··}$	0,2 »
$NO_3^{'}$	9,9 »	B	0,1 »
$PO_4^{'''}$	11,2 »	Mo	0,1 »
$SO_4^{''}$	9,8 »	$Cu^{··}$	(варьируют в соответствии с за-
			дачами опыта)

Предназначена для изучения недостаточности меди в водных культурах.

Среда Ричардса

$Ca^{··}$	7,6 *мг-экв/л*	$Fe^{···}$	1,25 *мг/л*
$Mg^{··}$	0,6 »	$Mn^{··}$	0,5 »
$K^{·}$	2,3 »	$Cu^{··}$	0,05 »
$NO_3^{'}$	7,2 »	$Zn^{··}$	0,02 »
$PO_4^{'''}$	1,4 »	B	0,5 »
$SO_4^{''}$	2 »	Mo	0,05 »

Предназначена для изучения средств, снижающих хлороз в водной культуре, pH 5,5. Добавляют 0,05-м. K_2CO_3.

Среда Соммера

$Ca^{··}$	5,8 *мг-экв/л*	$PO_4^{'''}$	3,3 *мг-экв/л*
$Mg^{··}$	3,1 »	$SO_4^{''}$	5,8 »
$K^{·}$	4,6 »	$Fe^{··}$	Следы (в виде $FeSO_4$)
$NO_3^{'}$	6,6 »	Al или Si	0, 0,5, 1, 2, 4, 6, 8 *мг/л*

Предназначена для изучения потребности растений в алюминии и кремнии.

Среда Соммера

$Ca^{··}$	1 *мг-экв/л*	$Fe^{··}$	0,5—4 *мг/л* в зависимости от
$Mg^{··}$	4 »		вида растений (в форме $FeSO_4$)
$Na^{·}$	0,15 »	$Mn^{··}$	1,5 *мг/л*
$K^{·}$	8 »	$Cu^{··}$	0,125 »
$NO_3^{'}$	8 »	$Zn^{··}$	0,5 »
$PO_4^{'''}$	3,3 »	B	0,5 »
$SO_4^{''}$	5 »	$Al^{···}$	0,5 »
Cl'	0,15 »	I'	0,25 »
		F'	0,25 »

Предназначена для изучения недостаточности цинка.

Среда Хилла и Джонстона

Ca^{++}	2,8 *мг-экв/кг*		$SO_4^{''}$	0,9 *мг-экв/кг*	
K^{+}	0,9 »		$Cl^{'}$	1,2 »	
NH_4^{+}	2,2 »		Fe^{+++}	3 *мг/кг* (в виде $FeCl_3$)	
$NO_3^{'}$	3,5 »		Mn^{++}	0,19 *мг/кг*	
$PO_4^{'''}$	0,9 »		B	1,0 »	

Предназначена для изучения недостаточности магния у яблони.

ПИТАТЕЛЬНЫЕ СРЕДЫ ДЛЯ ГРИБОВ

Грибы менее требовательны к питательной среде по сравнению с бактериями. Их можно выращивать на средах сравнительно простого состава.

Среда для аспергилла

Сахароза	50 *г/л*	$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	1 *г/л*
NH_4NO_3	3 »	$FeSO_4 \cdot 7H_2O$	Следы
KH_2PO_4	1 »		

Среда Боаса

Глюкоза	50 *г/л*	NaCl	0,5 *г/л*
KH_2PO_4	1,6 »	$Na_2SO_4 \cdot 10H_2O$	0,5 »
K_2HPO_4	0,3 »	H_3BO_3	0,02 »
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	1,0 »	$ZnSO_4$	0,02 »
$(NH_4)_2SO_4$	2,0 »	$MnSO_4$	0,02 »
$CaCl_2 \cdot 6H_2O$	0,5 »	$FeCl_3$	0,02 »

Предназначена для дрожжей.

Среда Вельтье

Сахароза	75 *г/л*	KH_2PO_4	5 *г/л*
Аспарагин	10 »	$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	2,5 »

Предназначена для плесневых грибов, pH 5,8.

Среда Хеннеберга

Сахароза	150 *г/л*	$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	1 *г/л*
$NH_4H_2PO_4$	2 »	$CaCO_3$	5 »
KH_2PO_4	2 »		

Используется для культуры дрожжей; pH близок к нейтральному значению.

Среда Чапека — Докса

Глюкоза	50 *г/л*	$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0,5 *г/л*
$NaNO_3$	2 »	KCl	0,1 »
KH_2PO_4	1 »	$FeSO_4 \cdot 7H_2O$	Следы

Предназначена для плесневых грибов (особенно пенициллиума), pH 4,5.

Среда Шопфера

Глюкоза	50 *г/л*	$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0,5 *г/л*
Аспарагин	1 »	KH_2PO_4	1,5 »

Предназначена для дрожжей (с половинной дозой глюкозы — для фикомицетов), pH 4,3

ПИТАТЕЛЬНЫЕ СРЕДЫ ДЛЯ ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩИХ БАКТЕРИЙ

Среды Ван-Ниля (*г* на 1 *л* колодезной воды)

Компоненты	Athiorhodaceae	Thiorhodaceae	Chlorobacteriaceae
$(NH_4)_2SO_4$	1,0	—	—
NH_4Cl	—	1,0	1,0
K_2HPO_4	0,5	1,0	—
KH_2PO_4	—	—	1,0
$MgCl_2$	—	1,0	0,5
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0,2	—	—
NaCl	2,0	—	0,30
$NaHCO_3$	5,0	1,0	2,0
$Na_2S \cdot 9H_2O$	—	1,0	1,0
Fe	—	—	500 *мкг*
Дрожжевой экстракт	0,1	—	—
Органический субстрат (малат, сукцинат или фумарат)	1,5	—	—
H_3PO_4 для юстирования pH	pH 7,0	pH 8,0—8,5	pH 7,3

УНИВЕРСАЛЬНЫЕ ПИТАТЕЛЬНЫЕ СРЕДЫ ДЛЯ ВОДОРОСЛЕЙ

Многие из водорослей используются для проведения физиологических, генетических и биохимических исследований. Кроме того, отдельные виды, например хлореллу, выращивают в полупромышленных масштабах для получения клеточной массы. Для этих целей было разработано довольно большое количество разнообразных питательных смесей.

Среда Арнона

Ca^{++}	1,0 *мг-экв/л*		Fe^{+++}	4 *мг/л*	(в виде Fe-ЭДТА)
Mg^{+}	2,0 »		Mn^{++}	0,5 *мг/л*	
K^{+}	22,8 »		Cu^{++}	0,02 »	
$NO_3^{'}$	20,0 »		Zn^{++}	0,05 »	
$PO_4^{''}$	6,0 »		B	0,5 »	
$SO_4^{''}$	2,0 »		Mo	0,001 »	
$Cl^{'}$	1,0 »		V	0,005 »	

Применяется для культивирования сценедесмуса, pH 6,7.

Среда Бенеке

$Ca(NO_3)_2$	0,5 *г/л*	K_2HPO_4	0,2 *г/л*
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0,1 »	$FeCl_3$	Следы

Среда Винокура, Райзнера—Томпсона

$Mg^{··}$	40 *мг-экв/л*	$Fe^{···}$	0,4 *мг/л* (в виде лимоннокислой соли)
$K^{·}$	37 »	$Mn^{··}$	0,44 *мг/л*
$NO_3^{'}$	25 »	$Cu^{··}$	0,002 »
$PO_4^{'''}$	54 »	$Zn^{··}$	0,08 »
$SO_4^{''}$	20 »	Mo	0,02 »

Применяется для массовой культуры хлореллы, pH 5,6.

Среда Друпа S-66

NaCl	300 *мг/л*	Глицилглицин	500 *мг/л*
$MgCl_2 \cdot 6H_2O$	40 »	Глицин	250 »
KCl	8 »	Лимонная кислота	40 »
$CaSO_4 \cdot 2H_2O$	10 »	Тиамин	0,1 »
KNO_3	100 »	Витамин B_{12}	0,1 »
K_2HPO_4	10 »	Раствор микроэлементов ТМ-11В	10 *мл/л*

Среда Краусса—Томаса

$Ca^{··}$	0,05 *мг-экв/л*	$Fe^{···}$	1,0 *мг/л* (в виде лимоннокислой соли)
$Mg^{··}$	2,0 »		
$K^{·}$	11,8 »	$Mn^{··}$	0,05 *мг/л*
$NO_3^{'}$	9,9 »	$Cu^{··}$	0,002 »
$PO_4^{'''}$	5,5 »	$Zn^{··}$	0,005 »
$SO_4^{''}$	2,0 »	B	0,05 »
$Cl^{'}$	0,002 »	Mo	0,001 »

Используется для массовой культуры сценедесмуса, pH 7,0.

Среда Куль

KNO_3	1011 *мг/л*	H_3BO_3	0,061 *мг/л*
$NaH_2PO_4 \cdot H_2O$	621,0 »	$MnSO_4 \cdot H_2O$	0,169 »
$Na_2HPO_4 \cdot 2H_2O$	89,0 »	$ZnSO_4 \cdot 7H_2O$	0,287 »
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	246,5 »	$CuSO_4 \cdot 5H_2O$	0,00249 »
$CaCl_2 \cdot 2H_2O$	14,7 »	$(NH_4)_6 \cdot Mo_7O_{24} \cdot 4H_2O$	0,01235 »
Fe-ЭДТА	6,95 »		

Применяется для выращивания одноклеточных зеленых водорослей

Среда Моиза

$Ca^{··}$	0,5—1,0 *мг-экв/л*	$FeCl_3$ + ЭДТА	37 *мг/л*
$Mg^{··}$	20 »	$Mn^{··}$	1,0—2,0 »
$K^{·}$	5,9 »	$Cu^{··}$	1,0—2,0 »
$NO_3^{'}$	50 »	$Zn^{··}$	5,0—10,0 »
$PO_4^{'''}$	27 »	B	5,0—10,0 »
$SO_4^{''}$	20 »	Mo	1,0—2,0 »
$Cl^{'}$	0,04—0,07 »	Co	0,25—0,50 »

Используется для массовой культуры хлореллы, сценедесмуса и анкистродесмуса, pH 5,3.

Среда Принсгейма

NH_4MgPO_4	1,0 *г/л*	$Fe_3(PO_4)_2$	Следы
K_2SO_4	0,25 »		

Поскольку среда содержит труднорастворимые соединения, необходимо часто взмучивать осадок.

Среда Провасоли ASP6

NaCl	24 *г/л*	$Na_2SiO_3 \cdot 9H_2O$	70 *г/л*
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	8 »	Трис-буфер	1 »
$CaCl_2 \cdot 6H_2O$	0,8 »	Раствор Провасоли Р8	10 *мл/л*
KCl	0,7 »	Раствор витаминов Провасоли	1 »
$NaNO_3$	0,3 »		
K_2-глицерофосфат	0,1 »		

Применяется для культивирования морских водорослей.

Среда Провасоли и Пинтнера

$Ca(NO_3)_2$	20 *мг/л*	Витамин B_{12}	0,1 *мкг/л*
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	40 »	Биотин	0,1 »
Na_2-глицерофосфат (гидрат)	50 »	Раствор микроэлементов Провасоли и Пинтнера Р4	3,0 *мл/л*
KCl	50 »		
Глицилглицин	0,5 *г/л*		

Предназначена для культуры вольвокса.

Среда Тамия

KNO_3	5 *г/л*	Раствор микроэлементов Арнона А4	1 *мл/л*
KH_2PO_4	1,25 »	То же А7	1 »
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	2,5 »		
$FeSO_4 \cdot 7H_2O$	3,0 *мг/л*		

pH среды поддерживается в пределах 5,3—5,4.

Среда Чу № 10

$Ca(NO_3)_2$	40 *мг/л*	$MgSO_4$	25 *мг/л*
K_2HPO_4	5,10 »	Na_2SiO_3	25 »
$FeCl_3$	0,8 »		

Среда Эмерсона и Льюиса

KNO_3	1,0 *мг/л*	$CaCl_2$	20 *мг/л*
KH_2PO_4	1,0 »	$FeSO_4$	4 »
NH_4Cl	50 »		

РАСТВОРЫ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ И ВИТАМИНОВ ДЛЯ ВОДОРОСЛЕЙ

Раствор Арнона А4

H_3BO_3	2,86 *г/л*	$ZnSO_4 \cdot 7H_2O$	0,222 *г/л*
$MnCl_2 \cdot 4H_2O$	1,81 »	$CuSO_4 \cdot 5H_2O$	79,0 »

Используется 1 *мл/л* обычной питательной среды.

Раствор Арнона А7

85% MoO_4	17,6 *мг/л*	Ti $O(COO \cdot COOK)_2 \cdot 2H_2O$	73,7 *мг/л*
NH_4NO_3	23 »	(осаждается NH_4OH, фильтруется и растворяется в 0,1-н. H_2SO_4)	
$KCr(SO_4)_2 \cdot 12H_2O$	96 »		
$NiSO_4 \cdot 6H_2O$	44,8 »		
$Co(NO_3)_2 \cdot 6H_2O$	49,4 »	0,1-н. H_2SO_4	1,0 *л*
$Na_2WO_4 \cdot 2H_2O$	17,9 »		

Используется 1 *мл/л* обычной питательной среды.

Раствор витаминов Провасоли

Тиамин	200 *мг/л*	Тимин	800 *мг/л*
Биотин	0,4 »	Холин-H_2-цитрат	500 »
Витамин B_{12}	0,050 »	Инозитол	1000 »
Фолиевая кислота	2,5 »	Путресцин · 2HCl	40 »
p-Аминобензойная кислота	100 »	Рибофлавин	5 »
Никотиновая кислота	100 »	Пиридоксамин · 2HCl	20 »
		Оротовая кислота	260 »
		Пантотенат кальция	100 »

Используется 1 *мл/л* обычной питательной среды.

Раствор Провасоли Р8

Na — версенол (Na_3 гидроксиэтилэтилендиаминотриацетат)	3 *г/л*	$CoCl_2$	1 *г/л*
		$CuCl_2$	2 *мг/л*
$FeCl_3$	200 »	H_3BO_3	200 »
$ZnCl_2$	50 »		
$MnCl_2$	100 »	MoO_3	50 »

Раствор Провасоли и Пинтнера Р4

Гидроксиэтилэтилендиаминотриуксусная кислота	100 *мг/л*	Zn·· (в виде хлорида)	5 *мг/л*
Fe··· (в виде хлорида)	40 »	Co··	1 »
		Mo (виде MoO_4)	5 »
Mn··	10 »		

Используется 3—4 *мл/л* среды.

ПИТАТЕЛЬНЫЕ СРЕДЫ ДЛЯ ВЫРАЩИВАНИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ ВОДОРОСЛЕЙ

Для ацетабулярии

Среда Эрд-Шрейбера

Исходные растворы:

1) почвенный экстракт: 100 *г* сухой почвы суспендируют в 1000 *мл* морской воды, автоклавируют в течение 20 *мин*, фильтруют и повторно автоклавируют. Хранят в холодильнике;

2) солевой концентрат: растворяют 4 *г* Na_2HPO_4 и 20 *г* $NaNO_3$ в 1000 *мл* дистиллированной воды и стерилизуют автоклавированием;

3) морская вода: отфильтрованную морскую воду кипятят от 3 до 5 *мин*.

Среду получают, смешивая 5000 *мл* морской воды, 200 *мл* дистиллированной воды, 70 *мл* почвенного экстракта и 30 *мл* солевого концентрата.

Для синезеленых водорослей

Среда Аллена — Арнона

K_2HPO_4	0,358 *мг/мл*	$CaCl_2 \cdot 6H_2O$	0,11 *мг/мл*
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0,25 »	Раствор микроэлементов А4 + Н7	1 *мл/л*
NaCl	0,232 »		

Среда Герлова

$Ca(NO_3)_2$	40 *мг/л*	Na_2CO_3	20 *мг/л*
K_2HPO_4	10 »	$Na_2SiO_3 \cdot 9H_2O$	250 »
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	25 »	Fe лимоннокислый	3 »
		Лимонная кислота	3 »

Среды Кратца—Майерса

Среда С

KNO_3	1,0 *мг/л*	Na лимоннокислый	0,165 *мг/л*
$Ca(NO_3)_2$	0,25 »	Раствор микроэлементов А5	1 *мл/л*
K_2HPO_4	1,0 »		
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0,25 »		
$Fe_2(SO_4)_3 \cdot 6H_2O$	0,004 »		

Среда D

KNO_3	1,0 *мл/л*	$NaNO_3$	1,0 *мг/л*
$Ca(NO_3)_2$	0,01 »	$Fe_2(SO_4)_3 \cdot 6H_2O$	0,004 »
K_2HPO_4	1,0 »	Раствор микроэлементов H5	1 *мл/л*
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0,15 »		

Среда Тага

K_2HPO_4	0,04 *г/л*	$CaCl_2 \cdot 6H_2O$	0,024 *г/л*
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0,25 »	Na лимоннокислый	0,165 »
$NaHCO_3$	0,2 »	Раствор микроэлементов A5	1 *мл/л*
$Fe_2(SO_4)_3 \cdot 6H_2O$	0,02 »		

Для эвглены

Среды Хатнера

Среда I

$MgCO_3$	0,3 *г/л*	KH_2PO_4	0,15 *г/л*
$MgSO_4 \cdot 3H_2O$	0,2 »	*L*-Гистидин · HCl · H_2O	1,0 »
$CaCO_3$	0,2 »	$(NH_4)_2CO_3$	0,5 »
ЭДТА	0,2 »	Тиамин · HCl	1,0 »
K лимоннокислый · H_2O	0,4 »	Витамин B_{12}	0,02 »
Лимонная кислота	4,0 »	Раствор микроэлементов	18 *мл/л*

Предназначена для автотрофного типа питания при низком значении pH.

Среда II

KH_2PO_4	0,4 *г/л*	Na янтарнокислый · $6H_2O$	1,0 *г/л*
$MgSO_4 \cdot 3H_2O$	0,1 »	Глицин	25,0 »
$CaCO_3$	0,1 »	*DL*-Аспарагиновая кислота	20,0 »
D-Яблочная кислота	5,0 »	Тиамин · HCl	0,6 »
D-Глутаминовая кислота	5,0 »	Витамин B_{12}	0,5 »
Глюкоза	10,0 »	Раствор микроэлементов	90 *мл/л*
Мочевина	0,4 »		

Используется для гетеротрофного типа питания в кислой среде, pH 3,1—3,4.

Раствор микроэлементов для сред I и II

$NH_4Fe(SO_4)_2 \cdot 12H_2O$	42,0 *мг/л*	$Na_3VO_4 \cdot 16H_2O$	3,7 *мг/л*
$MnSO_4 \cdot H_2O$	15,5 »	$CoSO_4 \cdot 7H_2O$	0,48 »
$ZnSO_4 \cdot H_2O$	22,0 »	H_3BO_3	0,57 »
$(NH_4)_6Mo_7O_{24} \cdot 4H_2O$	3,6 »	Пентаэритритол	88,8 »
$CuSO_4$	1,0 »		

Растворы микроэлементов для синезеленых водорослей

Раствор Аллена и Арнона A4 + H7

$MnSO_4 \cdot 4H_2O$	0,50 *мг/л*	$Ca(NO_3)_2 \cdot 6H_2O$	0,01 *мг/л*
MoO_3	0,10 »	$NiSO_4 \cdot 6H_2O$	0,01 »
$ZnSO_4 \cdot 4H_2O$	0,05 »	$Cr_2(SO_4)_3 \cdot K_2SO_4 \cdot 2H_2O$	0,01 »
$CuSO_4 \cdot 5H_2O$	0,02 »	$Na_2WO_4 \cdot 2H_2O$	0,01 »
H_3BO_3	0,50 »	$TiO(C_2O_4) \cdot nH_2O$	0,01 »
NH_4NO_3	0,01 »	Fe-ЭДТА	0,01 »

Растворы Кратца и Майерса

Раствор A5

$MnCl_2 \cdot 4H_2O$	1,81 *г/л*	$CuSO_4 \cdot 5H_2O$	0,079 *г/л*
MoO_3	0,0177 »	H_3BO_3	2,86 »
$ZnSO_4 \cdot 4H_2O$	0,222 »		

Раствор H5

$MnCl_2 \cdot 4H_2O$	1,44 *г/л*	$CuSO_4 \cdot 5H_2O$	1,50 *г/л*
MoO_3	0,71 »	$Co(NO_3)_2 \cdot 6H_2O$	0,49 »
$ZnSO_4 \cdot 4H_2O$	8,82 »		

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ РЕЦЕПТЫ ИЗГОТОВЛЕНИЯ ПИТАТЕЛЬНЫХ СРЕД

Искусственная морская вода для поддержания культур морских водорослей

Раствор I

0,54-м. NaCl	739,6 *мл*
0,54-м. KCl	18,05 »
0,36-м. $MgCl_2$	145,7 »
0,36-м. $CaCl_2$	28,0 »
0,44-м. Na_2SO_4	63,0 »
0,54-м. $NaHCO_3$	4,6 »
0,54-м. NaBr	1,05 » (в большей части случаев можно заменить на NaCl)

Раствор II

NaCl	24,7 *г/л*	KCl	0,7 *г/л*
$MgCl_2 \cdot 6H_2O$	4,6 »	$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	6,3 »
$NaHCO_3$	0,2 »	$CaCl_2$ (безводный)	1,0 »

Хелат железа

Для изготовления комплекса Fe-ЭДТА растворяют 0,69*г* $FeSO_4 \cdot 7H_2O$ и 0,93 *г* динатриевой соли ЭДТА в 80 *мл* кипящей дважды дистиллированной воды. Затем раствор охлаждают до комнатной температуры и доводят до 100 *мл*. В 1 *мл* этого раствора содержится 6,95 *мг* железа.

Методы введения действующих веществ в растения

Внесение вещества под корни. В водной культуре содержание солей не должно превышать 0,2—0,4% (2—4 *г/л*), кроме специальных случаев. Вещество можно растворить во всем объеме питательного раствора, в котором находится вся корневая система, или погрузить в раствор изолированную прядь корней.

В почву вносят вещества, смешивая со всем объемом корнеобитаемого слоя, или локально: под плуг, культиватор, борону, в гнезда, рядками

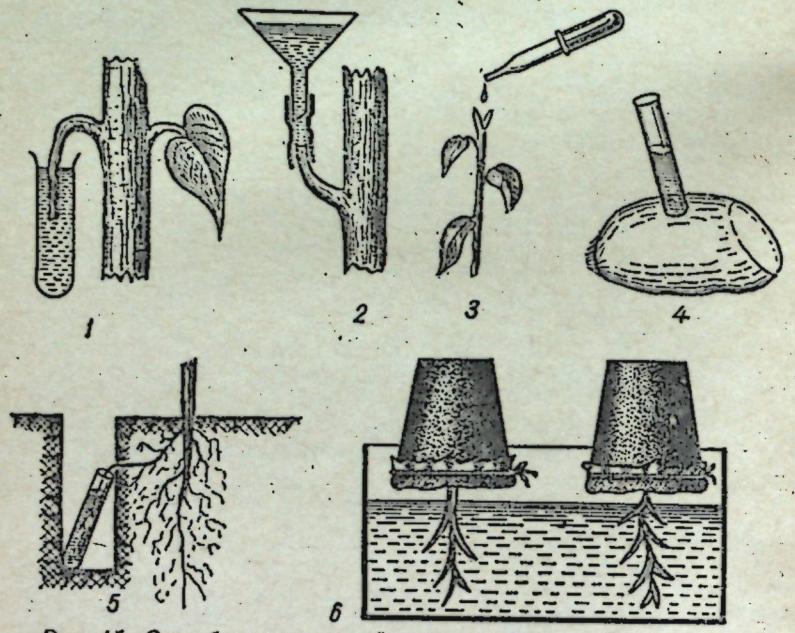


Рис. 15. Способы введения действующих веществ в растения:

1 — через «фитилек» из центральной жилки листа; *2* — через срез бокового побега; *3* — в виде капли на точку роста; *4* — инъекция в зерновку; *5* — подкормка пряди корней или отдельного корешка; *6* — погружение надземных частей в раствор.

в борозды, инжектором на разную глубину и т. д. Иногда осуществляют подкормку отдельного корешка (рис. 15).

Опрыскивание листьев производится пульверизаторами, опрыскивателями, ингаляторами и пр. Максимальная концентрация солей 0,5—1,0%. Подкисление раствора, введение одновалентных катионов ускоряет поглощение веществ, нанесенных на листья. Опрыскивание нижней стороны листьев в 6—20 раз повышает эффективность приема. К раствору полезно добавлять смачивающие и клеющие вещества, если они сами не оказывают собственного физиологического действия, например, ОП-7 или ОП-10 в концентрации 0,05—0,1%, алкилбензосульфонаты, полиоксиэтиленалкилфенолы и др.

Аэрозоли — вещества, распыленные в воздухе до туманообразного состояния с помощью специальных приборов. Растения обладают способностью поглощать аэрозоли, однако дозирование вещества при этом способе усложняется.

Вакуум-инфильтрация. Исследуемая часть растения погружается в раствор. Создавая сильное разрежение над раствором, из межклетников удаляют воздух. Затем в сосуд снова впускают воздух, под давлением которого раствор проникает в межклетники.

Намазывание раствора на лист. При точном дозировании раствора его наносят в виде капли микропипеткой на лист и осторожно размазывают, слегка царапая эпидермис.

Нанесение капли на точку роста применяется при введении веществ типа гиббереллина. Если капля плохо удерживается, на верхушке растения укрепляют комочек ваты, который и смачивают по каплям из пипетки.

Опудривание состоит в нанесении на листья, семена, стебли пылеобразной смеси вещества с индифферентным наполнителем (тальк, каолин и др.).

Погружение надземных частей в раствор на 0,5—12 *час.*

Поглощение раствора «фитильком» из листа, у которого отрезают боковые части пластинки, а остающуюся полоску со средней жилкой («фитилек») погружают в пробирку с раствором.

Нагнетание раствора через срез черешка или пенек бокового стебля.

Инъекция. С помощью шприца раствор вводится внутрь полых стеблей, в плоды и т. д. Для инъекции набухших семян в отверстия, проделанные на расстоянии 1 *мм* от зародыша, вставляют тонкие капилляры длиной 18 *мм* и диаметром 0,4—0,5 *мм*, наполненные изучаемым раствором.

Нанесение микроколичеств. На срез колеоптиля, корня, стебля, на косой срез у верхушки приклеивают капелькой воды маленький агаровый кубик или маленький кусочек фильтровальной бумаги, содержащий исследуемое вещество.

Нанесение ланолиновой пасты. Пасту готовят, смешивая равные части разогретого ланолина и раствора, учитывая, что содержание вещества в пасте уменьшится вдвое.

Ионофорез. Присоединяя один полюс постоянного тока к растению, а другой вводя в раствор при напряжении порядка 30—50 *в*, можно добиться проникновения ионов в ткань растения. При этом анионы поступают в растение в случае присоединения к нему положительного полюса, а катионы — отрицательного полюса.

Светокультура

Светокультура — выращивание растений при искусственном освещении для получения рассады и овощей в зимние месяцы, выгонки цветов, ускорения или замедления развития растений и т. д. Для светокультуры пригодны любые источники света, если спектральный состав их излучений не содержит чересчур много тепловых (инфракрасных) и ультрафиолетовых лучей. Красные лучи в основном способствуют фотосинтезу и вытягиванию растений, поэтому их преобладание желательно для получения цветов и плодов; синие — задерживают вытягивание и благоприятствуют формированию репродуктивных органов, их преобладание в световом потоке желательно при выращивании урожая листьев или корнеплодов. Для поглощения нежелательной тепловой радиации и ультрафиолета используют светофильтры из слоя проточной воды. Рекомендуется стенки теплиц и другое оборудование делать

зеркальными, что в несколько раз повышает эффективность использования света растениями. Светокультура обычно сочетается с водной или гравийной культурой растений, позволяющей интенсифицировать выращивание.

При коротком естественном дне, препятствующем развитию длиннодневных растений, длительное вечернее досвечивание можно заменять 30-минутным освещением посреди ночного периода.

СВОЙСТВА ПРОЗРАЧНЫХ ПЛЕНОК

Полиамидная пленка ПК-4 (перфоль). Используется пленка толщиной 0,05—0,12 *мм*. Ее свойства: набухает в воде, пропускает пары; практически непроницаема для газов и воды, хорошо пропускает ультрафиолетовые и видимые лучи; склеивается клеем ПК-5 или раствором фенола; сваривается током высокой частоты на специальных машинах или сшивается редкой строчкой на швейной машине. Срок службы — 2—3 месяца.

Полиэтиленовые пленки (например, В-18). Применяется пленка толщиной 0,02—0,25 *мм*. Свойства полиэтиленовых пленок: не впитывают воду, непроницаемы для газов и водяных паров, устойчивы к воздействию щелочей, кислот и микроорганизмов. По светопрозрачности в видимой части спектра близки к стеклу, но уступают полиамидной пленке, значительно превосходят стекло по проницаемости для ультрафиолетовых и инфракрасных лучей. Полотна пленки можно соединять, проглаживая стыки через бумагу утюгом, электропаяльником или специальным термороликом (температура 120—150° С). Срок службы на открытом воздухе — 8—12 месяцев.

Полиэтилентерефталатные пленки изготовляются из полиэфира полиэтилентерефталата, из которого получают синтетическое волокно — лавсан. Эта пленка, известная за рубежом под названием «терилен» и «майлар», характеризуется высокой светопроницаемостью, стойкостью к растворителям и химикатам, большой прочностью на разрыв, стойкостью к повышенным температурам. Плохо пропускает ультрафиолет, устойчива к микроорганизмам в почве. Сваривается под давлением при нагревании с бензиловым спиртом.

Полихлорвиниловые пленки (В-118) малогорючи, устойчивы к воздействию кислот и щелочей, плохо пропускают воду и пар; размягчаются при температуре 75° С и плавятся при 180° С. Довольно быстро стареют.

Пленки на основе целлюлозы (целлофан). Толщина пленок 0,02—0,05 *мм*. Свойства: содержит 7—8% воды, впитывает и очень хорошо пропускает воду, является полупроницаемой пленкой. Обладает низкой проницаемостью для кислорода, углекислоты, жиров, масел и ароматических веществ; высокой — для паров — 0,1—0,3 *г/м²сек*, полностью прозрачна, свободно пропускает ультрафиолет. Склеивается декстриновым или желатиновым клеем; легко подвергается разложению бактериями и грибами. Кроме обычного, выпускают целлофан, покрытый нитролаком, винилацетатом или кремнийорганическими соединениями, которые придают ему гидрофобные свойства, или дублированные пленки — целлофан-полиэтилен, целлофан-майлар и др., в которых совмещены высокая газо- и паронепроницаемость.

Ацетилцеллюлоза. Используется пленка толщиной 0,013—0,015 *мм*. Ее свойства: почти не набухает в воде, в 60—200 раз менее проницаема для паров, чем целлофан, но более проницаема для газов; хорошо пропускает свет; сваривается при температуре 190—195° С.

Основные характеристики источников света

Лампа	Мощность лампы, *вт*	Цветность лампы	Спектральная характеристика		Максимальная	
			излучение в области, *мкм*	максимум излучения в видимой области	облученность, *эрг/м²*	освещенность, *лк · 10³*
Ксеноновая ДКСТ	20 000	Белая (по спектральному составу свет близок к солнечному)	260—1200	470 (спектр почти равноэнергетический)	550	137
» » ДКСТВ	10000	То же	260—1200		270	67
	6000	» »	330—1200		500	125
Зеркальная ЗН	300, 500	Желтая (с преобладанием в спектре красно-оранжевых лучей)	360—2000	700	250	63
Дуговая ртутно-люминесцентная ДРЛ	500, 1000	Сине-зеленая	334—850	545—577	90	22
Дуговая ртутная ДР	500, 1000	Синяя	330—590	436—460	110	30
Неоновая НД-2	475	Красная	585—700	640	100	15
Натриевая ДНА-0-140	140	Желтая	589 (монохроматический свет)	589	70	30
Люминесцентные лампы						
Красного света Л-37	30	Красная	660—680	660—670	40	9
То же	80	»	600—680	660—670	45	10
Синего света Л-30	30	Синяя	360—580	400,436	50	12,5
Зеленого света К-35	80	»	360—580	400,436	55	13,7
То же	30	Зеленая	490—580	530	35	15
» »	80	»	490—580	530	35	15
Белого света ЛБ-30	30	Белая	380—700	580—620	45	13
Белого света БС	40	»	380—700	580—620	50	14
То же	80	»	380—700	580—620	55	15,7
» »	125	»	390—700	580—620	120	34
Дневного света ДС-30 или ЛД-Д 30	30	Белая (с преобладанием в спектре синих лучей)	360—700	436, 540	35	8,8

Тип ламп и продолжительность освещения растений при светокультуре

Назначение	Тип лампы	Мощность, *вт/м²*	Суточная продолжительность освещения, *час*
Дополнительное освещение для усиления фотосинтеза	Ксеноновая, ртутная, ртутно-люминесцентная, люминесцентная ДС и БС	50—100	8—12
Дополнительное освещение для получения эффекта длинного дня	Люминесцентная ДС и БС, лампа накаливания (в некоторых случаях)	5—50	8
Выгонка луковиц и цветущих кустарников	Лампа накаливания	100 25—100	12
Выращивание растений без дневного света	Ртутно-люминесцентная ДРЛ, люминесцентная ДС и БС, лампа накаливания	200—1000	16 (длинный) день) 10 (короткий день)
Предотвращение прорастания семенного картофеля	Люминесцентная «теплого белого» света ЛБ, БС	7	12

Зависимость между напряжением тока в сети и интенсивностью излучения ламп накаливания

Напряжение, % от номинального	Интенсивность излучения, % от номинального	Срок службы лампы, % от номинального
130	До 492	Менее 10
120	170—300	10
115	150—220	15
112,5	145	20
110	135—177	28
107,5	123	40
105	115	50
102	105	80
100	100	100
97	90	160
95	85	200
92,5	80	275
90	53—72	290
85	60	Более 300

Основные положения биологической статистики

Данные физиологических опытов получают в результате повторных измерений и подвергают статистическому анализу. Задача вариационной статистики состоит в оценке достоверности данных, полученных в результате отдельных наблюдений. Исходя из поставленных перед опытом требований точности, с помощью вариационных методов статистики можно определить требуемую повторность в опыте.

Необходимость повторности обусловлена тем, что изучаемый показатель неодинаков у различных растений и даже у тех, которые выращиваются в одинаковых условиях. Таким образом, большинство изучаемых количественных показателей является переменным. Изменения этих переменных величин называются *вариацией*, или *дисперсией*. Вариация является случайной величиной. Следовательно, по одному значению показателя нельзя сделать вывод о том, какое значение изучаемого признака свойственно данным растениям. Поэтому ставят опыты не с одним, а с несколькими растениями, т. е. производят выборку растений. Естественно, чем больше выборка, тем точнее будут полученные результаты. Наиболее точный результат возможен в том случае, когда в качестве выборки используется вся совокупность растений. Такая совокупность называется *генеральной*. Значения случайной величины (варианты) закономерно колеблются около среднего значения.

СРЕДНЕЕ АРИФМЕТИЧЕСКОЕ ВЫБОРКИ

Если значения изучаемой величины у каждого растения-выборки (варианты) обозначить через x_1, x_2, x_3, ..., x_n, где n — число индивидуумов, составляющих выборку, то среднее арифметическое $\overline{M}$ рассчитывается по формуле

$$\overline{M} = \frac{x_1 + x_2 + x_3 + , \ldots, + x_n}{n} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^{i=n} x_i,$$

где Σ — знак суммы (под знаком указывается номер слагаемого, с которого начинается суммирование, сверху — номер последнего слагаемого). Среднее арифметическое выборки — это наиболее часто применяемый статистический показатель. В некоторых случаях для характеристики темпов роста растений используют *среднее геометрическое*.

Среднее геометрическое вычисляется по формуле

$$\overline{G} = \sqrt[n]{x_1 x_2 x_3 \ldots x_n}.$$

Пользуясь этой формулой, следует исключать варианты с нулевым значением.

Среднее арифметическое для выборки далеко не всегда в точности равно средней арифметической для генеральной совокупности. Среднее арифметическое генеральной совокупности принято считать истинным значением варианты данной совокупности. Чем больше членов содержит выборка (т. е. чем больше повторность опыта), тем ближе значения вычисляемой средней арифметической к истинному значению варианты последовательности.

Для характеристики степени отклонения от среднего значения отдельных вариант совокупности используют среднее квадратичное

отклонение

$$\sigma^2 = \frac{(x_1 - \overline{M})^2 + (x_2 - \overline{M})^2 + \ldots + (x_n - \overline{M})^2}{n} = \sum_{i=1}^{i=n} \frac{(x_i - \overline{M})^2}{n}.$$

Когда число вариант незначительно, удобно применять следующую формулу:

$$\sigma^2 = \frac{(x_1 - \overline{M})^2 + (x_2 - \overline{M})^2 + \ldots + (x_n - \overline{M})^2}{n-1} =$$

$$= \frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^{i=n} (x_i - \overline{M})^2.$$

Среднее квадратичное отклонение, или дисперсия σ^2, играет важную роль при оценке степени отклонения значений отдельных вариант от среднего арифметического $\overline{M}$. Чем больше дисперсия, тем существеннее могут быть отклонения значений отдельных вариант опыта от среднего арифметического изучаемой последовательности.

Обычно принято графически изображать степень рассеяния значений отдельных вариант относительно среднего арифметического $\overline{M}$. Распределение значений вариант носит закономерный характер.

Кривые распределения значений вариант относительно среднего арифметического называются *кривыми распределения*. Эти кривые строятся в системе координат, где на горизонтальной оси откладывают значения вариант, а на оси ординат — частоту встречаемости. Эта частота тождественна вероятности появления той или иной варианты. Для построения кривой распределения необходимо иметь значения весьма большого количества вариант. Но так как кривые распределения носят вполне закономерный характер, представляется возможным даже по немногим данным сделать определенные выводы относительно особенностей этой кривой.

Наиболее частым случаем распределения, которое соответствует очень многим случайным величинам, в том числе и ошибкам измерения, является *нормальное распределение*.

Закон нормального распределения может быть получен на основании многих теоретических предпосылок, в частности необходимым является требование, чтобы наиболее вероятным значением неизвестной величины, для которой непосредственным измерением получен ряд значений с одинаковой степенью точности, было их среднее арифметическое. Как видно из этой теоретической предпосылки, большая часть биологических опытов удовлетворяет именно этому требованию. Нормальный закон распределения случайных величин выражается формулой

$$l = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(x-\overline{M})^2}{2\sigma^2}},$$

где σ — квадратичное отклонение; e — основание натуральных логарифмов; $\overline{M}$ — среднее арифметическое.

Кривая, построенная по эмпирическим данным, называется *гистограммой*. В случае ограниченного числа измеренных величин гистограм-

Площадь, ограниченная кривой вероятности (по Стьюденту) в пределах $\pm t$, для малого числа наблюдений

Нормированное отклонение, t	Число наблюдений, n										
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	∞
0,1	0,063	0,071	0,073	0,075	0,076	0,076	0,077	0,077	0,077	0,080
0,5	0,295	0,333	0,347	0,357	0,362	0,365	0,368	0,369	0,371	0,383
1,0	0,500	0,577	0,609	0,626	0,637	0,644	0,649	0,653	0,657	0,683
1,5	0,626	0,728	0,769	0,792	0,806	0,816	0,823	0,828	0,832	0,866
2,0	0,705	0,816	0,861	0,884	0,898	0,908	0,914	0,919	0,923	0,954
2,5	0,758	0,870	0,912	0,933	0,946	0,953	0,959	0,963	0,966	0,988
3,0	0,795	0,905	0,942	0,960	0,970	0,976	0,980	0,983	0,985	0,997
3,5	0,823	0,927	0,961	0,975	0,983	0,987	0,990	0,992	0,993	1,000
4,0	0,844	0,943	0,972	0,984	0,990	0,993	0,995	0,996	0,997	1,000
4,5	0,861	0,954	0,980	0,989	0,994	0,996	0,997	0,998	0,999	—
4,9	0,872	0,961	0,984	0,992	0,996	0,997	0,998	0,999	1,000	—

ма может не совсем точно совпадать с теоретической кривой нормального распределения. Если генеральная совокупность не очень велика, распределение вариант также не всегда соответствует теоретической кривой нормального распределения. Кроме выборочной и генеральной совокупности, рассматривают последовательность, соответствующую теоретической формуле распределения. Этот ряд вариант носит название *стохастического*.

Изучение особенностей нормального распределения позволяет понять изменчивость изучаемой величины. Особая роль при этом принадлежит квадратичному отклонению.

В случае нормального распределения в пределах $\pm 1\sigma$ от среднего арифметического укладывается 68,3% вариант, в пределах $\pm 2\sigma$ — 95,5% вариант и т. д. Для изучения закономерностей случайной вариации используют *нормированное отклонение*, которое представляет собой отклонение варианты или группы вариант от среднего арифметического $\overline{M}$, выраженное в числе σ.

Площадь, ограниченная кривой распределения, является *интегралом вероятностей*. По значению нормированного отклонения и таблицы интеграла вероятностей можно определить вероятность нахождения вариант в данных пределах $\pm l$.

Нормированное отклонение при разных уровнях значимости *p*

Степень свободы*, $n-1$	Уровень значимости p				Степень свободы*, $n-1$	Уровень значимости p			
	0,1	0,05	0,02	0,01		0,1	0,05	0,02	0,01
1	6,314	12,706	31,821	63,657	11	1,796	2,201	2,718	3,106
2	2,920	4,303	6,965	9,925	12	1,782	2,179	2,681	3,055
3	2,353	3,182	4,541	5,841	13	1,771	2,160	2,650	3,012
4	2,132	2,776	3,747	4,604	14	1,761	2,145	2,624	2,977
5	2,015	2,571	3,365	4,032	15	1,753	2,131	2,602	2,947
6	1,943	2,447	3,143	3,707	16	1,746	2,120	2,583	2,921
7	1,895	2,365	2,998	3,499	17	1,740	2,110	2,567	2,893
8	1,860	2,306	2,896	3,355	18	1,734	2,101	2,552	2,878
9	1,833	2,262	2,861	3,250	∞	1,645	1,960	2,326	2,576
10	1,812	2,228	2,764	3,169					

* Степень свободы равна $n-1$, где n — число вариант.

В биологических исследованиях очень часто пользуются *доверительными вероятностями*, или *доверительными интервалами*, т. е. такими отклонениями от среднего арифметического, в пределах которых сосредоточивается определенный процент всех вариант. Например, говорят о 90%-ном доверительном интервале, о 95%-ном доверительном интервале и т. п.

Примеры некоторых доверительных интервалов:

950 из 1000 вариант имеют значения в интервале $-1{,}960\sigma \ldots +1{,}960\sigma$;
990 » 1000 » » » » » $-2{,}576\sigma \ldots +2{,}576\sigma$;
999 » 1000 » » » » » $-3{,}291\sigma \ldots +3{,}291\sigma$;

В практике биологических исследований обычно приходится иметь дело с ограниченным числом измерений (меньше 30 вариант в одной повторности). В этом случае закономерности распределения несколько отличаются от нормального распределения. Характер такого распределения носит название распределения по Стьюденту.

Если точность определения значения-величины должна быть такой, что ошибиться можно лишь в $p\%$ случаев, то принято говорить об уровне значимости $p\%$. Наиболее часто используют 5%-ный и 1%-ный уровни значимости.

При 1%-ном уровне значимости случайное отклонение возможно лишь в одном случае из ста, а при 5%-ном — случайные отклонения наблюдаются в пяти случаях из ста.

При уровне значимости 0,01 (1%) достигается очень большая точность определения, хотя бывает и так, что требуется еще более высокий уровень значимости, например 0,001, при котором случайное отклонение возможно только в одном случае из тысячи.

СРЕДНЯЯ ОШИБКА И ОЦЕНКА ДОСТОВЕРНОСТИ СТАТИСТИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ

Средние арифметические отдельных выборок из генеральной совокупности могут несколько отличаться друг от друга. Наблюдается некоторое рассеяние значений средних арифметических выборок вокруг истинного значения среднего арифметического генеральной совокупности. Рассеяние оценивается аналогично тому, как это делается для других случайных величин. В частности, может быть рассчитано среднее квадратичное отклонение, которое для вариаций средних выборок вычисляется по следующей формуле:

$$s = \frac{\sigma}{\sqrt{n}},$$

где s — *средняя квадратичная ошибка результата*, или *стандартная ошибка*. Она определяет достоверность показателей выборочной совокупности и указывает на возможные границы, в пределах которых находится среднее арифметическое генеральной совокупности. Таким образом, статистическая ошибка характеризует величину расхождения между значениями в изучаемой отобранной группе растений и значениями генеральной совокупности. Чем больше выборка, тем ближе она к данной генеральной совокупности. Чем тщательнее выборка, тем меньше и средняя ошибка. Среднее квадратичное отклонение характеризует именно природу статистической величины, в то время как статистическая ошибка (s) является критерием оценки типичности выборки. В теории ошибок s играет очень большую роль.

Закон больших чисел. Чем больше число n, тем ближе средняя арифметическая величина к среднему арифметическому генеральной или стохастической совокупности. По мере увеличения n вероятность приближения среднего арифметического для выборки к средней стохастической все возрастает, стремясь к полной достоверности.

К стандартным ошибкам применимы те же правила расчета доверительных интервалов, что и к нормальному распределению.

В биологических экспериментах часто приходится сравнивать между собой средние арифметические различных вариантов (выборки разных совокупностей). Следовательно, появляется необходимость определять

ошибку разности. Если ошибка среднего арифметического выборки № 1 равна m_1, а ошибка среднего арифметического выборки № 2 — m_2, то ошибку разности (ОР) рассчитывают по формуле

$$\text{ОР} = \pm \sqrt{m_1^2 + m_2^2}\ .$$

Пример расчета статистической достоверности результатов учета веса зерна в вегетационном опыте

№ сосуда	Вес зерна на сосуд, *г*	Средний вес зерна на сосуд, *г*	Отклонение от среднего урожая, *г*	Квадрат отклонения
		Вариант № 1		
1	9,5	9,6	−0,1	0,01
2	9,5		−0,1	0,01
3	9,3		−0,3	0,09
4	10,1		+0,5	0,25
5	9,6		−0,0	0,00
		Вариант № 2		
6	10,4	10,4	0,0	0,00
7	10,5		+0,1	0,01
8	10,0		−0,4	0,16
9	10,6		+0,2	0,04
10	10,5		+0,1	0,01
		Вариант № 3		
11	26,1	26,2	−0,1	0,01
12	27,4		+1,2	1,44
13	25,8		−0,4	0,16
14	25,3		−0,9	0,81
15	26,4		+0,2	0,04

Для варианта № 1 $\sigma^2 = 0{,}36$; $s^2 = \frac{0{,}36}{5-1} = 0{,}09$;

$s = \pm 0{,}3$ *г*; ошибка $m_1 = \pm \frac{0{,}3}{\sqrt{5}} = \pm 0{,}13$ *г*.

Для варианта № 2 $\sigma^2 = 0{,}22$; $s^2 = \frac{0{,}22}{5-1} = 0{,}055$; $s = \pm 0{,}23$ *г*; ошибка $m_2 = \pm \frac{0{,}23}{\sqrt{5}} = \pm 0{,}10$ *г*.

Для варианта № 3 $\sigma^2 = 2{,}46$; $s^2 = \frac{2{,}46}{5-1} = 0{,}615$; $s = \pm 0{,}78$ *г*; ошибка $m_3 = \pm \frac{0{,}78}{\sqrt{5}} = \pm 0{,}35$ *г*; ошибка разности $m_{1-2} = \pm \sqrt{0{,}13^2 + 0{,}10^2} = \pm 0{,}16$ *г*; $m_{1-3} = \pm \sqrt{0{,}13^2 + 0{,}35^2} = \pm 0{,}37$ *г*.

Полученные данные свидетельствуют о весьма высокой точности опыта.

Используя понятие об уровне значимости, можно указать пределы для среднего арифметического вариантов опыта.

Для варианта № 1 при $p = 0{,}05$ $t = 2{,}776$. $\bar{M}$ находится в пределах $9{,}60 \pm 2{,}776 \cdot 0{,}3$ *г* $= 9{,}60 + 0{,}83$ *г*.

Для варианта № 2 при том же уровне значимости $\bar{M} = 10{,}40 \pm 0{,}63$.

Для варианта № 3 $\bar{M} = 26{,}20 \pm 2{,}16$ *г*.

Часто ошибка среднего значения выражается в процентах от величины среднего арифметического. При этом она называется относительной и рассчитывается по формуле

$$d = \frac{m}{\bar{M}} \cdot 100\%\ .$$

Для приведенного выше примера относительная ошибка для варианта № 1 составляет $\frac{0{,}13}{9{,}60} \cdot 100 = 1{,}35\%$, для варианта № 2 — $\frac{0{,}10}{10{,}40} \cdot 100 = 0{,}98\%$, для варианта № 3 — $\frac{0{,}35}{26{,}20} \cdot 100 = 1{,}34\%$.

Величина ошибки зависит от числа повторностей. Ошибку вычисления квадратичного отклонения рассчитывают по формуле

$$s_\sigma = \frac{\sigma}{\sqrt{2n}}.$$

При обычных вычислениях (если определения производились с точностью до 0,01) отклонения от среднего арифметического вычисляются с точностью до 0,1, а квадраты — с точностью до 0,01.

В физике и биологии, кроме нормального распределения, используют биномиальное распределение и распределение Пуассона. Последнее, например, применяется для характеристики радиоактивного распада, поскольку характер распределения распадов радиоактивных атомов во времени довольно точно следует распределению Пуассона. Многие задачи количественной радиобиологии решаются с помощью закона распределения Пуассона.

В качестве примера разберем случай радиоактивного распада. Пусть N — число подсчитанных за время t импульсов. Распределение этих импульсов во времени описывается уравнением Пуассона. Среднее квадратичное рассчитывают по формуле

$$D = \pm \sqrt{N}\ .$$

Ошибка в определении числа импульсов соответственно равна

$$\frac{\sqrt{N}}{N} = \sqrt{\frac{1}{N}}.$$

КОРРЕЛЯЦИЯ И ЕЕ ИЗМЕРЕНИЕ

При изучении различных признаков и свойств растений важно знать зависимость, которая существует между некоторыми из этих признаков. Так, очень большое значение имеет зависимость между такими величинами, как вес корня сахарной свеклы и содержание сахара в нем, вес

вегетативной массы растений и урожай зерна и пр. Эти зависимости не являются функциональными, при которых ряду значений одной величины соответствует ряд значений другой величины по строго заданному закону; наоборот, в указанных примерах мы имеем дело с совокупностями случайных величин. Корреляционная связь проявляется в среднем для всей совокупности значений, и лишь по отношению к отдельным определениям она будет неточной и неполной.

Корреляционная связь может изучаться только между такими показателями, каждый из которых является статистической величиной, подчиняющейся нормальному распределению. Когда один из показателей является как бы независимой переменной, коррелятивную связь статистической величины с ним искать не рекомендуется. В этом случае следует применять методы *регрессионного анализа*.

Для оценки связи между непрерывными статистическими величинами служит *коэффициент корреляции*. Корреляция признаков выражается в том, что отклонения от средних значений одного признака находятся в некотором соотношении с изменениями другого признака. Так, положительная корреляция возможна тогда, когда с увеличением одного признака другой возрастает; отрицательная корреляция — с увеличением одного признака другой уменьшается. В качестве примера отрицательной корреляции можно привести зависимость между сахаристостью и весом корня сахарной свеклы.

Коэффициент корреляции r изменяется в пределах от -1 до $+1$. При $r = 0$ корреляция отсутствует; при $r = +1$ корреляция будет полная, или абсолютная, при $r = -1$ также полная, но отрицательная корреляция. В случае полной корреляции можно говорить о функциональной зависимости величин.

Вычисление коэффициента корреляции

Основными данными для вычисления коэффициента корреляции являются n пар связанных между собой результатов измерений, которые обозначают через x, y. Для корней сахарной свеклы в качестве x можно взять вес корня, а в качестве y — сахаристость того же корня.

Сначала находим такие величины, как $\sum_{i=1}^{i=n} x_i$; $\sum_{i=1}^{i=n} y_i$; $\sum_{i=1}^{i=n} x_i^2$; $\sum_{i=1}^{i=n} y_i^2$; $\sum_{i=1}^{i=n} x_i y_i$; $\frac{1}{n}(\Sigma x)^2$; $\frac{1}{n}(\Sigma y)^2$; $\frac{1}{n}(\Sigma x)(\Sigma y)$; $\Sigma(x-\bar{x})^2$; $\Sigma(y-\bar{y})^2$; $\Sigma(x-\bar{x})(y-\bar{y})$ $(i = 1, \ldots, n)$.

Если разделить каждый член последней строки на $n-1$, получим оценки для двух дисперсий и оценку ковариации:

$$s_x^2 = \frac{\Sigma(x-\bar{x})^2}{n-1}, \quad s_y^2 = \frac{\Sigma(y-\bar{y})^2}{n-1}, \quad C = \frac{\Sigma(x-\bar{x})(y-\bar{y})}{n-1},$$

где $\bar{x}$ и $\bar{y}$ — средние значения соответственно x и y. Затем по этим величинам рассчитывают коэффициент корреляции

$$r = \frac{C}{s_x s_y} = \frac{\Sigma(x-\bar{x})(y-\bar{y})}{\sqrt{\Sigma(x-\bar{x})^2 \Sigma(y-\bar{y})^2}}$$

Коэффициент корреляции

Число степеней свободы	Уровень значимости p				
	0,10	0,05	0,02	0,01	0,001
1	0,9877	0,99692	0,99951	0,99988	0,9999988
2	0,9000	0,9500	0,9800	0,9900	0,9990
3	0,805	0,878	0,9343	0,9587	0,9911
4	0,729	0,811	0,882	0,9172	0,9741
5	0,669	0,754	0,833	0,875	0,9509
6	0,621	0,707	0,789	0,834	0,9249
7	0,582	0,666	0,750	0,798	0,898
8	0,549	0,632	0,715	0,765	0,872
9	0,521	0,602	0,685	0,735	0,847
10	0,497	0,576	0,658	0,708	0,823
11	0,476	0,553	0,634	0,684	0,801
12	0,457	0,532	0,612	0,661	0,780
13	0,441	0,514	0,592	0,641	0,760
14	0,426	0,497	0,574	0,623	0,742
15	0,412	0,482	0,558	0,606	0,725
16	0,400	0,468	0,543	0,590	0,708
17	0,389	0,456	0,529	0,575	0,693
18	0,378	0,444	0,516	0,561	0,679
19	0,369	0,433	0,503	0,549	0,665
20	0,360	0,423	0,492	0,537	0,652
25	0,323	0,381	0,445	0,487	0,597
30	0,296	0,349	0,409	0,449	0,554
35	0,275	0,325	0,381	0,418	0,519
40	0,257	0,304	0,358	0,393	0,490
45	0,243	0,288	0,338	0,372	0,465
50	0,231	0,273	0,322	0,354	0,443
60	0,211	0,250	0,295	0,325	0,408
70	0,195	0,232	0,274	0,302	0,380
80	0,183	0,217	0,257	0,283	0,357
90	0,173	0,205	0,242	0,267	0,338
100	0,164	0,195	0,230	0,254	0,321

Ошибку коэффициента корреляции рассчитывают по формуле

$$m_r = \pm \frac{1-r^2}{\sqrt{n}}.$$

Если объем выборки не очень велик, задача оказывается весьма сложной. Для определения независимости измеряемых величин следует вычислить коэффициент корреляции r для малой выборки, а затем найти величину t по формуле

$$t = \frac{r\sqrt{n-2}}{\sqrt{1-r^2}}.$$

Дальнейшими расчетами можно установить достоверность коэффициента корреляции по Стьюденту.

Значения коэффициента корреляции r, которые должны быть превышены, чтобы при имеющемся числе степеней свободы полученный результат оказался значимым при различных доверительных интервалах, приведены на стр. 67.

По таблице для разных уровней значимости находим коэффициент корреляции r.

При не слишком плотной корреляционной зависимости для получения достоверных значений коэффициента корреляции нужно брать как можно большую выборку.

Использование корреляционного анализа в физиологии и биохимии растений помогает изучать сложный характер взаимосвязей отдельных биологических процессов.

РЕГРЕССИОННЫЙ АНАЛИЗ

В последнее время в биологии большое внимание уделяется регрессионному методу оценки связи между варьирующими величинами. Регрессионный анализ применяется в том случае, когда одна из варьирующих величин не имеет нормального распределения, а представляет собой ряд значений, выбранных по каким-либо соображениям экспериментатора. Так можно подобрать пары значений по содержанию белка в зерне пшеницы и по широте того места, где она выращивалась. Связь этих величин выражается *коэффициентом регрессии*. Обозначая, как и в случае корреляционного анализа, пару значений через x, y, можно определить коэффициент регрессии: для любого фиксированного значения x (в нашем примере — это широта места) величина y принимает различные значения, которые имеют нормальное распределение относительно некоторого теоретического среднего значения. Можно построить график зависимости этого среднего значения y от x. Полученная линия представляет собой *линию регрессии*, а наклон этой линии к оси x называется *коэффициентом регрессии*, причем последний бывает как положительным, так и отрицательным. В первом случае соответственно с увеличением значения x возрастает среднее значение y, а во втором — среднее значение y уменьшается. Если x и y независимы, коэффициент регрессии равен нулю.

Таким образом, для применения регрессионного анализа должны быть выдержаны два условия: во-первых, распределение y для любого заданного x должно быть нормальным, во-вторых, все распределения y для различных значений x должны иметь одинаковую дисперсию.

В отдельных случаях кривые регрессии не являются прямыми линиями. При этом изменяется масштаб одной из осей, например, используется $\sqrt{y}$ либо $\ln y$.

Вычисление коэффициентов регрессии

Уравнение, описывающее истинную линию регрессии y на x, имеет такой вид:

$$y = \alpha + \beta x,$$

где α и β — коэффициенты регрессии.

Первоначальные вычисления совпадают с вычислениями, выполненными при корреляционном анализе.

Оценку b для истинного коэффициента β находят из соотношения

$$b = \frac{\sum (x - \bar{y})(y - \bar{y})}{\sum (x - \bar{x})^2} = \frac{C}{s_x^2},$$

а оценку a для константы α — по формуле

$$a = \bar{y} - b\bar{x}.$$

Дисперсия σ^2 для отклонений y от оси регрессии оценивается с помощью величины s, которую определяют из соотношения

$$s^2 = \frac{1}{n-2}\left\{\sum (y - \bar{y})^2 - \frac{[\sum (x - \bar{x})\cdot(y - \bar{y})]^2}{\sum (x - \bar{x})^2}\right\}.$$

Борьба с вредителями и болезнями растений

Нормальному проведению вегетационных и мелкоделяночных опытов нередко препятствуют появляющиеся на растениях вредители и болезни.

Чаще других встречаются вредители с сосущим ротовым аппаратом: тли, клопы, трипсы и клещи. Из болезней отмечены пыльная и твердая головни пшеницы, различные виды ржавчин и мучнистая роса злаков.

В борьбе с вредителями и болезнями в первую очередь рекомендуется соблюдение агротехнических правил возделывания растений: культивирование устойчивых сортов, ранний посев, внесение в почву и внекорневым методом необходимых удобрений, ускоряющих рост и усиливающих сопротивляемость растений.

Из истребительных мер борьбы с вредителями зерновых злаков можно рекомендовать пестициды растительного происхождения: табачный настой, препараты никотин- или анабазинсульфата; фосфорорганические препараты и минеральные масла.

Так, например, против тлей рекомендуется опрыскивание растений табачным настоем. С этой целью 200 *г* махорки или табачной пыли настаивают в 3 *л* воды в течение суток, затем настой кипятят два часа. Процеживают и добавляют воду, доводя количество раствора до 10 *л*, прибавляют 40 *г* зеленого или обыкновенного хозяйственного мыла. Табачный настой следует применять сразу же после его приготовления.

Табачный настой может быть с успехом заменен инсектицидами: 0,1—0,2%-ным раствором анабазин- или никотинсульфата из расчета 10—20 *см*³ ядохимиката на 10 *л* воды с добавлением 40 *г* мыла; 0,1%-ной эмульсией рогора или фосфамида или 0,1—0,2%-ной эмульсией карбофоса.

При появлении трипсов и клещей растения следует опрыскивать 0,1—0,2%-ной эмульсией рогора или фосфамида; 0,3%-ной эмульсией карбофоса; 0,1%-ной эмульсией тиофоса; 0,2%-ной эмульсией трихлорметафоса-3. Против паутинного клеща эффективен кельтан в концентрации 0,1—0,2%. Обработку против сосущих насекомых и клещей следует повторять с интервалом в 10—15 дней (хотя бы два-три раза в сезон).

В целях предупреждения заболеваний рекомендуется термическая (прогревание до +80°С) или химическая дезинфекция почвы путем обработки ее формалином либо препаратом ТМТД.

На больших фитотронах предусматривается стерилизация всей применяемой почвы, песка и других субстратов. Во избежание заноса спор

грибов и бактерий на фитотронах устраиваются санитарные пропускники, через которые входят люди, проводится стерилизация одежды, обуви, инструментов и т. д.

Почва для дезинфекции расстилается на ровной поверхности слоем 20—25 *см* и поливается из лейки 1—1,5%-ным раствором формалина из расчета 10—15 *л/м²*. Обработанная почва накрывается матами на двое суток, после чего ежедневно несколько раз перелопачивается до исчезновения запаха формалина. Подготовленную таким образом почву можно засыпать в вегетационные сосуды.

Вместо формалина почву поливают суспензией ТМТД в концентрации 0,6% (60 *г* препарата разводят в 10 *л* воды) из расчета 10—15 *л/м²*. Хорошо перелопатив почву, можно сразу же наполнять ею вегетационные сосуды. Необходимо также использовать стерилизованные или обеззараженные семена.

Термическое обеззараживание семян состоит из следующих операций: зерно замачивают в воде при температуре 28—32°С в течение 4 часов, затем прогревают в горячей воде (52° С) — 8 *мин*, после чего семена охлаждают в холодной воде и просушивают.

Протравливание семян осуществляется гранозаном (1—1,5 *мг* на 1 *г*), препаратом ТМТД (2 *мг* на 1 *г*) и формалином. Протравливание гранозаном рекомендуется полусухое, т. е. при увлажнении семян (6 *мг* воды на 1 *г*). При полусухом способе протравливания семян берут 40%-ный формалин, разбавляют водой (1 : 80), смачивают семена (15 *мг* раствора на 1 *г* семян) и томят 4 часа.

Подобное обеззараживание почвы и семян позволит предотвратить появление ряда заболеваний и почвенных вредителей, повреждающих корневую систему сеянцев. Однако воспрепятствовать появлению мучнистой росы эти профилактические меры не могут. В таком случае необходимы истребительные мероприятия: опыливание растений препаратами серы молотой или опрыскивание серой коллоидной в концентрации 0,5—1% (при температуре воздуха не ниже 25° С). Возможно опрыскивание медно-мыльным препаратом (ММП).

Приготовление ММП: на 1 ведро воды берут 200 *г* жидкого мыла (калийного или натриевого) и 25 *г* медного купороса. Вода должна быть мягкой. В 5 *л* воды разводят мыло, еще в 5 *л* — 25 *г* купороса, затем тонкой струей вливают раствор медного купороса в раствор мыла и все тщательно перемешивают. Посуда должна быть из материала, не подверженного коррозии. Состав используют сразу же после приготовления. Растения опрыскивают при первых признаках появления мучнистой росы и повторяют (по мере необходимости) с интервалом в 10 дней в течение всего сезона.

Применяя химические защитные препараты, следует иметь в виду их удобрительное и ростактивирующее действие. В опытах с микроэлементами, балансовых опытах по питанию растений, при испытании ростовых веществ и т. п. химические средства защиты растений применять нельзя.

РАЗДЕЛ III

ЛАБОРАТОРНЫЕ МЕТОДЫ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Арсенал современных лабораторных методов физиологии растений настолько велик, что в кратком справочнике можно сделать лишь небольшой обзор основных принципов и привести те рекомендации, которые требуются наиболее часто или отсутствуют в химических справочниках и общедоступных практикумах по физиологии растений.

Словарь

Абсолютная температура — температура (по Кельвину — ° К), которая выражается в градусах от абсолютного нуля, т. е. от —273° С. Так, температура жидкого воздуха в шкале Цельсия составляет—192° С, а в значениях абсолютной температуры 81° К.

Авогадро число — число молекул (ионов и т. п.) в одном моле вещества, равное приблизительно $6{,}023 \cdot 10^{23}$.

Активатор — вещество (чаще всего ион металла), которое приводит фермент в более активное состояние.

Активационный анализ — метод качественного и количественного элементарного анализа, основанный на том, что образец облучают в радиационно-химическом канале атомного реактора медленными (тепловыми) или быстрыми нейтронами. В результате ядерных реакций с отдельными элементами в образце возникают различные радиоактивные изотопы, которые могут быть определены по энергии излучаемых ими частиц и γ-квантов. Метод отличается большой чувствительностью и широко используется для определения молибдена, марганца и других микроэлементов.

Амфотерность — свойство вещества образовывать либо отрицательные, либо положительные ионы.

Ангстрем (Å) — единица длины 10^{-10} *м* или 0,1 *ммк*.

Анион — ион, несущий отрицательный заряд.

Атомное число — число протонов в ядре атома данного элемента, совпадающее с порядковым номером элемента в периодической системе. В нейтрально заряженном атоме число электронов равно атомному числу.

Буфера емкость — величина $\frac{dE}{d\,(\mathrm{pH})}$, где E — количество эквивалентов кислоты или основания, прибавляемых к буферному раствору.

Гомогенат, гомогенизация — растирание, механическое разрушение тканей при помощи разного рода гомогенизаторов, действие которых

основано на ударе быстровращающихся ножей, трении, сталкивании шариков, ультразвуке и т. д. При этом преследуется цель — разрушить клеточные стенки и межклеточные соединения, освободить для реакции ферменты и другие вещества. Применяется для изолирования пластид, митохондрий и других клеточных органелл методом дифференциального центрифугирования. Гомогенизацию проводят в воде, водных буферных растворах и в изотонических растворах сахарозы с буфером.

Градиент плотности — непрерывное изменение плотности в центрифужной пробирке, создаваемое с помощью специальных растворов. Применяется для выделения структур клетки по их удельному весу.

Градиентная элюция — вымывание веществ из хроматографической колонки растворителем с изменяющимся составом. Градиентная элюция осуществляется при непрерывном или ступенчатом изменении концентрации одного из компонентов растворителя.

Диализ — процесс очистки макромолекулярных веществ от низкомолекулярных. Состоит в том, что препарат помещают в специальную камеру либо мешочек, сделанный из полупроницаемых мембран и обладающий порами, через которые выходят низкомолекулярные вещества, но не проходят высокомолекулярные соединения. Такую камеру или мешочек погружают в воду или в соответствующий раствор.

Диализат — жидкость, расположенная вне осмотической камеры после окончания процесса диализа.

Изоэлектрическая точка (ИЭТ) — значение pH, при котором данное амфотерное вещество не мигрирует ни к одному из электрических полюсов. Является важнейшей характеристикой белков.

Ионная сила раствора — величина, определяемая по формуле $I = \sum \frac{C_i \cdot Z_i^2}{2}$, где C_i — молекулярные концентрации в растворе ионов каждого вида, а Z_i — заряд каждого вида ионов. Понятие ионной силы используется во многих видах биохимического анализа. Особое значение ионная сила имеет в хроматографическом анализе и электрофорезе.

Катион — ион, несущий положительный заряд.

Коэффициент седиментации — характеристика скорости движения частицы при центрифугировании на единицу центробежной силы. Коэффициент выражается в единицах Сведберга, равных 10^{-13} *сек*.

Коэффициент экстинкции (молярное поглощение) — поглощение света молярным раствором данного вещества на 1 *см* пути лучей.

Лиофилизация — высушивание при пониженной температуре и разрежении. Для лиофилизации имеются специальные установки, в которых благодаря разрежению и перепаду температур из образца удаляется вода. Денатурация белков, автолиз и распад нативных веществ происходят в значительно меньшей степени, чем при высушивании при комнатной или повышенной температуре.

Массовое число — сумма чисел протонов и нейтронов в ядре данного изотопа.

Михаэлиса константа — количественная характеристика кинетики ферментативной реакции. Равна концентрации субстрата, при которой достигается половина максимальной скорости реакции. Рассчитывается для реакции $E + S \underset{K_2}{\overset{K_1}{\rightleftarrows}} E_S \xrightarrow{K_3} E + P$ по формуле $\frac{K_2 + K_3}{K_1}$, где E — фермент; S и P — соответственно субстрат и продукт реакции, K_1, K_2 и K_3 — константы скоростей реакций.

Молярность — число молей растворенного вещества в 1 *л* раствора.

Нормальность — число эквивалентов растворяемого вещества в 1 *л* раствора.

Носитель (в газовой хроматографии) — инертный газ, который «несет» разделяемые вещества через колонку с адсорбентом.

Противоточное распределение — прием многоступенчатого разделения веществ, при котором образец вводят в систему двух несмешивающихся жидкостей. Разделяемые вещества распределяются между этими двумя фазами соответственно константам растворимости. Многократным обновлением фаз можно добиваться весьма полного разделения веществ.

Рацемат — оптически неактивная смесь оптических изомеров веществ. Рацемат образуется при химическом синтезе в результате равновероятного образования всех изомеров. В живой природе синтезируются и расходуются преимущественно определенные оптические изомеры, так что из рацемической смеси извлекаются биологически полезные изомеры, и она приобретает оптическую активность.

Стандартные температура и давление — 0° С и 760 *мм рт. ст.*

Сублимация — переход непосредственно из твердого состояния в газообразное.

Супернатант — слой надосадочной жидкости, образующийся при центрифугировании суспензии.

Торр — 1/760 атмосферного давления. Равен давлению 1 *мм рт. ст.*

Удельное вращение — угол вращения плоскости поляризации света при прохождении поляризованного света через 1-молярный раствор оптически активного вещества на пути луча в 1 *дм*. Рассчитывается по формуле $\frac{\alpha}{Cl}$, где α — наблюдаемый угол, C — концентрация раствора в молях, l — длина луча в растворе. Оптически активные вещества (например, сахароза) определяются по вращению плоскости поляризации света.

Ультрацентрифугирование — центрифугирование при высоких строго контролируемых скоростях вращения.

Фаренгейта шкала — температурная шкала, на которой точка замерзания воды (0° С) соответствует 32° F, а температура кипения 100° С — 212° F. Следовательно, 1° С равен 1,8° F. Для пересчета температуры по Фаренгейту в градусы Цельсия нужно отнять от нее 32 и остаток разделить на 1,8.

Фракционирование — разделение смеси на фракции по весу (путем дифференциального центрифугирования), растворимости (путем переноса из гидрофильных в липофильные растворители при разном pH), размерам молекул (при помощи сефадексов) и т. д.

Фракционная перегонка — метод разделения веществ с различными температурами кипения. Перегонка происходит при обычном давлении или в вакууме, а улавливание отгоняемого продукта — при низкой температуре.

Хромофор — вещество или часть молекулы, которая обладает окраской, т. е. способностью поглощать определенные длины волн света.

Электрон-вольт — единица энергии. Равен энергии, приобретаемой электроном, когда он проходит ускоряющее напряжение в 1 *в*. Электрон-вольт равен $1{,}6 \cdot 10^{-12}$ *эрг*. Эта единица используется для характеристики энергии химической связи либо энергии ядерных частиц.

Электрофорез — движение частиц (ионов, заряженных или амфотерных молекул) в электрическом поле. На основе электрофореза разработаны методы разделения веществ, отличающихся своей подвижностью в электрическом поле.

Электрофоретическая подвижность — скорость движения частиц в электрическом поле на единицу потенциала. На различиях электрофоретической подвижности веществ и основано их разделение при электрофорезе. Для увеличения скорости разделения веществ разработан специальный вид высоковольтного электрофореза.

Растворы

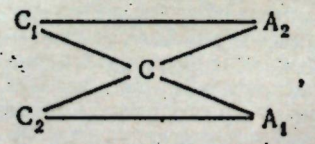
ПРИГОТОВЛЕНИЕ РАСТВОРОВ

При выполнении анализов используются реактивы в виде растворов. В качестве растворителей чаще всего применяют воду, а также спирты, ацетон, хлороформ и пр.

Растворы бывают насыщенные, процентные и титрованные. Разбавленные растворы получают разведением более концентрированных растворов. В выражении «разбавленный 1 : 10» первая цифра обозначает объем разбавляемого раствора, а вторая — объем растворителя, взятый для разбавления (разведения).

Насыщенные растворы — растворы, содержащие наибольшее количество растворенного вещества для данного растворителя и температуры. Концентрация вещества в насыщенном растворе равна растворимости этого вещества при температуре раствора. Признак насыщенности — наличие нерастворившегося остатка вещества, которое дается в некотором избытке при изготовлении раствора.

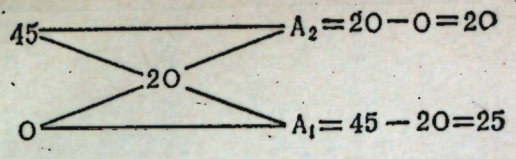
Процентные растворы обычно готовят в объемно-весовых отношениях, когда число процентов означает количество граммов вещества, содержащегося в 100 *см*³ раствора. В некоторых случаях говорят об объемно-объемных процентах: число процентов равно количеству *см*³ растворенного вещества в 100 *см*³ раствора. Для приготовления процентных растворов путем разбавления крепких растворов растворителем или путем смешивания растворов разной концентрации удобно пользоваться так называемым «правилом креста». Это правило можно представить в виде такой схемы:



где C — концентрация раствора, которую необходимо получить путем разбавления более концентрированного раствора; C_1 — концентрация разбавляемого раствора; C_2 — концентрация разбавляющего раствора.

По разности $C_1 - C = A_1$ определяют число объемов разбавляющего раствора или воды, если вместо слабого раствора для разбавления используют воду. По разности $C - C_2 = A_2$ определяют число объемов раствора высокой концентрации, которое необходимо для разбавления.

Для примера составим схему разбавления для случая, когда из 45%-ной кислоты и воды получают кислоту с концентрацией 20%:



Как видно из схемы, для получения требуемой концентрации (20%) необходимо на 20 *см*³ крепкого раствора кислоты взять 25 *см*³ воды.

Образцовые, или титрованные растворы — растворы с точно известным содержанием растворенного вещества. Концентрацию в этом случае принято выражать в единицах, позволяющих рассчитывать количество грамм-молекул в единице объема.

Важнейшие концентрированные реактивы

Формула	Молекулярный вес	Удельный вес	Молярность	Граммов в 100 *г* раствора	Граммов в 100 *мл* раствора
HCl	36,5	1,19	12,7	37,9	41,5
HNO_3	63,0	1,39	13,6	62,4	86,2
H_2SO_4	98,0	1,84	18,2	96,0	177,0
NH_3	17,0	0,90	13,4	25,0	22,8
NaOH	40,0	1,33	11,0	33,0	43,9

Раствор, содержащий в 1 *л* 1 *г-моль* вещества, называют молярным. Молярность раствора обозначается — м. Например: 1,0-м. H_2SO_4 содержит в 1 *л* одну грамм-молекулу серной кислоты.

Раствор, который характеризуется тем, что в 1 *л* содержится 1 *г-экв* вещества, называют нормальным. Нормальные растворы обозначаются N или -н. Например, 5-н. или 5,0N — пятинормальный раствор: в 1 *л* содержится 5 *г-экв* вещества; 0,01-н. или 0,01N — сантинормальный раствор: в 1 *л* содержится 0,01 *г-экв* вещества.

Под грамм-эквивалентом вещества понимают количество вещества в граммах, численно равное такому весовому количеству его, которое соединяется с 1 *г* водорода или с 8 частями кислорода или замещает их в других реакциях.

Грамм-молекула — такое количество вещества, которое содержит столько граммов, сколько имеется единиц в его массовом числе. Для большинства газов при температуре 0° С и нормальном давлении объем, занимаемый 1 *г-моль*, равен 22,414 *дм*³.

В зарубежной литературе часто употребляется единица концентрации для олигодинамических (действующих в малых количествах) веществ — *ppm (parts per million)*, т. е. частей на миллион. Практически *ppm* соответствует содержанию вещества в *мг/л* или *мг/кг*.

Индикаторы для измерения pH

Индикатор	P_K	Температура, °С	Пределы изменения pH	Изменение цвета		Концентрация соли, *г-экв*	Раствор
				кислая среда	щелочная среда		
N-Бензиланилинсульфонфталеин	0,30	20	0,26—0,98	Желтый	Синий	0,1—0,6	—
N-Метиланилинсульфонфталеин	1,36	20	0,91—1,92	»	»	0,03—0,4	—
Тропеолин ОО (Оранж IV)	—	—	0,14—2,6	Красный	Желтый	—	0,1%-ный водный
Метаниловый желтый	1,53	—	1,2—2,3	»	»	—	То же
м-Крезолпурпур	1,51	20	1,2—2,8	»	»	0,1	» »
N-Пропиланилинсульфонфталеин	1,57	20	0,82—1,80	Желтый	Синий	0,02—0,5	—
Анилинсульфонфталеин	1,59	20	1,32—1,92	»	»	0,01—0,5	—
Тимоловый синий	1,65	15—30	1,2—2,8	Красный	Желтый	0,1	0,1%-ный водный
N-Этиланилинсульфонфталеин	1,73	20	0,91—1,92	Желтый	Синий	0,01—0,5	То же
p-Карбоксибензолазодиметиланилин	2,35	—	1,0—3,0	Красный	Желтый	—	—
Хинальдиновый красный	2,90	20	1,4—3,2	Бесцветный	Красный	0,1	0,1%-ный спиртовой
Диметиловый желтый	3,34	20	2,9—4,1	Красный	Желтый	0,1	0,1%-ный в 90%-ном спирте
Метиловый оранжевый	3,46	20	3,1—4,4	Красный	Оранжевый	0,1	0,1%-ный водный
2,6-Динитрофенол	3,50	20	2,4—4,0	Бесцветный	Желтый	0,1	0,1%-ный в 10%-ном спирте
Метилгелиантин	3,76	20	3,1—4,4	Красный	Желто-зеленый	—	—
Бромфеноловый синий	3,85	20	3,0—4,6	Желтый	Синий	0,1	0,1%-ный водный
Бромхлорфеноловый синий	—	—	3,0—4,6	»	Пурпурный	—	0,1%-ный спиртовой
2,4-Динитрофенол	3,90	20	2,0—4,7	Бесцветный	Желтый	0,1	0,1%-ный в 10%-ном спирте
Конго красный	—	—	3,0—5,2	Фиолетовый	Красный	—	0,1%-ный водный
Бромкрезоловый зеленый	4,66	20	3,8—5,4	Желтый	Синий	0,1	То же
2,3-Динитрофенол	4,92	25	3,9—5,9	Бесцветный	Желтый	—	0,1%-ный в 10%-ном спирте
Метиловый красный	5,0	20	4,4—6,3	Красный	»	0,1	0,1%-ный водный, или 0,2%-ный спиртовой
2,5-Динитрофенол	5,1	20	4,0—6,0	Бесцветный	»	0,1	0,1%-ный в 20%-ном спирте
Этиловый красный	5,42	20	4,7—6,5	Светло-фиолетовый	Зеленый	0	0,1%-ный водный
3,4-Динитрофенол	5,46	25	4,3—6,3	Бесцветный	Желтый	—	0,1%-ный в 10%-ном спирте
Пропиловый красный	5,48	20	4,8—6,5	Сине-фиолетовый	Зеленый	0	0,1%-ный водный

Продолжение

Индикатор	P_K	Температура, °С	Пределы изменения pH	Изменение цвета		Концентрация соли, *г-экв*	Раствор
				кислая среда	щелочная среда		
Хлорфеноловый красный	6,00	20	4,8—6,4	Желтый	Красный	0,1	0,1%-ный водный или 0,1%-ный в 20%-ном спирте
Бромкрезолпурпур	6,12	20	5,2—6,8	Желтый	Пурпурный	0,1	0,1%-ный водный
2-Хлориндофенол	7,0	30	6,5—8,5	Красный	Синий	—	—
Бромтимоловый синий	7,10	20	6,0—7,6	Желтый	»	0,1	0,1%-ный водный
Лакмус	—	—	5,0—8,0	Красный	»	0,1	То же
p-Нитрофенол	7,0	20	5,0—7,6	Бесцветный	Желтый	—	» »
o-Нитрофенол	7,17	—	5,0—7,0	»	»	—	» »
Пинахром	7,34	20	5,8—7,6	Бесцветный	Фиолетовый	0	—
Нейтральный красный	7,4	—	6,8—8,0	Красный	Желтый	—	0,1%-ный в 60%-ном спирте
Феноловый красный	7,81	20	6,4—8,2	Желтый	Красный	0,1	0,1%-ный водный
Розоловая кислота	7,96	19	6,8—8,0	»	»	0,1	0,1%-ный в 90%-ном спирте
o-Крезоловый красный	8,25	20	6,5—8,5	Бесцветный	Желто-оранжевый	0,1	0,1%-ный водный или в 20%-ном спирте
m-Нитрофенол	8,25	20	7,8—9,0	»	»	0,1	0,1%-ный водный
α-Нафтолфталеин	8,3	20	7,8—9,0	Светло-коричневый	Сине-зеленый	0	0,1%-ный в 70%-ном спирте
m-Крезолпурпур	8,32	30	7,4—9,0	Желтый	Пурпурный	0,1	0,1%-ный спиртовой
Тропеолин ООО (Оранж I)	8,27	—	7,6—8,9	»	Красный	—	0,1%-ный водный
o-Крезолиндофенол	8,4	30	8,0—9,6	Красный	Синий	—	—
Цианин	8,62	19	6,6—8,6	Бесцветный	»	0,1	1%-ный, спиртовой (свежеприготовленный)
Тимоловый синий	8,9	20	8,0—9,6	Желтый	»	0,1	0,1%-ный водный или 0,1%-ный в 20%-ном спирте

Продолжение

Индикатор	$P_к$	Температура, °С	Пределы изменения pH	Изменение цвета		Концентрация соли, *г-экв*	Раствор
				кислая среда	щелочная среда		
Фенолфталеин	9,3	20	8,0—9,8	Бесцветный	Красно-фиолетовый	0	0,1%-ный в 50%-ном спирте
Тимолфталеин	—	—	9,3—10,5	»	Синий	—	0,1%-ный в 80%-ном спирте
Тропеолин (Оранж II)	—	—	10,2—11,8	Оранжевый	Красный	—	0,1%-ный водный
Ализариновый желтый	—	—	10,1—12,1	Желтый	Фиолетовый	—	—
Нейтральный синий R	11,22	20	11—12	Синий	Светло-красный	0	—
То же	11,29	20	11—12	»	Красный	0	—
Хромпрочный оранж R	11,71	20	11—13	Желтый	»	0	—
Тропеолин О	12,1	—	11,1—12,7	»	Красно-оранжевый	—	0,1%-ный водный
Ланацил фиолетовый	12,12	20	11—13	Фиолетовый	Оранжевый	0	—
Анилинсульфонфталеин	12,26	20	11,55—12,53	Синий	Желтый	0,01—0,3	—
Карбазо желтый W	13,7	20	12—14	Желтый	Красный	0	—
Хлорантин светло-синий	13,8	20	13—14	Синий	Фиолетовый	0	—
Целестиновый синий	14,7	20	14,4—14,9	»	Красно-фиолетовый	0	—

ПРИГОТОВЛЕНИЕ РАСТВОРОВ ИНДИКАТОРОВ

Тимоловый синий — 0,1 *г* растирают в ступке с 4,3 *мл* 0,5-н. NaOH, доводят дистиллированной водой до 250 *мл*. Перед этим вода кипятится 30 *мин* для удаления CO_2 (безуглекислотная вода).

Бромфеноловый синий —0,1 *г* растворяют в 3 *мл* 0,05-н. NaOH, доводят безуглекислотной дистиллированной водой до 250 *мл*.

Метиловый красный — 0,05 *г* растворяют в 150 *мл* спирта, доводят дистиллированной водой до 250 *мл*.

Бромкрезоловый пурпур — 0,1 *г* растворяют в 3,7 *мл* 0,05-н. NaOH, доводят прокипяченной дистиллированной водой до 250 *мл*.

Бромтимоловый синий — 0,1 *г* растирают в ступке с 3,2 *мл* 0,05-н. NaOH, доводят безуглекислотной дистиллированной водой до 250 *мл*.

Феноловый красный — 0,05 *г* растворяют в 3 *мл* 0,05-н. NaOH, доводят безуглекислотной дистиллированной водой до 250 *мл*.

Крезоловый красный — 0,05 *г* растворяют в 2,5 *мл* 0,05-н. NaOH и доводят водой до 250 *мл*.

Тимолфталеин — 0,1 *г* растворяют в 250 *мл* спирта; индикатор бесцветен.

Универсальный индикатор

В 250 *мл* спирта последовательно растворяют 0,05 *г* фенолфталеина, 0,1 *г* метилового красного, 0,15 *г* диметиламиноазобензола, 0,2 *г* бромтимолового синего, 0,25 *г* тимолового синего, добавляют 0,05-н. NaOH до желтой окраски. Используя буферные растворы, устанавливают стандартную шкалу, с которой сравнивают опытные растворы.

Смеси для регулирования температуры

ОХЛАЖДАЮЩИЕ СМЕСИ

Для получения низких температур применяются следующие охлаждающие смеси солей, воды и снега. Соотношения между этими компонентами приведены в таблицах.

Соль и вода (температура соли и воды перед смешиванием 10—15° С)

Соль	*A*	*t*° С	Соль	*A*	*t*° С
$NaC_2H_3O_2 \cdot H_2O$	85	—4,7	$CaCl_2 \cdot 6H_2O$	250	—12,4
NH_4Cl	30	—5,1	NH_4NO_3	60	—13,6
$NaNO_3$	75	—5,3	NH_4SCN	133	—18
$Na_2S_2O_3$	110	—8,0	KSCN	150	—23,7

Соль и снег (или толченый лед)

Соль	A	t° C	Соль	A	t° C
$CaCl_2 \cdot 6H_2O$	41	—9,0	$NaNO_3$	59	—18,5
$CaCl_2$	30		$(NH_4)_2SO_4$	62	—19
$Na_2S_2O_3 \cdot 5H_2O$	67,5	—11	NaCl	33	—21,2
KCl	30	—	»	82	—21,5
NH_4Cl	25	—15,8	$CaCl_2 \cdot 6H_2O$	125	—40,3
NH_4NO_3	60	—17,3	»	143	—55

Примечание. A — число весовых частей вещества на 100 частей воды или снега; t° C — минимальная температура смеси.

Смесь двух солей со снегом (на 100 частей снега)

Соли	Температура смеси, °C
$Na_2SO_4 \cdot 10H_2O$ и K_2SO_4 (14 : 10,5)	—3,1
KCl и KNO_3 (24,5 : 4,5)	—11,8
$NaNO_3$ и NH_4NO_3 (55,3 : 48)	—17,7
KCl и NH_4Cl (12 : 19,4)	—18,0
$NaNO_3$ и KNO_3 (62 : 10,7)	—19,4
$Na_2SO_4 \cdot 10H_2O$ и $(NH_4)_2SO_4$ (9,6 : 69)	—20,0
NH_4Cl и NH_4NO_3 (18,8 : 44)	—22,1
NH_4Cl и $(NH_4)_2SO_4$ (12 : 50,5)	—22,5
KNO_3 и NH_4NO_3 (9 : 74)	—25,0
NH_4NO_3 и NH_4SCN (30 : 59)	—30,0

Смеси жидкостей с твердой углекислотой

Вещество	Минимальная температура смеси, °C
Этиловый спирт	—72
Этиловый эфир	—77
Хлороформ	—77
Ацетон	Ниже —78

СМЕСИ ДЛЯ ВЫСОКИХ ТЕМПЕРАТУР

Смеси для выпаривания при температурах выше 100° C

Насыщенные растворы солей	NaCl	$NaNO_3$	K_2CO_3	$CaCl_2$	$ZnCl_2$
Температура, °C	108	120	135	180	300

Помимо приведенных растворов, применяют сплав солей, состоящий из 45% $NaNO_3$ и 55% KNO_3 и имеющий точку плавления 218° C.

Растворы для регулирования влажности воздуха

Относительную влажность воздуха можно регулировать в замкнутых камерах, размещая в них растворы хлористого натрия или серной кислоты. В зависимости от осмотического давления растворов давление паров над ними будет поддерживаться на определенном уровне вследствие поглощения избыточных испарений объекта или дополнительного испарения воды из раствора.

В камерах искусственного климата влажность контролируется автоматически гигрометрами, которые включают либо поддув сухого воздуха, либо гидроаэрозольный аппарат.

Относительная влажность воздуха над растворами H_2SO_4 различных концентраций

Относительная влажность воздуха, %	Содержание H_2SO_4 в г		Удельный вес при 15° C	Относительная влажность воздуха, %	Содержание H_2SO_4 в г		Удельный вес при 15° C
	в 100 г воды	в 100 г раствора			в 100 г воды	в 100 г раствора	
99,5	0,97	0,96	1,006	89,0	20,47	17,0	1,119
99,0	1,95	1,91	1,012	88,0	22,15	18,2	1,128
98,5	2,92	2,84	1,019	87,0	23,90	19,3	1,137
98,0	3,40	3,75	1,025	86,0	25,50	20,4	1,145
97,5	4,87	4,65	1,031	85,0	27,20	21,4	1,153
97,0	5,85	5,53	1,037	84,0	28,80	22,4	1,161
96,5	6,82	6,38	1,043	83,0	30,40	23,3	1,168
96,0	7,80	7,24	1,049	82,0	32,00	24,2	1,175
95,5	8,78	8,08	1,054	81,0	33,55	25,1	1,182
95,0	9,75	8,88	1,060	80,0	35,00	25,9	1,189
94,5	10,70	9,67	1,066	79,0	36,45	26,7	1,195
94,0	11,60	10,40	1,071	78,0	37,90	27,5	1,201
93,5	12,50	11,10	1,076	77,0	39,30	28,2	1,207
93,0	13,40	11,80	1,081	76,0	40,68	28,9	1,213
92,5	14,30	12,50	1,086	75,0	42,02	29,6	1,219
92,0	15,18	13,17	1,091	74,0	43,38	30,2	1,224
91,5	16,08	13,84	1,096	73,0	44,70	30,9	1,229
91,0	16,95	14,50	1,101	72,0	46,00	31,5	1,234
90,5	17,85	15,15	1,106	71,0	47,30	32,1	1,239
90,0	18,72	15,75	1,110	70,0	48,60	32,7	1,244

Относительная влажность воздуха над растворами NaCl

Относительная влажность воздуха, %	Содержание NaCl		Относительная влажность воздуха, %	Содержание NaCl	
	в 1 л раствора, *моль*	в 1 л воды, *моль*		в 1 л раствора, *моль*	в 1 л воды, *моль*
99,68	0,1	0,100	97,14	0,9	0,923
99,37	0,2	0,201	96,8	1	1,03
99,07	0.3	0,303	93,0	2	2,12
98,77	0,4	0,404	88,3	3	3,27
98,44	0.5	0,507	83,0	4	4,49
98,10	0,6	0,610	78,4	5	5,79
97,89	0,7	0,714	75,8	Насыщенный	6,07
97,47	0,8	0,817	—	—	—

Методы получения постоянной концентрации CO_2

Для поддержания постоянной концентрации CO_2 в растворе используют свойство взаимного перехода карбоната в бикарбонат, что создает буферное состояние. Карбонатно-бикарбонатные буферы применяют для изучения фотосинтеза в условиях постоянной концентрации углекислоты. Растворимость CO_2 в воде с повышением температуры понижается, вместе с тем усиливается диссоциация бикарбоната. Поэтому необходимо буферную смесь сохранять при постоянной температуре.

Ниже приводятся рецепты буферов.

Углекислотный буфер

Смесь		Концентрация CO_2, *мкмоль* на *л*	
0,1-м. Na_2CO_3	0,1-м. $NaHCO_3$	при 10° С	при 25° С
80	20	0,83	1
60	40	4,4	5,3
50	50	8,2	9,8
25	75	36	43
15	85	76	91
10	90	129	150

Для стабилизации постоянной концентрации CO_2 в воздухе применяют следующий буфер: 10 *см*³ 50%-ного диэтиламина смешивают с 1 *г* $KHCO_3$ и 2 *см*³ 6-н. HCl, доводят водой до 15 *см*³, сохраняют в закрытой посуде 12 *час*. Для насыщения камеры углекислотой смесь наливают в чашечки или на кусочки фильтровальной бумаги, помещенные на дне или сбоку.

Карбонатно-бикарбонатный буфер по Варбургу

№ смеси	Концентрация, *моль*		pH смеси	Концентрация CO_2 в буфере, *мкмоль*		Концентрация CO_2 в воздушной фазе над буфером, %	
	Na_2CO_3	$NaHCO_3$		по данным Варбурга	по данным Смиса	по данным Варбурга	по данным Смиса
1	0,085	0,015	10,8	0,53	0,481	0,0016	0,0014
2	0,080	0,020	10,7	1,0	0,902	0,0030	0,0027
3	0,075	0,025	10.5	1,7	1,490	0,0050	0,0044
4	0,070	0,030	10,4	2,6	2,290	0,0077	0,0068
5	0,060	0,040	10,2	5,3	4,68	0,0158	0,0139
6	0,050	0,050	10,1	9,8	8,67	0,0292	0,0258
7	0,035	0,065	9,8	23,0	20,5	0,0685	0,0611
8	0,025	0,075	9,6	43,0	37,5	0,1280	0,1120
9	0,015	0,085	9,4	91,0	78,7	0,2720	0,2350
10	0,010	0,090	9,2	150,0	131,0	0,4470	0,3900
11	0,005	0,095	8,8	330,0	290,0	0,9850	0,8650

Методы хроматографии

Методы хроматографического разделения и очистки веществ с последующей идентификацией и количественным определением нашли широкое распространение в физиологии растений.

Первоначальное применение принципа хроматографирования было осуществлено М. С. Цветом на колонках с мелом, крахмалом, сахарозой для разделения пигментов листьев. В дальнейшем методика достигла большого разнообразия и применяется практически для анализа любых веществ.

Известны такие типы хроматографии: на колонках с адсорбентами (колоночная), на бумаге, на тонком слое адсорбента (тонкослойная), ионообменная, газовая. Особыми типами хроматографии являются гельфильтрация через сефадексы (молекулярные сита) и различные виды электрофореза.

Принцип хроматографирования заключается в том, что исследуемую смесь веществ заставляют двигаться в токе жидкости или газа (под действием силы тяжести, капиллярного сцепления, электрической разности потенциалов, давления и т. д.). На пути этого потока располагается адсорбент, который в той или иной степени задерживает движущиеся вещества. Смесь при этом расслаивается: одни вещества движутся быстрее, другие — медленнее, третьи — прочно удерживаются адсорбентом.

Если процесс вести непрерывно, все вещества постепенно выйдут друг за другом из хроматографического устройства (колоночная хроматография, сефадексы, газовая хроматография). При этом на выходе ставится автоматический коллектор фракций либо производится автоматическая запись.

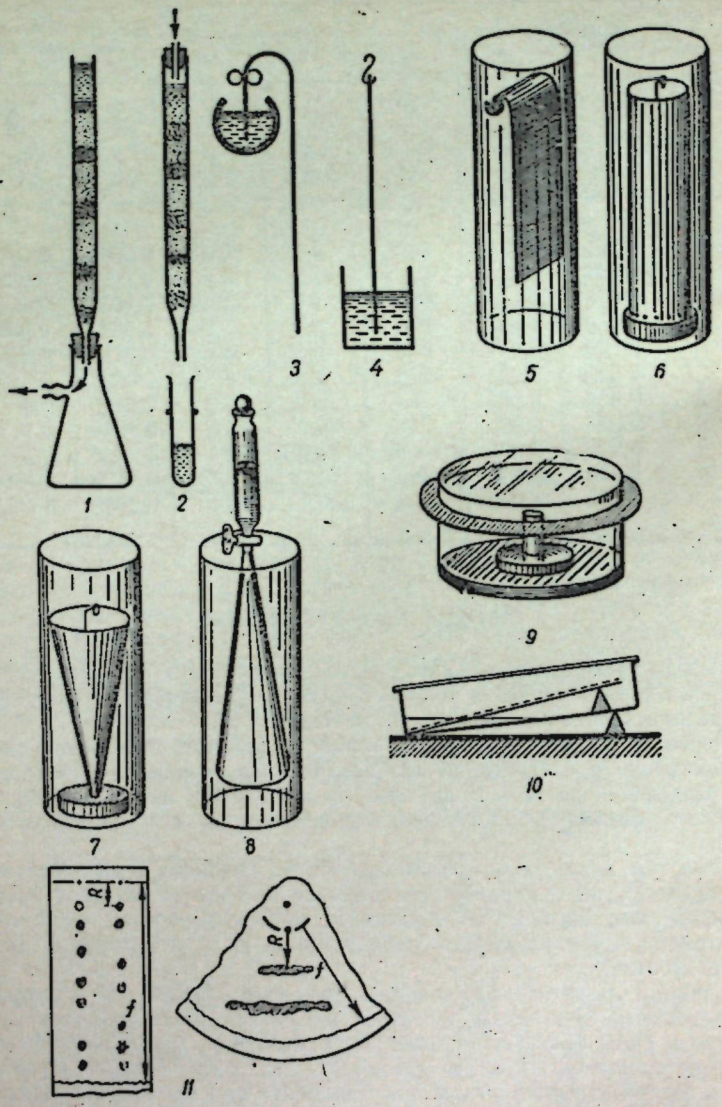


Рис. 16. Способы хроматографии:

1 и *2* — колоночная хроматография, отсос воздуха снизу или нагнетание сверху; *3* и *4* — нисходящая и восходящая хроматография; *5*, *6*, *7*, *8* — вид хроматографических камер для нисходящей и восходящей простой и кегельной хроматографии; *9* — круговая хроматография; *10* — тонкослойная хроматография на стеклянной пластинке; *11* — расчет пятен на прямоугольных и круговых хроматограммах (R_f — расстояние от старта до пятна, *f* — расстояние от старта до линии фронта растворителя).

Хроматограммы на бумаге и тонком слое и электрофореграммы не доводят до конца и фиксируют в момент наилучшего разделения веществ.

В том случае, когда два или больше веществ при одних условиях хроматографирования не разделяются, их переносят в другую фазу (например, из кислой смеси растворителей в щелочную и т. д.). На бумаге или тонком слое это достигается приготовлением квадратных двумерных хроматограмм, по которым ток растворителя пускают в одном направлении, а после высушивания — под прямым углом к первому (рис. 16). Допустимо также после разделения хроматограммы в смеси, которая хорошо растворяет и выносит к фронту мешающие вещества и слабо разделяет интересующие исследователя соединения, высушить хроматограмму и повторно пропустить растворитель, хорошо разделяющий нужные вещества.

В хроматографии применяются такие термины и понятия:

Старт, стартовая линия — точка или полоса, на которую наносится капля исследуемой смеси.

Фронт — линия, до которой доходит растворитель на бумаге или тонком слое.

Величина R_f — отношение радиус/фронт, т. е. расстояние от старта до центра пятна вещества (радиус), деленное на расстояние от старта до фронта. Выражается в процентах (%) или долях единицы 0,1; 0,2 и т. д. Эта величина для данных условий хроматографирования довольно постоянна и позволяет приблизительно идентифицировать вещества.

Элюция, элюирование — снятие вещества с хроматограммы растворителем. Получающийся раствор называют *элюатом*. Если речь идет о колонке с адсорбентом, то выходящую при хроматографировании жидкость принято называть *фильтратом*, содержащим те или иные фракции, а при смене растворителя — элюатом.

Растворитель — подбирается таким образом, чтобы хроматографируемые вещества в нем могли растворяться, но слабо. Чаще всего готовится смесь из воды и более или менее липофильного органического соединения (бутанол, пропанол, этилацетат) с добавлением легко летучей кислоты (соляная, уксусная) или основания (аммиак). Растворитель не должен разрушать субстрат, адсорбент и анализируемое вещество и препятствовать последующему химическому или биологическому проявлению хроматограммы.

Проявление — обнаружение исследуемых веществ при помощи реактивов, дающих цветное окрашивание, или по свечению в ультрафиолетовых лучах и поглощению ультрафиолетового света. Биологическое проявление при помощи семян, отрезков колеоптилей и дрожжей позволяет обнаружить физиологически активные вещества. Этот прием называют *биохроматографией*.

Метчики, свидетели, стандарты — препараты известных веществ определенной концентрации, которые наносятся на хроматограмму рядом с неизвестной смесью для идентификации веществ и количественного определения.

Четкость разделения веществ на бумажных и иных хроматограммах зависит от pH раствора и способности веществ к диссоциации. Так, при константе диссоциации вещества $K > 10^{-2}$ следует применять соль основания с кислотой растворителя; щелочные или нейтральные растворители непригодны, так как вещества не будут разделяться в них. При K от 10^{-3} до 10^{-9} нейтральные и щелочные растворители все еще дают пятна удлиненной формы. С увеличением концентрации кислоты

в растворителе форма пятен улучшается. При $K \leqslant 10^{-12}$ все типы растворителей действуют достаточно хорошо.

Отечественная промышленность выпускает хроматографическую бумагу: М — медленную, Б — быструю, С — среднюю. Имеются четыре сорта бумаги: менее плотные № 1 и 2, более плотные № 3 и 4.

Характеристика бумаги фирмы «Ватман» для хроматографии и электрофореза

№ бумаги	Толщина, *мм*	Скорость движения растворителя	Примечание
1	0,125	Средняя	Используется очень часто. Пригодна для большинства типов хроматографии
2	0,15	Медленная	Похожа на № 1. Скорость растворителя медленная
3	0,35	Средняя	Рыхлая поверхность. Скорость движения, как у № 1
3 ММ	0,325	»	Похожа на № 3, но поверхность бумаги гладкая
4	0,175	Быстрая	Пригодна для быстрого разделения простых смесей
17	0,125	Средняя	Очень толстая бумага. Используется для препаративной хроматографии или электрофореза
20	0,125	Медленная	Позволяет получать компактные пятна и разделять сложные смеси

ТОНКОСЛОЙНАЯ ХРОМАТОГРАФИЯ

При этом виде хроматографии используют порошковидные адсорбенты, которые наносят тонким слоем на стеклянные пластинки.

Метод характеризуется бо́льшей скоростью, чем хроматография на бумаге. Получающиеся на тонкослойной хроматограмме пятна отдельных веществ очень компактны, что позволяет применять микрохроматографию на небольших стеклах.

Изготовление пластинок для тонкослойной хроматографии

Размер стеклянных пластинок — произвольный. Он зависит от размеров сосуда, в котором будет пропускаться растворитель через хроматограмму, от числа наносимых инициальных пятен и от легкости разделения смеси веществ. Чаще всего применяются пластинки размерами 10 × 20, 20 × 20, 10 × 30 и 14 × 14 *см* и т. д.

Для микрохроматографии используются обыкновенные микроскопические предметные стекла. Стеклянная пластинка с особой тщательностью промывается от жировых пятен хромовой смесью, эфиром и водой. Слой адсорбентов наносят с помощью специальных приборов (производство фирмы «Desaga» ФРГ) либо вручную. При всей своей простоте «ручной способ» очень надежен. Заключается он в том, что на стеклянную пластинку наливают суспензию адсорбента в воде или хлороформе и осторожным встряхиванием добиваются равномерного распределения суспензии по всей поверхности пластинки. При соответствующей густоте суспензии это достигается очень легко. Затем пластинку устанавливают строго горизонтально и просушивают ее. Режим сушки определяется типом адсорбента. Толщина слоя — от 0,1 до 2 *мм*.

Порошковидные адсорбенты наносят на матовое стекло и уплотняют стеклянной трубкой с одетыми на нее резиновыми кольцами-ограничителями так, чтобы толщина слоя составляла 1 *мм*.

Адсорбенты для тонкослойной хроматографии

Силикагель используется в смеси с сульфатом кальция. В наиболее часто применяемом силикагеле 1 (фирмы «Мерк») содержание гипса составляет 13%. Размер частиц — 5—25 *мк*.

Для нанесения используют суспензию 20 *г* силикагеля в 45 *мл* дистиллированной воды.

Окись алюминия используется в смеси с гипсом и без него. Чтобы получить смесь для нанесения, готовят суспензию окиси алюминия в воде в соотношении 1 : 2 по весу. Высушенные на воздухе пластинки прогревают в течение 30 *мин* при 105—120° С.

Кизельгур — менее сильный адсорбент, чем силикагель или окись алюминия. Хорошие результаты дает препарат Кизельгур 2 («Мерк»). Для нанесения готовят суспензию из 1 части адсорбента и 2 частей воды.

Кроме этих наиболее используемых адсорбентов, применяются следующие вещества: сахароза, крахмал, инулин, лимоннокислый магний, тальк, натрий карбонат, калий карбонат, кальций фосфат, магний карбонат, магний силикат, «фуллерова земля» (одна из форм диатомовых глин), кальций фтористый, хром трехокись, активированный уголь.

Целлюлоза (порошковидная) является весьма эффективным материалом для хроматографии биохимических соединений.

Помимо нейтральной целлюлозы, используют ее производные, являющиеся ионообменниками. Из нейтральных целлюлоз хорошие результаты дают препараты МН-300 и МН-300-Г (с гипсом). В лабораторных условиях можно приготовить порошковидную целлюлозу из хроматографической бумаги.

Для нанесения слоя готовят суспензию (5 *г* целлюлозы на 90 *мл* дистиллированной воды). Слой высушивают на протяжении нескольких часов при комнатной температуре или в течение 10 *мин* при 105° С.

Из производных целлюлозы, обладающих ионообменными свойствами, применяются:

ECTEOLA-целлюлоза. Наносят смесь: 10 *г* порошка и 60—70 *мл* воды. Сушат при комнатной температуре. DEAE-целлюлоза. Наносят смесь, как и в случае ECTEOLA.

Полиамид. Наносят суспензию, состоящую из 5 *г* порошка в 45 *мл* смеси: метанол — хлороформ (3 : 2). Можно использовать 96%-ный этанол.

Способы хроматографирования

Как и при хроматографии на бумаге, применяют восходящую и нисходящую хроматографии в тонких слоях.

Двумерное хроматографирование осуществляют на пластинках квадратной формы. Пятно исходного вещества наносят на слой адсорбента в углу пластинки.

Разработаны приемы электрофореза на тонких слоях, непрерывной тонкослойной хроматографии и т. д.

Растворители

В тонкослойной хроматографии используют такие же растворители, как и при иных видах хроматографии. При этом руководствуются элютивной силой растворителей, которые располагаются в последовательности, отражающей возрастание их элютивной силы: петролейный эфир (фракция с $t_{кип}$ 30—50° С, фракция с $t_{кип}$ 50—70° С, фракция с $t_{кип}$ 70—100° С), углерод четыреххлористый, циклогексан, сероуглерод, диэтиловый эфир, ацетон безводный, бензол, толуол, эфиры органических кислот, этилендихлорид, хлороформ, пиридин, спирты, вода, органические кислоты.

Проявление хроматограмм

После окончания хроматографической процедуры (обычно 20—40 *мин*) хроматограмму подсушивают на воздухе, затем для удаления растворителя в течение 10 *мин* при 105° С. Высушенную хроматограмму опрыскивают проявителем, следя за тем, чтобы не нарушился слой адсорбента на пластинке. Неизвестные органические вещества можно проявить, обливая хроматограмму на минеральной основе концентрированной H_2SO_4; при этом появляются черные обугленные пятна.

Для количественного или биологического определения хроматографированных веществ соответствующие зоны счищаются со стекла шпателем и элюируются подходящим растворителем для последующих анализов.

ИОНООБМЕННАЯ ХРОМАТОГРАФИЯ

Ионообменная хроматография играет в настоящее время очень важную роль в физиологии и биохимии растений при изучении буквально всех вопросов, связанных с обменом веществ в растениях. При использовании хроматографии на бумаге ионообменная хроматография широко применяется для предварительной очистки экстрактов. Кроме того, ионообменная хроматография является одним из наиболее эффективных средств препаративной биохимии.

Основные определения, используемые при ионообменном анализе

Ионит — твердое, нерастворимое вещество, механически прочное, химически устойчивое, обладающее ионообменными свойствами. Ионообменные свойства обусловлены активными группами, закрепленными в высокомолекулярных соединениях. С электрохимической точки зрения ионит представляет собой поливалентный ион с отрицательным или положительным знаком.

Если полимерное вещество ионита имеет большое число отрицательно заряженных фиксированных поливалентных анионов, заряды которых уравновешены подвижными катионами с положительным зарядом, то такое вещество способно к обмену с внешними катионами и называется **катионитом**. Катионит обладает кислотными свойствами.

Аниониты, напротив, обладают свойствами оснований и представляют собой поливалентные катионы с положительным зарядом, уравновешенным подвижными анионами, которые при соприкосновении с раствором электролитов способны к обмену с внешними анионами.

От степени диссоциации активных групп ионита зависит сила его кислотности или основности.

Иониты делят на четыре группы:

1) сильнокислотные катиониты, содержащие активные сульфогруппы либо фосфорнокислые группы;

2) слабокислотные катиониты, содержащие в основном карбоксильные группы;

3) сильноосновные аниониты, содержащие активные группы четвертичного аммонийного основания или пиридиновые группы;

4) слабоосновные аниониты, содержащие вторичные и третичные аминогруппы.

Иониты обладают высокой обменной способностью (обменной емкостью), хорошими кинетическими свойствами (большой скоростью ионообмена), механической прочностью, химической устойчивостью по отношению к кислотам, щелочам, окислителям и восстановителям, нерастворимостью в воде, органических растворителях и растворах электролитов, а также ограниченной набухаемостью.

Обменная емкость ионитов выражается в миллиграмм-эквивалентах на грамм сухой смолы. Различают статическую и динамическую емкость ионита; первая определяется в статических условиях путем контакта ионита с раствором электролита в колбе или стакане, вторая — при пропускании раствора через колонку с катионитом.

Колонка с ионитом характеризуется высотой и диаметром слоя ионита. Раствор, который пропускают через колонку с целью вытеснить поглощенное ионитом вещество, называют *растворителем*.

Общий объем растворителя — объем жидкости, протекающей через колонку в течение того периода времени, за которое из колонки вымывается полное количество определяемого вещества (V').

Удерживаемый объем (V_0) — объем растворителя, который задерживается между частицами смолы. Элюирующий объем (V) равен разности общего и удерживаемого объема:

$$V = V' - V_0.$$

Коэффициент распределения (C) — часть вещества в жидкой фазе, находящаяся в контакте со смолой. Между приведенными величинами и R_f существуют такие соотношения:

$$\frac{V}{V'} = C, \quad \frac{1}{R_f} = C.$$

Регенерация ионита — это операция, связанная с подготовкой ионита к анализу. Катиониты регенерируют пропусканием через колонку раствора 2-н. NaOH или иной сильной щелочи и последующим промыванием водой до исчезновения щелочной реакции. Аниониты обычно регенерируют пропусканием 1-н. HCl и промыванием после этого водой

до исчезновения иона хлора. Слабокислотные и слабоосновные иониты обычно не следует регенерировать в колонке, поскольку они значительно набухают при переходе от обычной к ионной форме. Некоторые иониты имеют низкую степень поперечных связей в полимерной молекуле. Число таких связей в процентах часто входит в наименование марки ионита, например Дауэкс-50 × 8, где 8 — процент химических связей, являющихся поперечными. Эти иониты также не могут регенерироваться в колонке.

Колонки заполняются путем постепенного добавления небольших порций взвеси смолы с растворителем или водой. Как только добавленная часть смолы осядет слоем в колонке, растворитель или воду выпускают через нижнее отверстие трубки, чтобы уровень жидкости достиг уровня смолы. Затем эту операцию повторяют. Важно не допустить проскакивания пузырьков воздуха в слой ионита.

Характеристика ионитов

Марка ионита	Активные группы	Внешний вид и размер частиц, *мм*	Насыпной вес, *г/мл*
		Сильнокислотные	
КУ-1	$-SO_3H$	Черные зерна, 0,3—2,5	0,70
КУ-6	$-SO_3H$, —COOH	Черные зерна, 0,3—1,5	0,75
КУ-6Ф	$-SO_3H$, —COOH	То же	0,80
МСФ-3	$-SO_3H$, —OH	Черные зерна, 0,3—2,0	0,65
НСФ	$-SO_3H$	Черные зерна, 0,3—1,5	0,45
СДВ	$-SO_3H$	Светло-коричневые зерна, 0,35—1,5	0,60
СДВ-3Т	$-SO_3H$	Светло-коричневые зерна, 0,25—1,0	0,5—0,6
КУ-2	$-SO_3H$	Желтоватые шарики, 0,3—1,5	0,70
КУ-3	$-SO_3H$	0,3—1,5	0,65
КФ-1	$-PO_3H_2$	0,7	2,7
КФ-3	$-PO_3H_2$	0,65	3,0
РФ	$-PO_3H_2$, —OH	0,5	—

Катионообменные смолы обычно применяются в водородной форме, когда заполняющим их связи ионом является H^+, однако используют и другие формы — аммонийную, натриевую и пр. Аниониты также могут использоваться в разных формах: хлоридной, формиатной, карбонатной и т. п. Для получения определенной формы ионита его насыщают соответствующим ионом, пропуская через регенерированный ионит соответствующие растворы кислот или солей.

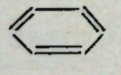
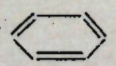
В качестве растворителей часто используют растворы некоторых комплексообразователей, что может облегчить разделение ряда веществ с помощью колоночной хроматографии.

Большое значение имеет скорость пропускания растворителя через колонку, которая обычно равна 0,5—2 *см³/мин*. Эта скорость в значительной степени зависит от высоты колонки и ее диаметра.

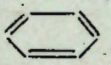
Ниже приводятся основные характеристики ионитов.

отечественных марок

Удельный набухший объем ионита, *мл/г*	Обменная емкость в статических условиях		Тип ионита	Основное сырье
	По 0,1-н. NaOH	По 0,1-н. $CaCl_2$		
катиониты				
2,6	4,5	2,2	Конденсационный	Фенол, формальдегид
2,7	5,5	3,4	То же	Ацетонафтен, формальдегид
3,0	5,6	3,8	» »	Ацетонафтен, фенол, формальдегид
2,8	4,3	1,8	» »	п-Хлорбензол, сульфокислоты
5,0—7,0	3,0	2,4	» »	Нафталин, формальдегид
3,2	4,2	4,0	Полимеризационный	Стирол, дивинилбензол
3,0	4,5	4,2	То же	Стирол, дивинилбензол
2,8	4,8	4,4	» »	То же
2,5—3,0	5,5	5,2	» »	Винилнафталин, дивинилбензол
5,0	—	0,5	» »	Стирол, дивинилбензол
3,5	—	0,5	» »	Винилнафталин, дивинилбензол
—	5,0	—	Конденсационный	Фенол, резорцин, формальдегид

Марка ионита	Активные группы	Внешний вид и размер частиц, *мм*	Насыпной вес, *г/мл*
		Слабокислотные	
КБ-4	—COOH	Белые шарики, 0,3—1,5	0,55
КБ-4П-2	—COOH	Белые шарики, 0,25—1,0	0,70
КБ-2	—COOH	0,3—1,0	0,65
КН	—COOH	Черные зерна, 0,25—1,5	0,60
КМ	—COOH	Белые зерна, 0,25—1,5	0,35
КФУ	—COOH	0,2—0,8	0,60
		Высокоосновные	
АВ-15	$-N^+(CH_3)_3$	Темно-коричневые шарики, 0,3—1,0	0,59
АВ-17	$-N^+(CH_3)_3$	Сферические зерна, 0,35—1,2	0,62
АВ-18	$-N^+$ 	Светло-желтые сферические зерна, 0,3—1,0	0,70
АВ-19	$-N^+(CH_3)_3$	Светло-желтые сферические зерна, 0,3—1,0	0,60
АВ-20	$-N^+$ 	То же	0,50
АВ-27	$-N^+(CH_3)_2-CH_2-CH_2-OH$	Светлые зерна, 0,3—1	0,60
АВ-16Г	=NH, ≡N	0,3—1,8	0,68
АВ-16НС	=NH, ≡N	0,4—1,6	0,62

Удельный объем набухшего ионита, *мл/г*	Обменная емкость в статических условиях		Тип ионита	Основное сырье
катиониты				
2,2	8,5—9,5	—	Полимеризационный	Метакриловая кислота, дивинилбензол
2,6	8,5—10,0	—	То же	То же
2,2	8,0—9,5	—	» »	» »
—	6,0	—	» »	Акрилонитрил, дивинилбензол
—	7,5	—	» »	Метакриловая кислота
3,0	6,7	—	Конденсационный	Фенол, феноксиуксусная кислота, формальдегид
аниониты				
	По 0,1-н. HCl	По 0,1-н. NaCl		
2,9	—	1,6	Полимеризационный	Стирол, дивинилбензол, триметиламин
2,7	4,3	3,5	То же	Стирол, дивинилбензол
3,0	3,0	1,5	» »	Стирол, дивинилбензол, пиридин
3,2	3,0	2,5	» »	Винилнафталин, дивинилбензол, триметиламин
4,5	6,0	1,5	» »	Винилпиридин, дивинилбензол
2,6	4,0	3,7	» »	Стирол, дивинилбензол, диметиламиноксиэтилен
4,0	7,8	1,1	Конденсационный	Пиридин, полиэтилен, полиамин, эпихлоргидрин
3,8	8,0	1,2	То же	То же

Марка ионита	Активные группы	Внешний вид и размер частиц, *мм*	Насыпной вес, *г/мл*
		Низкоосновные	
АН-18	≡N =NH	0,35—1,2	0,6
АН-20	—NH_2 =NH	—	0,6
АН-21	—NH_2 =NH	—	0,6
АН-22	—NH_2 =NH	0,6	0,6
АН-23	N^+ 	—	0,6
АН-25	N^+ 	Коричневые шарики, 0,3—1,5	0,6
АН-31	—	0,3	0,6
АН-1	—NH_2 =NH	Белые зерна, 0,3—2,0	0,7
АН-9	—NH_2 =NH	—	0,45
АН-2Ф	—NH_2 =NH	Коричневые гранулы 0,3—1,5	0,55
ЭДЭ-10П	—NH_2 =NH	0,4	0,6
Н-0	—$N^+(CH_3)_3$ ≡N =NH	Светлые зерна, 0,3—2,5	0,63
Н	≡N =NH	Светло-желтые зерна, 0,3—2,0	0,53

Продолжение

Удельный набухший объем ионита, *мл/г*	Обменная емкость в статических условиях		Тип ионита	Основное сырье
аниониты				
2,2	3,6	—	Полимеризационный	Стирол, дивинилбензол
2,2	3,0	—	То же	То же
2,8	6,0	—	» »	» »
2,8	6,0	—	» »	» »
5,0	6,5	—	» »	Винилпиридин, дивинилбензол
—	6,2	—	» »	2,5-Метилвинилпиридин, дивинилбензол
2,8	9,5	—	Конденсационный	Триметилолмеламин
1,2	4,2	—	То же	—
3,0	4,5	—	» »	Фенол, формальдегид, аммонийные соли
2,7	8,0—9,5	—	» »	Полиэтиленполиамин, фенол
3,5	8,5—10,0	—	» »	Полиэтилен, полиаминэпихлоргидрин
—	4,1	—	» »	Мочевина, меламин, гуанидин
—	4,4	—	» »	То же

Ионообменные смолы зарубежных фирм

Наименование ионита	Тип полимера	Обменная емкость, *мг-экв/г* сухого ионита	Максимальная температура, °С	Страна, выпускающая ионит
Сильнокислотные катиониты				
Аласион *CS*	—	5,2	—	Франция
Амберлит *IR*-112 *H*	Стирол	4,5	—	США
Амберлит *IR*-120 *C. P.*	»	4,0—4,4	100—200	»
Амберлит *IR*-120	»	5,0	120	»
Варион *KS*	—	5,0	—	Венгрия
Вофатит *F*	—	6,1	—	ГДР
Вофатит *KPS*	—	4,7	—	»
Вофатит P	—	4,3	—	»
Дауэкс 50	Стирол	4,9—5,2	150	США
Зеокарб	»	4,5—5,0	—	Англия
Зеролит 215	—	2,6	—	»
Имак *C*10	—	5,2	—	Голландия
Имак *C*16*P*	—	4,5	—	»
Леватит *S*-100	—	5,0	—	ФРГ
Цеолекс *SA*	—	4,7	—	Япония
Слабокислотные катиониты				
Амберлит *IRC*-50	Метакриловая кислота	10,0	120	США
Биррекс 70	Акриловая кислота	10,2	100	»
Вофатит *C*	—	6,2	—	ГДР
Вофатит *CP*	—	10,7	—	»
Зеокарб 226	Метакриловая кислота	9—10	—	Англия
Ионак *C*-270	—	8,2	—	США
Микион *MKM*	—	8,6	—	Венгрия
Микион *CP*	—	8,0	—	»
Пермутит *H*-70	—	8,2	—	США
Релите *CC*	—	8,9	—	Италия
Сильноосновные аниониты				
Амберлит *IRA*-400 *AR*	Стирол	3,3	75	США
Амберлит *IRA*-401 *AR*	»	3,4	75	»
Амберлит *IRA*-402 *C. P.*	»	4,3	75	»
Амберлит *IRA*-410 *C. P.*	»	3,3	75	»
Аласион *AS*	—	2,2	—	Франция
Вофатит *SBW*	—	4,3	—	ГДР

Продолжение

Наименование ионита	Тип полимера	Обменная емкость, *мг-экв/г* сухого ионита	Максимальная температура, °С	Страна, выпускающая ионит
Дауэкс 1	Стирол	3,0—3,5	(OH-форма) 50 (Cl-форма) 150	США
Дауэкс 2	»	3,0—3,2	(OH-форма) 30 (Cl-форма) 150	»
Деацидит *FF*	»	4,0	—	Англия
Дуолит *A*101*D*	—	3,0	—	Франция
Зеролит *FF*	—	4,1	—	Англия
Имак *S*55-50	—	4,4	—	Голландия
Леватит *M*-500	—	4,5	—	ФРГ
Леватит *MN*	—	2,4	—	»
Релите *3A*	—	3,9	—	Италия
Релите *3AS*	—	4,7	—	»
Цеолекс *SBI*	—	2,9	—	Япония
Слабоосновные аниониты				
Амберлит *IR*-45 *AR*	Стирол	5,0	75	США
Амберлит *IR*-4*B*	»	9,8	—	Япония
Амберлит *XRA*-68	»	5,8	—	»
Амберлит *XE*-168	»	5,3	—	»
Аласион *AWB*3	—	10,8	—	Франция
Вофатит *L*-150	—	11,9	—	ГДР
Вофатит *N*	—	3,2	—	»
Дауэкс 3	Стирол	5,5	65	США
Деацидит *G*	»	4,0	—	Англия
Зеролит *G*	—	3,5	—	»
Имак *A*-27	—	9,8	—	Голландия
Леватит *M*	—	3,5	—	ФРГ
Цеолекс *SB*-11	—	5,9	—	Япония

Обработка ионообменников для получения различных форм

Ионообменники	Изменение форм ионообменников	Реагенты	Отношение объемов: реагента и смолы	Отношение объемов: промывной воды и смолы	Скорость пропускания, *мл/мин*	Проба на окончание промывки
Сильнокислотные сульфокислотные катиониты	Na^+-форма→H^+-форма (регенерация)	2-н. HCl	5	6	2	pH больше 5
	H^+-форма→Na^+-форма	1-н. NaCl, NaOH	5	6	2	Cl^- отсутствует
	Ca^{++}-форма→Na^+-форма	2-н. NaCl	5	6	2	То же
Слабокислотные фосфокислотные катиониты	Na^+-форма→H^+-форма	1-н. HCl	3	8	1	pH больше 5
	H^+-форма→Na^+-форма	1-н. NaOH	3	8	2	pH меньше 9
Слабокислотные карбоновые катиониты	Ca^{++}-форма→H^+-форма (регенерация)	0,5-н. HCl	4	15	1	pH больше 5
	Ca^{++}-форма→Na^+-форма	1-н. NaCl	10	15	1	Cl^- отсутствует
Слабоосновные третичные аминоаниониты	Cl^--форма→форма свободного амина	2-н. NaOH	8	15	1	pH меньше 8
		1-н. Na_2CO_3, $(NH_4)_2CO_3$	8	10	1	pH меньше 8
	Форма свободного амина→Cl^--форма	1-н. HCl	3	4	1	pH больше 6
Сильноосновные четвертичные аминоаниониты (тип I)	OH^--форма→формиатная форма	2-н. Муравьиная кислота	5	6	2	pH больше 6
	Cl^--форма→OH^--форма	2-н. NaOH	8	8	2	pH меньше 9

Ионообменники на основе целлюлозы

Название	Характеристика	Обменные группы	Емкость, *м-экв/г*	Требуемое значение pH	Применение
AE-Целлюлоза	Слабоосновная	Аминоэтил (целлюлоза, обработанная этаноламином)	0,3—0,5	1—7	Хроматография белков
CM-Целлюлоза	Слабокислая	Карбоксиметил (целлюлоза, обработанная гликолевой кислотой)	0,6—0,8	6—10	Хроматография нейтральных и основных белков
DEAE-Целлюлоза	Слабоосновная	Третичный диэтиламиноэтил (целлюлоза, обработанная диэтиламиноэтанолом)	0,6—0,9	1—9	Хроматография нейтральных и кислых протеинов моно- и олигонуклеотидов
ECTEOLA-Целлюлоза	Слабоосновная	Эпихлоргидринтриэтаноламин (продукт конденсации с целлюлозой)	0,3—0,5	1—5	Хроматография нуклеиновых кислот
GE-Целлюлоза	Сильноосновная	Гуанидоэтил (продукт этерификации целлюлозы гидроксиэтилгуанидином)	0,3—0,5	1—12	Ионообменник в ряду pH от 8 до 12
P-Целлюлоза	Среднекислая	Целлюлоза, этерифицированная ортофосфорной кислотой	0,7—1,0	3—9	Разделение поливалентных катионов
PAB-Целлюлоза	Очень слабоосновная	Первичные ароматические амины (целлюлоза, обработанная *p*-аминобензиловым спиртом)	0,3—0,4	1—5	Ковалентное связывание молекул, способных к реакции сочетаний
PEI-Целлюлоза	Среднеосновная	Вторичный полиамин (целлюлоза, обработанная полиэтиленимином)	0,6—1,0	4—9	Хроматография олигонуклеотидов
SE-Целлюлоза	Сильнокислая	Целлюлоза, обработанная гидроксиэтансульфоновой кислотой	0,2—0,4	1—9	Катионообменник в ряду pH от 1 до 6
TEAE-Целлюлоза	Слабоосновная	Триэтиламиноэтилцеллюлоза	0,6—0,9	1—9	Используется, как и DEAE-целлюлоза

В биохимических исследованиях широкое применение находят сефадексы — адсорбенты, состоящие из видоизмененных декстранов. В сефадексе макромолекулы декстрана образуют между собой сшивки, при этом возникает трехмерная сеть полисахаридных цепей.

Благодаря большой концентрации гидроксильных групп сефадексы типа G отличаются сильной гидрофильностью и их мелкие зерна сильно набухают в воде.

Сефадексы типа LH являются алкилированными продуктами и отличаются липофильными и гидрофильными свойствами. Поэтому зерна LH-сефадексов набухают во многих органических растворителях и в воде.

Насыщение сефадекса LH-20 в различных растворителях

Растворитель	Насыщение, *мл* растворителя на 1 *г* сухого сефадекса	Объем геля, *мл* на 1 *г* сухого сефадекса
Диметилформамид	2,2	4,0—4,5
Вода	2,1	4,0—4,5
Метиловий спирт	1,9	4,0—4,5
Этиловый спирт	1,8	3,5—4,5
Хлороформ, стабилизированный 1%-ным этиловым спиртом	1,8	3,5—4,5
Хлороформ	1,6	3,0—3,5
н-Бутанол	1,6	3,0—3,5
Диоксан	1,4	3,0—3,5
Тетрагидрофуран	1,4	—
Ацетон	0,8	—
Этилацетат	0,4	—
Толуол	0,2	—

Наиболее важное применение сефадексов состоит в разделении веществ по молекулярным весам. Этот процесс получил название гель-фильтрации. Сущность его заключается в том, что при пропускании водных растворов через колонку, наполненную зернами сефадекса, молекулы, по размерам бо́льшие, чем промежутки между сшивками макромолекулы декстрана, быстро проходят через слой сефадекса в жидкой фазе, не поглощаясь. Меньшие молекулы проникают в поры зерен сефадекса, причем чем меньше молекулы, тем больше они задерживаются. Поэтому элюция поглощенных сефадексом веществ происходит в порядке уменьшающихся молекулярных весов. Вначале выходят крупномолекулярные соединения, затем — средние и в конце — минеральные соли и ионы.

Цифра при буквенном обозначении сефадекса примерно соответствует размеру «отверстия» молекулярного сита, через которое проходят молекулы (в десятках тысяч единиц молекулярного веса). Например, G-10 не разделяет вещества с молекулярным весом свыше 10 тыс., а G-50 — свыше 50 тыс. дальтонов и т. д.

Свойства сефадексов

Тип сефадекса	Диаметр частицы, *мк*	Водонасыщенность, *г* воды на 1 *г* сухого сефадекса	Объем слоя, *мл/г* сухого сефадекса	Значения фракционирования: Пептиды и глобулярные белки	Значения фракционирования: Декстраны
Для гель-фильтрации в воде					
Сефадекс G-10	40—120	1,0±0,1	2—3	700	700
Сефадекс G-15	40—120	1,5±0,2	2,5—3,5	1500	1500
Сефадекс G-25	100—300	2,5±0,2	4—6	1000—5000	100—5000
» средний G-50	50—150	2,5±0,2	4—6	1000—5000	100—5000
» тонкий	20—80	2,5±0,2	4—6	1000—5000	100—5000
» сверхтонкий	10—40	2,5±0,2	4—6	1000—5000	100—5000
Сефадекс G-50	100—300	5,0±0,3	9—11	1500—30 000	500—10 000
» средний	50—150	5,0±0,3	9—11	1500—30 000	500—10 000
» тонкий	20—80	5,0±0,3	9—11	1500—30 000	500—10 000
» сверхтонкий	10—40	5,0±0,3	9—11	1500—30 000	500—10 000
Сефадекс G-75	40—120	7,5±0,5	12—15	3000—70 000	1000—50 000
» сверхтонкий	10—40	7,5±0,5	12—15	3000—70 000	1000—50 000
Сефадекс G-100	40—120	10,0±1,0	15—20	4000—150 000	1000—100 000
» сверхтонкий	10—40	10,0±1,0	15—20	4000—150 000	1000—100 000
Сефадекс G-150	40—120	15,0±1,5	20—30	5000—400 000	1000—150 000
» сверхтонкий	10—40	15,0±1,5	20—30	5000—400 000	1000—150 000
Сефадекс G-200	40—120	20,0±2,0	30—40	5000—800 000	1000—200 000
» сверхтонкий	10—40	20,0±2,0	30—40	5000—800 000	1000—200 000
Для гель-фильтрации в органических растворителях					
Сефадекс LH-20	25—100	—	30—40	~4000	~4000

Сефадекс отличается большой устойчивостью в воде, растворах солей, органических растворителях, щелочных и слабокислых растворах; в сильных кислотах могут гидролизоваться глюкозидные связи. Сефадексы можно подвергать стерилизации путем автоклавирования в течение 40 *мин* при 110° С. Нагрев свыше 120° С приводит к разрушению сефадекса.

Применение сефадексов

Сефадексы используются для анализа многокомпонентных смесей путем хроматографии на колонках. При постепенной фильтрации под колонкой собирают фракции по объему или по времени фильтрации.

Определение молекулярного веса соединений основано на том, что элюирующий объем растворителя для глобулярных белков и некоторых других веществ весьма близок к прямой зависимости от молекулярного веса. Этот метод является единственным, позволяющим определить молекулярный вес белков без предварительной очистки сырых экстрактов.

С помощью гель-фильтрации через сефадекс можно обессоливать растворы макромолекул, например, отделять NaCl от альбуминов, очищать органические вещества от солей морской воды или питательных растворов и т. д. Гель-фильтрация используется для концентрирования определенных веществ.

Экспериментальная техника

Для того чтобы наполнить колонки сефадексом, гель следует выдержать некоторое время в избытке растворителя. Очень важно обеспечить стерильность сефадексов, так как бактериальные загрязнения сильно нарушают хроматографические свойства сефадексов.

Время набухания сефадексов

Тип сефадекса	Минимальное время набухания, *час*	
	при комнатной температуре.	на водяной бане
G-10, G-15, G-25, G-50	3	1
G-75	24	3
G-100, G-150, G-200	72	5
LH-20	3	—

Для стерилизации применяют такие растворы: 0,02%-ный азид натрия; 0,02%-ный хлоргексидин (гибитин); 0,1%-ный хлоретон 1-1-1-трихлор-третичный бутанол; хлороформ (не применяют для G-100, G-150 и G-200).

Как уже отмечалось, можно использовать автоклавирование.

Размеры колонок для сефадексов определяются характером их использования. О количестве сефадекса для колонок различных размеров можно судить по данным таблицы.

Характеристики колонок для сефадексов

Диаметр колонки, *см*	Длина колонки, *см*	Объем слоя, *мл*	Количество сефадекса							
			G-10	G-15	G-25	G-50	G-75	G-100	G-150	G-200
0,9	15	9,5	4,5	4,0	2,5	1	0,8	0,6	0,5	0,3
0,9	30	19	9	8	5	2	1,5	1,2	1,0	0,6
1,5	30	48	25	15	10	5	4	3	2	2
1,5	90	154	80	55	35	20	15	10	8	5
2,5	45	205	105	70	40	25	20	15	10	7
5,0	100	1300—1800	900	600	360	180	120	90	75	60

Набивка колонок должна осуществляться так, чтобы на всем их протяжении плотность геля была одинаковой и в нем не содержалось пузырьков воздуха. Кроме гель-фильтрации, сефадекс используется в распределительной и адсорбционной колоночной хроматографии и в зонном электрофорезе. Для тонкослойной хроматографии применяются все типы сефадекса, за исключением G-10 и G-15.

Для более эффективного разделения белков, гормонов, ферментов на основе сефадексов созданы ионообменники, обладающие большой емкостью поглощения и слабой неспецифической адсорбцией.

Разделение белков производится с их помощью в настолько мягких условиях, что при этом не происходит ни денатурации белков, ни необратимого поглощения белковых молекул.

Типы сефадексов-ионообменников представлены в таблицах.

Сефадексы-анионообменники

Трис-HCl-буфер pH 8,3, ионная сила — 0,05

Тип сефадекса	Описание	Ионная форма	Размер частиц, *мк*	Емкость поглощения, *м-экв/г*	Объем слоя, *мл/г*
DEAE-сефадекс А-25	Слабоосновной анионит; функциональная группа—диэтиламиноэтил	Cl^-	40—120	3,5±0,5	5—9
DEAE-сефадекс А-50	То же	Cl^-	40—120	3,5±0,5	25—33
QAE-сефадекс А-25	Сильноосновной анионит; функциональная группа—диэтил-(2-гидроксипропил)-аминоэтил	Cl^-	40—120	3,0±0,4	5—8
QAE-сефадекс А-50	То же	Cl^-	40—120	3,0±0,4	30—40

Сефадексы-катионообменники
Na-фосфатный буфер, ионная сила — 0,06

Тип сефадекса	Описание	Ионная форма	Размер частиц, *мк*	Емкость поглощения, *м-экв/г*	Объем слоя, *мл/г*
СМ-сефадекс С-25	Слабокислый катионит; функциональная группа—карбоксиметил	Na^+	40—120	4,5±0,5	6—10
СМ-сефадекс С-50	То же	Na^+	40—120	4,5±0,5	32—40
SE-сефадекс С-25	Сильнокислый катионит; функциональная группа — сульфоэтил	Na^+	40—120	2,3—0,3	5—9
SE-сефадекс С-50	То же	Na^+	40—120	2,3±0,3	30—38

Для гель-фильтрации белков, полисахаридов, нуклеиновых кислот, а также вирусов с молекулярным весом свыше 300 000 применяется сефароза, дополняющая ряд сефадексов и представляющая собой сферические частицы агаризованного геля. Сефароза используется в виде геля, набухшего в дистиллированной воде, содержащей в качестве бактерицидного агента 0,02% азида натрия.

Характеристики сефароз

Тип сефарозы	Примерное содержание агарозы, %	Размер частиц в набухшем состоянии, *мк*	Пределы фракционирования	
			Полисахариды	Белки
Сефароза 6В	6	40—210	1×10^6	4×10^6
Сефароза 4В	4	40—190	5×10^6	20×10^6
Сефароза 2В	2	60—250	20×10^6	40×10^6

Для центрифугирования в градиенте плотности и для диализа чувствительных материалов применяют фиколл — неионный высокомолекулярный спирт.

Фиксирование растительного материала

Существует ряд способов фиксирования растительного материала.

1. Высушивание в сушильном шкафу при температуре 100—105° С для определения сухого вещества, зольных элементов, белка, углеводов.

2. Кратковременное нагревание до температуры 100—110° С (применяется для коагуляции белков с целью инактирования ферментов) и высушивание при 60—80° С для определения сухого вещества, углеводов, белкового и небелкового азота, фосфорных соединений.

3. Фиксирование струей горячего пара с последующим высушиванием при невысокой температуре.

4. Фиксирование горячим утюгом образцов листьев, корней и т. д. между листами фильтровальной бумаги.

5. Фиксирование образцов по типу высушивания гербария для изготовления радиоавтографов.

6. Фиксирование листьев путем быстрого прессования между листами фильтровальной бумаги для радиоавтографии, микрохимической локализации ряда веществ.

7. Фиксирование кипящим спиртом. При этом вещества определяются в спиртовой вытяжке или в остатке (в зависимости от их растворимости в спирте).

8. Фиксирование 70%-ным этиловым спиртом для определения аминокислот, нуклеиновых кислот (в сухом остатке).

9. Замораживание в смеси этанола с сухим льдом (можно использовать вместо этанола метанол или ацетон); высушивание под вакуумом при отрицательных температурах — лиофилизация. Сохраняется активность многих ферментов, не разрушаются летучие и нестойкие вещества и др.

10. Замораживание в жидком воздухе (азоте) с последующей лиофилизацией. Это наиболее предпочтительный способ фиксации.

Методы разрушения органического вещества

Для определения элементарного состава растительной ткани часто приходится озолять растительный образец. Различают сухое и мокрое разрешение вещества.

Мокрое озоление проводится разными способами в зависимости от определяемых элементов. Наиболее часто применяется следующий способ: навеску в 5 *г* помещают в колбу Кьельдаля и заливают 10 *см*^{3} азотной кислоты (1 : 2). Медленно нагревают до сильной реакции, затем охлаждают, очень осторожно прибавляют 10 *см*^{3} серной кислоты (1,84) и нагревают. Можно добавлять и последовательно: сначала 5 *см*^{3} азотной кислоты (1,42), затем 8 *см*^{3} концентрированной серной кислоты либо одновременно смесь 8 *см*^{3} серной кислоты (1,84) и 10 *см*^{3} азотной кислоты (1,42).

После того как бурная реакция окончится, следует добавлять медленно, небольшими порциями разные окислители. Из них наиболее часто используют азотную кислоту, перхлоратную кислоту и перекись водорода. После прибавления азотной кислоты к озоляемому образцу смесь сильно нагревают. Критерий полного окисления — раствор дымит (когда он горячий) и становится бесцветным (после охлаждения). Если в образце содержится много железа, окраска раствора становится бледно-желтой. После охлаждения разводят водой и кипятят до появления дыма. Затем добавляют 5 *см*^{3} воды и кипятят до появления паров серной кислоты. Если при этом способе органическое вещество не разрушается, к нему добавляют небольшими порциями (0,5 *см*^{3}) перхлоратную кислоту. Вместо перхлоратной кислоты используют небольшие порции перекиси водорода с несколькими каплями азотной кислоты.

Когда применение серной кислоты невозможно, например, при определении кальция, магния и пр., целесообразно использовать озоление в азотной кислоте с нитратом аммония. Проделывают это с очень большой осторожностью при небольших навесках органического вещества. Например, к 1 *г* добавляют 10 *мл* азотной кислоты (1,42) и 10 *мл* водного раствора в составе: 50 *г* NH_4NO_3 и 25 *г* HNO_3 (1,42) в 100 *мл*, осторожно нагревают до удаления избытка воды и продолжают нагревать так, чтобы разрушение органического вещества происходило при точке плавления азотнокислого аммония. Процесс продолжают, периодически прибавляя реагент, пока не получится прозрачный расплав, который затем растворяют в HCl.

Сухое озоление производят как без добавок вспомогательных веществ, так и с добавлением их. Для озоления образец в фарфоровом или платиновом тигле нагревают на слабом пламени, переносят в муфельную печь и продолжают нагревать до температуры, не превышающей 420° С. Если предполагается, что весь углерод улетучился, золу охлаждают и смачивают небольшим количеством соляной и азотной кислот, затем медленно высушивают на водяной бане и повторяют прокаливание.

Температура и цвет каления

Цвет каления	Температура, °С	Цвет каления	Температура, °С
Начало темно-красного	525	Светло-вишневый	1000
Темно-красный	700	Темно-оранжевый	1100
Начало вишневого	800	Светло-оранжевый	1200
Вишневый	900	Белый	1300

Вещества, которые содержат небольшое количество золы, озоляют путем добавления к навеске некоторого количества окиси магния. Если материал содержит много сахаров, озоление производят добавлением к прокаленной золе реагента — нитрата магния (50 *г* соли и 100 *мл* раствора, доведенного до pH 9,5 с помощью аммиака). При этом следует иметь в виду, что в золе появится нерастворимый фосфат магния.

Озоление можно проводить и путем смешивания образца с углекислым натрием либо добавлением после первого озоления серной кислоты, выпариванием ее и вновь озолением до полного сжигания.

МАЦЕРАЦИЯ

Для проведения расчетов содержания веществ, активности ферментов или интенсивности физиолого-биохимических процессов, приходящихся на одну клетку, необходимо подсчитать число клеток в единице веса или объеме исследуемой ткани. Для этого ткань мацерируют, т. е. производят растворение межклеточного вещества (пектина), так что в суспензии остаются отдельные клетки. Зная вес ткани, объем всей суспензии и объем капли, взятой для подсчета клеток под микроскопом, можно рассчитать требуемую величину. Ткань для мацерации выдерживают 24—48 *час* в 1%-ном растворе хромового ангидрида.

Смесь для мацерации тканей растений с целью получения отдельных живых клеток:

Глицерин 0,2%	ЭДТА (pH—6,4) 0,02-м.
Пектиназа 0,2%	*Трис*-буфер (pH—6,4) 0,02-м.
Пептон 0,2%	(можно заменить фосфатным буфером)
Сахароза 0,1-м.	K_3-цитрат 0,01-*м*.
	Сукцинат 0,01-м.

На 1—1,5 *г* ткани используют 20 *мл* смеси; после мацерации клетки промывают смесью 0,35-м. сахарозы с $2 \cdot 10^{-4}$-м. $CaCl_2$ и суспендируют в 0,35-м. сахарозе.

Приготовление буферных смесей

Назначение буфера — поддержание концентрации водородных ионов (pH) в заданном интервале. Буферное действие осуществляется за счет замедления сдвига pH в ту или иную сторону благодаря диссоциации и ассоциации кислотных остатков и полионных молекул.

Буферные смеси изготовляют из безуглекислотной дистиллированной воды и смесей различных солей и кислот. Растворы со щелочным pH сохраняют в склянках, закрытых для доступа воздуха во избежание поглощения CO_2. Существует много разновидностей буферных смесей, используемых в физиологии и биохимии растений. Название буферных смесей связано с наименованием солей, входящих в их состав.

Составы буферных растворов приведены в комплексной таблице, которая состоит из трех таблиц-указателей (I, II, III) и таблиц, характеризующих отдельные буферные смеси.

Таблица I содержит перечень разных типов буферных смесей для общих и специальных назначений с указанием интервалов значений pH, которые может обеспечить данная смесь. По этой таблице выбирают подходящий буфер.

В таблице II приведены концентрации растворов, из которых составляется буферная смесь. Разыскивают буфер по номеру, указанному в таблице I.

В таблице III даны соотношения компонентов в буферных смесях согласно конкретным значениям pH.

ТАБЛИЦЫ БУФЕРНЫХ РАСТВОРОВ

I. Типы буферных смесей

Интервал pH	Компоненты буфера	№ таблицы	Примечание (синоним)
	Общие буферные системы		
1,2—3,1	KCl/HCl	1	—
1,1—3,3	Глицин/HCl	2	—
1,1—4,9	Натрий лимоннокислый/HCl	3	—
2,2—3,35	KH-фталат/HCl	4	—
2,6—4,8	Муравьиная кислота /натрий муравьинокислый	5	—

Продолжение

Интервал pH	Компоненты буфера	№ таблицы	Примечание (синоним)
3,0—6,6	Лимонная кислота/натрий лимоннокислый	6	—
3,0—7,8	Na_2HPO_4/лимонная кислота	7	Буфер Мак-Ильвейна
3,6—5,6	Уксусная кислота/NaOH	8	Ацетатный буфер
3,8—6,0	Янтарная кислота/NaOH	9	—
4,2—6,1	КН-фталат/NaOH	10	—
4,9—8,0	KH_2PO_4/Na_2HPO_4	11	Буфер Серенсена
5,0—6,6	Натрий лимоннокислый/NaOH	12	—
5,2—6,8	NaH-малеат/NaOH	13	—
5,0—7,4	Натрий какодиловокислый/HCl	14	—
5,2—8,6	*Трис*-малеат/NaOH	15	—
5,8—8,0	KH_2PO_4/NaOH	16	—
6,2—7,8	Имидазол/HCl	17	—
6,4—8,35	2,4,6-Коллидин/HCl	18	—
6,8—8,6	Триэтаноламин · HCl/NaOH	19	—
7,0—8,6	Триэтаноламин/HCl	20	—
7,0—8,8	Na-пирофосфорнокислый/HCl	21	—
7,0—8,4	Na-веронал/HCl	22	—
7,2—9,0	*Трис*(гидроксиметил)-аминометан/HCl	23	*Трис*-буфер
7,65—9,0	Борная кислота/бура	24	—
7,75—9,15	Натрий борнокислый/HCl	25	—
7,5—10,5	Веронал/Na_2CO_3/HCl	26	—
8,0—10,0	Диэтаноламин/HCl	27	—
8,25—10,35	Борная кислота/KCl/Na_2CO_3	28	Буфер Аткинса — Пантена
8,6—10,6	2-Амино-2-метил-1,3-пропандиол/HCl	29	Аммедиол «бис»
8,55—12,90	Глицин/NaOH	30	—
9,25—10,75	Натрий борнокислый/NaOH	31	—
9,2—10,8	$Na_2CO_3/NaHCO_3$	32	—
	Универсальные буферные системы		
4,0—11,6	H_3PO_4 /уксусная кислота/ борная кислота	33	Буфер Бриттона — Робинсона (I)
2,4—12,0	Лимонная кислота/борная кислота/ KH_2PO_4/веронал/ HCl	34	Буфер Бриттона — Робинсона (II)
2,6—12,0	Лимонная кислота /борная кислота /KH_2PO_4/ диэтилбарбитуровая кислота/ NaOH	35	Буфер Джонсона Линдсея

Продолжение

Интервал pH	Компоненты буфера	№ таблицы	Примечание (синоним)
2,0—12,0	Лимонная кислота/ KH_2PO_4/ бура /*трис*/ KCl /HCl/ NaOH	36	Универсальный буфер Девиса
2,0—12,0	NaOH /H_3PO_4/ лимонная кислота /H_3PO_3/ HCl	37	Буфер Теорелла — Штенхагена
	Буферные системы с постоянной ионной силой		
1,2—2,2	KCl/HCl	1	Ионная сила — 0,2
3,1—4,1	Аммоний муравьинокислый	39	То же — 0,2
4,5—6,8	Аммоний уксуснокислый	39	» » — 0,2
2,6—4,8	Муравьиная кислота/натрий муравьинокислый	5	» » — 0,1
5,0—6,6	Натрий лимоннокислый/NaOH	12	» » — 0,3
6,8—8,6	Триэтаноламин · HCl/NaOH	19	» » — 0,05
7,0—8,8	Триэтаноламин/HCl	20	» » — 0,05
8,0—10,0	Диэтаноламин/HCl	27	» » — 0,05
9,25—10,75	Натрий борнокислый/ NaOH	31	» » — 0,1
—	Уксусная кислота/фосфат	—	» » — 0,6
—	Глицин/фосфат	—	» » — 0,6
	Специальные буферные системы		
1,4—4,5	Винная кислота/соль винной кислоты	—	—
2,3—3,5	Молочная кислота/соль молочной кислоты	—	—
2,5—5,7	Аконитовая кислота/NaOH	—	—
3,3—6,3	Пропионовая кислота/пропионат	—	—
3,2—7,6	ββ′-Диметилглутаровая кислота/NaOH	—	—
5,5—7,1	4 (или 5)-Оксиметилимидазол/HCl	—	—
5,8—7,6	Натрий мышьяковистокислый/HCl	—	—
6,0—8,0	$NaHCO_3$/5% CO_2	—	—
7,1—8,1	4 (или 5)-Диметилимидазол/HCl	—	—
7,0—8,2	N-Этилморфолин/HCl	—	—
8,1—9,3	2,4 (или 3,5)-Диметилимидазол/HCl	—	—
8,0—10,2	К-*п*-Фенолсульфонат/NaOH	—	—

Продолжение

Интервал pH	Компоненты буфера	№ таблицы	Примечание (синоним)
8,2—11,2	NH_4Cl/NH_4OH	—	—
9,3—10,0	Бура/NaOH	—	—
	Нетоксичные и изотонические буферные системы		
5,8—8,0	Na_2HPO_4/NaH_2PO_4	38	Изотонический при 0,15-м.
7,0—8,4	Na-веронал/HCl	22	—
7,0—9,4	Глицилглицин/HCl	—	—
5,0—7,6	Na-пирофосфат/натрий лимоннокислый	—	Изотонический при 0,163-м. Na-пирофосфата в 0,163-н. HCl
7,8	Глицин/NaCl/NaOH	—	Изотонический при 0,109-м. в воде
8,8	Глицин/NaCl/$NaHCO_3$/NaOH	—	—
	Буферные системы для лиофильного высушивания		
3,1—4,1	Аммоний муравьинокислый	39а	—
4,5—6,8	Аммоний уксуснокислый	39б	—
5,3—9,6	Этилендиаминотетрааце-тат/Трилон Б/	—	При лиофилизации сохраняет постоянное значение pH
3—6	Триэтиламмоний муравьинокислый	—	Предохраняет от окисления
7—12	Триэтиламмоний уксуснокислый	—	То же
	Триэтиламмоний бикарбонат		» »
	Триэтиламмоний карбонат		» »
—	Аммоний двууглекислый CO_2	—	—
—	Аммоний углекислый	—	—
—	Коллидин уксуснокислый	—	—
—	Пиридилацетат	—	—
	Буферные системы для электрофореза		
2,0—3,5	NaCl/Глицин/HCl	—	—
4,0—5,5	Уксусная кислота/натрий уксуснокислый	—	—
6,0—7,5	Несколько буферов (*см.* стр. 129)	40	—
8,0—9,0	Веронал/HCl	—	—
9,5—12,0	Глицин/NaOH	—	—

II. Составы компонентов буферных систем

1. KCl/HCl
   а) 0,1-н KCl (7,456 *г/л*);
   б) 0,1-н HCl.
2. Глицин/HCl
   а) 0,1-м Гликокол (7,505 *г/л*) + 0,1-м. NaCl (5,85 *г/л*);
   б) 0,1-н. HCl.
3. Натрий лимоннокислый/HCl
   а) 0,1-м. Натрий лимоннокислый (21,008 *г* кристаллической лимонной кислоты + 200 *мл* 1,0-н. NaOH в 1 *л*);
   б) 0,1-н HCl
4. KH-фталат/HCl
   а) 0,2-м KH-фталат (40,836 *г/л*);
   б) 0,2-н HCl.
5. Муравьиная кислота/натрий муравьинокислый
   а) 1,0-н. Муравьиная кислота (46,03 *г/л*);
   б) 1,0-н. NaOH.
6. Лимонная кислота/натрий лимоннокислый
   а) 0,1 м Лимонная кислота (моногидрат 21,008 *г/л*);
   б) 0,1 м Натрий лимоннокислый (см. 3, а).
7. Na_2HPO_4/лимонная кислота
   а) 0,1-м Лимонная кислота (*см.* 6, а);
   б) 0,2 м Na_2HPO_4 (35,63 *г* $Na_2HPO_4 \cdot 2H_2O$ в 1 *л*).
8. Уксусная кислота/NaOH
   а) 1,0-н Уксусная кислота;
   б) 1,0-н NaOH.
9. Янтарная кислота/NaOH
   а) 0,2-м Янтарная кислота (23,62 *г/л*);
   б) 0,2-н. NaOH.
10. KH-фталат/NaOH
    а) 0,2-м KH-фталат (*см.* 4, а);
    б) 0,2-н. NaOH (без CO_2);
    в) H_2O (без CO_2).
11. KH_2PO_4/Na_2HPO_4
    а) $\frac{1}{15}$-м. KH_2PO_4 (9,078 *г/л*);
    б) $\frac{1}{15}$-м. $NaHPO_4$ (11,876 *г* $NaHPO_4 \cdot 2H_2O$ в 1 *л*).
12. Натрий лимоннокислый/NaOH
    а) 0,1-м. Лимонная кислота (*см.* 3, *а*);
    б) 0,1-н. NaOH (без CO_2).
13. NaH-малеат/NaOH
    а) 0,2-м. NaH-малеат (23,2 *г* малеиновой кислоты или 19,6 *г* малеинового ангидрида + 8,0 *г* NaOH в 1 *л*);
    б) 0,2-н. NaOH.
14. Натрий какодиловокислый/HCl
    а) 0,1-м. $Na(CH_3)_2 \cdot AsO_2 \cdot 3H_2O$ (21,40 *г/л*);
    б) 0,1-н. HCl.
15. *Трис*-малеат/NaOH
    а) 0,2-м. *Трис*-малеат (24,2 *г трис* + + 23,2 *г* малеиновой кислоты или 19,6 *г* ангидрида малеиновой кислоты на 1 *л*);
    б) 0,2-н. NaOH.
16. KH_2PO_4/NaOH
    а) 0,2-м. KH_2PO_4 (27,22 *г/л*);
    б) 0,2-н. NaOH.

17. Имидазол/HCl
а) 0,2-м. Имидазол (13,62 *г/л*);
б) 0,1-н. HCl.

18. 2,4,6-Коллидин/HCl
а) 0,2-м. 2,4,6-Коллидин (26,4 *г/л*).

19. Триэтаноламин · HCl/NaOH
а) 0,1-м. Триэтаноламин · HCl (18,57 *г/л*);
б) 0,1-н. NaOH.

20. Триэтаноламин/HCl
а) 0,01-м. Триэтаноламин (1,49 *г/л*);
б) 0,2-н. HCl.

21. Na-пирофосфат/HCl
а) 0,1-м. $Na_4P_2O_7 \cdot 10H_2O$ (44,61 *г/л*);
б) 0,1-н. HCl.

22. Na-веронал/HCl
а) 0,1-м. Na-веронал (20,60 *г/л*);
б) 0,1-н. HCl.

23. *Трис*/HCl
а) 0,2-м. *Трис* (24,2 *г/л*);
б) 0,1-н. HCl.

24. Борная кислота/бура
а) 0,2-м. H_3BO_3 (12,404 *г/л*) + 0,05-м. NaCl (2,925 *г/л*);
б) 0,05-м. $Na_2B_4O_7 \cdot 10H_2O$ (19,108 *г/л*).

25. Натрий борнокислый/HCl
а) 0,2-м. Натрий борнокислый (12,404 *г* H_3BO_3 + 100 *мл* 1,0-н. NaOH в 1 *л*);
б) 0,1-н. HCl.

26. Веронал/Na_2CO_3/HCl
а) 0,1-м. Na-веронал (20,60 *г/л*);
б) 0,1-м. Na_2CO_3 (10,6 *г* Na_2CO_3 или 28,62 *г* $Na_2CO_3 \cdot 10H_2O$ в 1 *л*);
в) 0,1-н. HCl.

27. Диэтаноламин/HCl
а) 0,2-м. Диэтаноламин (21,02 *г/л*);
б) 0,1-н. HCl.

28. Борная кислота/KCl/Na_2CO_3
а) 0,2-м. H_3BO_3 (12,404 *г/л*) + 0,2-м. KCl (14,912 *г* в 1 *л*);
б) 0,2-м. Na_2CO_3 (21,2 *г* Na_2CO_3 или 57,24 *г* $Na_2CO_3 \cdot 10H_2O$ в 1 *л*).

29. Аммедиол бис/HCl
а) 0,2-м. 2-Амино-2-метил-1,3-пропандиол (21,03 *г/л*);
б) 0,2-н. HCl.

30. Глицин/NaOH
а) 0,1-м. Глицин (*см.* 2, а);
б) 0,1-н. NaOH (без CO_2).

31. Натрий борнокислый/NaOH
а) 0,2-м. Натрий борнокислый (*см.* 25, а);
б) 0,1-н. NaOH.

32. Na_2CO_3/$NaHCO_3$
а) 0,2-м. Na_2CO_3 (*см.* 28, б);
б) 0,2-м. $NaHCO_3$ (16,8 *г/л*).

33. Буфер Бриттона — Робинсона (I)
а) Основной раствор: по 0,04-м. H_3PO_4, уксусной и борной кислот в 1 *л*;
б) 0,2-н. NaOH.

34. Буфер Бриттона — Робинсона (II)
а) Основной раствор: по 0,0286-м. лимонной кислоты (6,01 *г*), KH_2PO_4 (3,892 *г*), H_3BO_3 (1,769 *г*), веронала (5,268 *г*) и HCl (28,6 *мл* 0,1-н.) в 1 *л*;
б) 0,2-н. NaOH.

35. Буфер Джонсона — Линдсея
а) Основной раствор: 0,008 *г* моногидрата лимонной кислоты + 1,769 *г* H_3BO_3 + 3,893 *г* KH_2PO_4 + 5,266 *г* диэтилбарбитуровой кислоты в 1 *л*;
б) 0,2-н. NaOH (без CO_2).

36. Буфер Девиса
а) Основной раствор: 21,01 *г* моногидрата лимонной кислоты + 13,61 *г* KH_2PO_4 + 19,07 *г* $Na_2B_4O_7 \cdot 10H_2O$ + 12,11 *г трис* + 7,46 *г* KCl в 1 *л*;
б) Раствор *x*: 0,4-н. HCl;
в) Раствор *y*: 0,4-н. NaOH.

37. Буфер Теорелла — Штенхагена
А. 1,0-н. NaOH (без CO_2);
Б. Фосфорная кислота (35 *мл* 85%-ной H_3PO_4 в 1 *л*);
В. Лимонная кислота моногидрат (70 *г* в 1 *л*);
Г. H_3BO_3 кристаллическая.
а) Основной раствор: 100 *мл* 1,0-н. NaOH, эквивалентные количества растворов Б и В, 3,54 *г* H_3BO_3 и 343,0 *мл* 1,0-н. NaOH довести до 1 *л* водой без CO_2;
б) 0,1-н. HCl.

38. Na_2HPO_4/NaH_2PO_4
а) 0,5-м. $Na_2HPO_4 \cdot 12H_2O$ (179,1 *г/л*);
б) 0,5-м. $NaH_2PO_4 \cdot H_2O$ (69,0 *г/л*).

39. Аммоний муравьинокислый
а) 2-м. HCOOH (92,06 *г/л*);
б) 1-н. NH_4OH.

39′. Аммоний уксуснокислый
а) 2-м. CH_3COOH (120,1 *г/л*);
б) 1-н. NH_4OH.

40 Буфера для электрофореза
5-м. NaCl (292,25 *г/л*).
1-м. Глицин/NaCl (75,07 *г* глицина + + 58,45 *г* NaCl в 1 *л*).
2-м. Na-ацетат (164,12 *г/л*).
0,5-м. $Na_2HPO_4 \cdot 12H_2O$ (179,2 *г/л*).
4-м. $NaH_2PO_4 \cdot H_2O$ (552,04 *г/л*).
0,5-м. Na-веронал (103,8 *г/л*).

III. Буферные системы*

1. KCl/HCl (pH 1,2—3,1)

pH	.0	.1	.2	.3	.4	.5	.6	.7	.8	.9
1	—	—	81,4	64,6	51,4	40,2	32,0	25,6	20,4	16,2
2	13,0	10,4	8,4	—	5,0	—	—	—	2,0	—
3	—	0,5	—	—	—	—	—	—	—	—

x — объемный % 0,1-н. HCl в смеси

* В таблицах 1—40 в первых столбцах указаны целые, а в заголовках всех последующих столбцов — дробные значения pH. Величину *x* находят на пересечении горизонтальной и вертикальной строк.

2. Глицин/HCl

pH	,00	,05	,10	15	20	,25	,30	,35	,40	,45
1	—	—	94,3	89,8	85,4	81,4	77,4	74,2	71,1	68,4
2	48,1	46, (	45,1	43,8	42,4	41,0	39,7	38,0	36,4	34,6
3	17,9	16,5	14,0	12,0	11,0	10,8	—	—	—	—

x — объемный % 0,1-н. HCl.

3. Натрий лимон

pH	,00	,05	,10	,15	,20	,25	,30	,35	,40	,45
1	—	—	95,2	91,6	88,9	86,5	84,1	83,4	80,7	79,2
2	69,4	68,8	68,3	67,9	67,4	66,9	66,4	66,0	65,5	65,0
3	59,7	59,1	58,5	58,0	57,3	56,0	55,3	55,3	54,6	53,9
4	44,0	42,7	41,5	40,3	38,9	37,4	35,7	34,0	32,1	30,2

x — объемный % 0,1-н. HCl.

4. КН-фталат/HCl

pH	,00	,05	,10	,15	,20	,25	,30	,35	,40	,45
2	—	—	—	—	46,6	44,8	43,1	41,3	39,6	37,9
3	20,4	19,0	17,5	16,1	14,8	13,5	12,3	11,1	—	—

К *x мл* 0,2-н. HCl добавить 50 *мл* 0,2-м. КН-фталата и довести водой до 200 *мл*.

5. Муравьиная кислота/натрий муравьинокислый (pH 2,6—4,8)

pH	,0	,2	,4	,6	,8
2	—	—	—	—	84,4
3	56,6	39,3	28,4	21,6	17,3
4	14,6	12,9	11,8	11,1	10,7

К *x мл* 1,0-н. муравьиной кислоты добавить 10 *мл* 1-н. натрия муравьинокислого и довести водой до 100 *мл*.

(pH 1,1—3,3)

	,50	,55	,60	,65	,70	,75	,80	,85	,90	,95
	66,2	64,2	62,0	60,2	58,3	56,5	54,7	53,8	51,1	49,6
	33,4	31,6	30,4	28,9	27,2	25,6	24,0	22,4	20,8	19,3
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

нокислый/HCl

	,50	,55	,60	,65	,70	,75	,80	,85	,90	,95
	77,8	76,6	75,4	74,4	73,5	72,6	71,8	71,1	70,5	69,9
	64,6	64,1	63,6	63,1	62,7	62,2	61,7	61,2	60,7	60,2
	53,2	52,4	51,6	50,7	49,9	49,0	48,1	47,1	46,2	45,1
	28,1	25,6	21,1	20,4	17,8	15,0	12,0	8,6	4,4	—

(pH 2,2—3,35)

	,50	,55	,60	,65	,70	,75	,80	,85	,90	,95
	36,3	34,6	33,0	31,3	29,7	28,1	26,5	24,4	23,4	21,9
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

6. Лимонная кислота /натрий лимоннокислый (pH 3,0—6,6)

pH	0,0	,2	,4	,6	,8
3	93,0	86,0	80,0	74,5	70,0
4	65,5	61,5	57,0	51,5	46,0
5	41,0	36,5	32,0	27,5	23,5
6	19,0	14,0	10,0	7,0	—

x — объемный % 0,1-м. лимонной кислоты в смеси.

7. Na_2HPO_4/Лимонная кислота (pH 3,0—7,8)

pH	,00	,05	,10	,15	,20	,25	,30	,35	,40	,45
3	20,6	21,6	22,6	23,6	24,6	25,6	26,6	27,5	28,5	29,4
4	38,6	39,3	40,0	40,7	41,1	42,1	42,7	43,4	44,05	44,8
5	51,5	52,05	52,6	53,1	53,6	54,2	54,7	55,25	55,8	56,4
6	63,2	69,9	64,6	65,4	66,1	66,9	67,7	68,5	69,3	70,2
7	82,4	—	—	—	86,9	—	—	—	90,7	—

pH	,50	,55	,60	,65	,70	,75	,80	,85	,90	,95
3	30,3	31,2	32,2	33,1	33,9	34,7	35,5	36,3	37,1	37,85
4	45,4	46,1	46,75	47,4	48,0	48,7	49,3	49,9	50,4	50,95
5	56,9	57,5	58,0	58,6	59,2	59,85	60,5	61,1	61,8	62,5
6	71,0	71,9	72,8	73,8	74,8	76,1	77,2	78,6	79,8	81,2
7	—	—	93,6	—	—	—	95,7	—	—	—

x — объемный % 0,2-м. Na_2HPO_4 в смеси.

8. Уксусная кислота/NaOH (pH 3,6—5,6)

pH	,00	,05	,10	,15	,20	,25	,30	,35	,40	,45
3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	18,0	20,0	22,0	24,0	26,4	28,9	31,5	34,1	37,0	40,0
5	70,5	72,9	75,1	77,1	79,0	80,9	82,6	84,2	85,5	86,0

pH	,50	,55	,60	,65	,70	,75	,80	,85	,90	,95
3	—	—	7,7	8,6	9,6	10,8	12,0	13,4	15,0	16,3
4	43,0	46,0	49,0	51,7	54,4	57,1	60,0	62,8	64,3	68,0
5	87,2	88,4	89,5	—	—	—	—	—	—	—

К *x мл* 1-н. NaOH прибавить 100 *мл* 1-н. уксусной кислоты и довести водой до 500 *мл*

9. Янтарная кислота /NaOH (pH 3,8—6,0)

pH	,1	,2	,4	,6	,8
3	—	—	—	—	7,5
4	10,0	13,3	16,7	20,0	23,5
5	26,7	30,3	34,2	37,5	40,7
6	43,5	—	—	—	—

К *x мл* 0,2-н. NaOH прибавить 25 *мл* 0,2-н. янтарной кислоты и довести водой до 100 *мл*.

10. KH-фталат/NaOH (pH 4,2—6,1)

pH	,00	,05	,10	,15	,20	,25	,30	,35	,40	,45
4	—	—	—	—	3,7	4,57	5,50	6,47	7,50	8,55
5	23,8	25,4	27,0	28,5	30,0	31,4	32,9	34,2	35,5	36,7
6	45,4	45,95	46,4	—	—	—	—	—	—	—

pH	,50	,55	,60	,65	,70	,75	,80	,85	,90	,95
4	9,65	10,9	12,15	13,5	14,85	16,25	17,7	19,8	20,7	22,3
5	37,8	38,9	39,9	40,75	41,6	42,3	43,0	43,6	44,3	44,9
6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

К *x мл* 0,2-н. NaOH добавить KH-фталат и довести водой до 200 *мл*.

11. KH_2PO_4/Na_2HPO_4 (pH 4,9—8,0)

pH	,00	,05	,10	,15	,20	,25	,30	,35	,40	,45
4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	0,95	1,15	1,35	1,55	1,80	2,05	2,30	2,65	3,00	3,45
6	12,1	13,5	15,0	16,7	18,4	20,1	22,1	24,2	26,4	28,7
7	61,2	64,3	67,0	69,8	72,6	75,4	77,7	79,9	81,8	83,5
8	96,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—

pH	,50	,55	,60	,65	,70	,75	,80	,85	,90	,95
4	—	—	—	—	—	—	—	—	0,60	0,75
5	3,90	4,35	4,90	5,50	6,20	7,00	7,90	8,80	9,80	10,8
6	31,3	34,1	37,2	40,0	43,0	46,0	49,2	52,2	55,2	58,1
7	85,2	86,9	88,5	89,9	91,2	92,4	93,6	94,6	95,5	96,3
8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

x — объемный % $\frac{1}{15}$-м. Na_2HPO_4 в смеси.

12. Натрий лимоннокислый/NaOH (pH 5,0—6,6)

pH	,00	,05	,10	,15	,20	,25	,30	,35	,40	,45
5	3,6	7,0	9,7	12,4	14,9	17,5	19,6	21,6	23,7	25,7
6	40,4	41,4	42,0	42,7	43,4	44,1	44,6	45,1	45,5	45,9

pH	,5	,55	,60	,65	,70	,75	,80	,85	,90	95
5	27,7	29,4	31,0	32,5	34,0	35,3	36,4	37,5	38,5	39,5
6	46,3	46,7	47,0	—	—	—	—	—	—	—

с—объемный % 0,1-н. NaOH в смеси.

13. NaH-малеат/NaOH (pH 5,2—6,8)

pH	,0	,2	,4	,6	,8
5	—	7,2	10,5	15,3	20,8
6	26,9	33,0	38,0	41,6	44,4

К *x мл* 0,2-н. NaOH прибавить 50 *мл* 0,2-н. NaH-малеата и довести водой до 200 *мл*

14. Натрий какодиловокислый/HCl (pH 5,0—7,4)

pH	,0	,2	,4	,6	,8
5	93,5	90,1	85,2	78,4	69,6
6	59,1	47,7	36,5	26,6	18,6
7	12,6	8,3	5,4	—	—

К *x мл* 0,1-н. HCl добавить 100 *мл* 0,1-м Na-какодилата и довести водой до 200 *мл*.

15. *Трис*-малеат/NaOH (pH 5,2—8,6)

pH	,0	,2	,4	,6	,8
5	—	7,0	10,8	15,5	20,5
6	26,0	31,5	37,0	42,5	45,0
7	48,0	51,0	54,0	58,0	63,5
8	69,0	75,0	81,0	86,5	—

К *x мл* 0,2-н. NaOH добавить 0,2-м. *трис* и довести водой до 200 *мл*.

16. KH_2PO_4/NaOH (pH 5,8—8,0)

pH	,0	,2	,4	,6	,8
5	—	—	—	—	3,72
6	5,70	8,60	12,60	17,80	23,65
7	29,63	35,00	39,50	42,80	45,20
8	46,80	—	—	—	—

К *x мл* 0,2-н. NaOH добавить 50 *мл* 0,2-м. KH_2PO_4 и довести водой до 200 *мл*

17. Имидазол/HCl (pH 6,2—7,8)

pH	,00	,05	,10	,15	,20	,25	,30	,35	,40	,45
6	—	—	—	—	42,9	42,2	41,5	40,6	39,8	38,8
7	24,3	22,8	21,3	19,8	18,6	17,3	16,0	14,8	13,6	12,5

pH	,50	,55	,60	,65	,70	,75	,80	,85	,90	,95
6	37,8	36,7	35,5	34,3	33,0	31,7	30,4	29,0	27,4	25,7
7	11,4	10,4	9,3	8,4	7,5	6,7	6,0	—	—	—

К *x мл* 0,1-н. HCl добавить 25 *мл* 0,2-м. имидазола и довести водой до 100 *мл*.

18. 2,4,6-Коллидин/HCl (pH 6,5—8,35)

pH	,00	,05	,10	,15	,20	,25	,30	,35	,40	,45	Температура
6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
7	35,5	34,5	33,2	31,9	30,5	29,0	27,5	26,2	25,0	23,6	23°C
8	10,0	9,2	8,6	7,9	7,2	6,4	5,8	5,0	—	—	
6	—	—	—	—	—	—	—	—	44,5	43,7	
7	33,5	32,5	31,1	29,8	28,4	26,9	25,4	24,1	22,5	21,3	37°C
8	9,0	8,3	7,5	6,8	6,0	5,3	4,7	—	—	—	

pH	,50	,55	,60	,65	,70	,75	,80	,85	,90	,95	Температура
6	44,0	43,7	42,5	41,8	41,2	40,5	39,8	39,0	38,0	37,0	
7	22,3	20,7	19,3	18,0	16,6	15,4	14,1	13,0	12,0	11,0	23° C
8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
6	43,0	42,2	41,6	40,9	40,1	39,3	38,3	37,2	36,2	35,0	
7	20,0	18,7	17,5	16,2	15,0	13,8	12,5	11,5	10,6	9,8	37° C
8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

К *x мл* 0,1-н. HCl добавить 25 *мл* 0,2-м 2,4,6-коллидина и довести водой до 100 *мл*.

19. Триэтаноламин · HCl/NaOH (pH 6,8—8,6)

pH	,0	,2	,4	,6	,8
6	—	—	—	—	12,0
7	11,0	24,3	31,6	40,1	52,0
8	63,0	72,0	80,0	92,0	—

К *x мл* 0,1-н NaOH добавить 100 *мл* 0,1-м. триэтаноламина и довести водой до 200 *мл*.

20. Триэтаноламин /HCl (pH 7,0—8,7)

pH	,0	,1	,2	,3	,4	,5	,6	,7	,8	,9
7	84,4	81,3	77,6	73,5	69,0	64,2	59,2	54,0	48,6	43,0
8	37,4	32,4	27,8	23,5	19,2	15,2	11,2	7,4	—	—

К *x мл* 0,2-н. HCl добавить 100 *мл* 0,01-м. триэтаноламина и довести водой до 200 *мл*.

21. Na-пирофосфорнокислый/HCl (pH 7,0—8,8)

pH	,0	,1	,2	,3	,4	,5	,6	,7	,8	,9
7	48,5	47,5	46,5	45,6	44,3	43,1	41,4	39,7	37,5	34,8
8	31,0	26,9	23,7	21,4	18,9	16,3	14,0	12,0	10,0	—

К *x мл* 0,1-н. HCl добавить 50 *мл* 0,1-м. $Na_4P_2O_7$.

22. Na веронал/HCl (pH 7,0—8,4)

pH	,00	,05	,10	,15	,20	,25	,30	,35	,40	,45
7	46,4	46,0	45,6	45,1	44,6	44,0	43,3	42,6	41,8	41,05
8	28,4	27,1	25,7	24,4	23,1	21,7	20,4	19,0	17,9	—

pH	,50	,55	,60	,65	,70	,75	,80	,85	,90	,95
7	40,2	39,4	38,4	37,4	36,3	35,0	33,8	32,4	31,1	29,7
8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

x — объемный % 0,1-н. HCl в смеси.

23. *Трис* (гидроксиметил-аминометан)/HCl (pH 7,2—9,1)

pH	,00	,05	,10	,15	,20	,25	,30	,35	,40	,45	Температура
7	—	—	—	—	45,0	44,3	43,6	42,9	42,0	41,3	23°C
8	28,9	27,5	26,0	24,7	23,3	21,9	20,5	19,0	17,5	16,0	
9	6,0	5,5	5,0	—	—	—	—	—	—	—	
7	—	45,0	44,3	43,6	43,0	42,2	41,5	40,7	40,0	38,9	37°C
8	25,0	23,6	22,3	20,9	19,5	18,0	16,7	15,5	14,3	13,1	

pH	5	,55	,60	,65	,70	,75	,80	,85	,90	,95	Температура
7	40,6	39,8	38,8	37,8	36,7	35,5	34,2	33,0	31,6	30,3	23° C
8	15,0	14,0	12,7	11,7	10,7	9,8	8,8	8,0	7,3	6,6	
9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
7	38,0	36,8	35,7	34,5	33,3	32,0	30,6	29,2	27,8	26,4	37° C
8	12,0	11,0	10,0	9,0	8,2	7,4	6,7	6,1	5,6	5,0	

К *x мл* 0,1-н. HCl добавить 25 *мл* 0,2-м. *трис* и довести водой до 100 *мл*.

24. Борная кислота/бура (pH 7,65—9,00)

pH	,00	,05	,10	,15	,20	,25	,30	,35	,40	,45
7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8	27,1	28,9	30,8	32,8	35,0	37,0	39,4	42,0	44,4	47,0
9	81,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—

pH	,50	,55	,60	,65	,70	,75	,80	,85	,90	,95
7	—	—	—	16,3	17,6	19,1	20,6	22,1	23,7	25,3
8	49,4	52,0	55,0	57,9	60,7	63,8	67,2	70,6	74,9	77,8
9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

x — объемный % 0,05-м. буры в смеси.

25. Натрий борнокислый/HCl (pH 7,75—9,15)

pH	,00	,05	,10	,15	,20	,25	,30	,35	,40	,45
7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8	44,15	43,5	42,8	42,2	41,35	40,4	39,3	38,15	37,05	35,9
9	14,4	11,25	8,1	5,0	—	—	—	—	—	—

pH	,50	,55	,60	,65	70	,75	,80	,85	,90	,95
7	—	—	—	—	—	47,1	46,6	46,0	45,35	44,75
8	34,75	33,4	32,0	30,6	28,8	26,8	24,5	22,0	19,5	17,0
9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

x — объемный % 0,1-н. HCl в смеси

26. Na-веронал/Na_2CO_3/HCl (pH 7,5—10,5)

pH	,0	,1	,2	,3	,4	,5	,6	,7	,8	,9	Температура
7	—	—	—	—	—	49,4	46,8	45,0	42,1	39,9	22° C
8	37,8	35,8	34,1	32,4	31,0	29,5	28,4	27,3	26,4	25,6	
9	25,0	23,6	22,6	21,4	20,2	19,0	17,8	16,5	15,0	13,3	
10	11,7	10,1	8,8	7,5	6,1	5,0	3,7	2,5	—	—	
7	—	—	—	—	51,5	48,7	46,1	43,6	41,2	38,9	37° C
8	36,7	35,0	32,9	31,2	29,5	28,4	27,3	26,2	25,1	24,0	
9	23,0	21,8	20,7	19,6	18,1	16,6	15,2	13,7	12,3	10,8	
10	9,3	7,5	—	—	—	—	—	—	—	—	

К *x мл* 0,1-н. HCl и 25 *мл* 0,1-м. Na_2CO_3 добавить 25 *мл* 0,1-м. Na-веронала и довести водой до 100 *мл*.

27. Диэтаноламин/HCl (pH 8,0—10,0)

pH	,0	,1	,2	,3	,4	,5	,6	,7	,8	,9
8	91,8	90,0	87,5	84,0	80,0	75,4	70,7	65,4	60,0	54,2
9	48,0	40,8	36,5	31,2	26,0	22,2	17,5	13,8	11,0	9,1
10	7,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—

К *x мл* HCl добавить 50 *мл* 0,2-*м*. диэтаноламина и довести водой до 200 *мл*.

28. Борная кислота/KCl /Na_2CO_3 (pH 8,25—10,85)

pH	00	,05	,10	,15	,20	,25	,30	,35	,40	,45
8	—	—	—	—	—	16,0	17,1	18,2	19,3	20,2
9	37,0	38,7	40,2	42,0	43,6	45,3	47,0	48,7	50,4	52,2
10	70,9	72,6	74,5	76,3	78,0	79,8	81,7	83,1	—	—

pH	,50	,55	,60	,65	,70	,75	,80	,85	,90	95
8	21,8	23,0	24,3	25,8	27,4	29,0	30,6	32,1	33,7	35,3
9	54,0	55,6	57,2	58,8	60,5	62,1	63,9	65,6	67,3	69,0
10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

x — объемный % 0,2-м. Na_2CO_3 в смеси.

29. 2-Амино-2-метил-1,3-пропандиол/HCl (pH 8,6—10,6)

pH	,0	,2	,4	,6	,8
8	—	—	—	4,0	6,0
9	8,8	12,0	16,8	22,4	27,2
10	32,0	38,6	45,5	—	—

К *x мл* 0,2-н. HCl прибавить 50 *мл* 0,2-м. аммедиола бис и довести водой до 200 *мл*.

30. Глицин/NaOH (pH 8,55—12,90)

pH	,00	,05	,10	,15	,20	,25	,30	,35	,40	,45
8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9	12,4	13,4	14,6	15,8	17,0	18,2	19,7	20,8	22,3	23,7
10	38,3	39,3	40,2	41,0	41,9	42,7	43,5	44,1	44,8	45,3
11	48,9	49,1	49,3	49,6	49,8	59,0	50,2	50,4	50,6	50,8
12	54,45	55,1	55,8	56,6	57,4	58,4	59,4	60,6	61,8	63,6

pH	,50	,55	,60	,65	,70	,75	,80	,85	,90	,95
8	—	5,22	5,8	6,41	7,1	7,81	8,60	9,48	10,4	11,4
9	25,2	26,5	28,0	29,5	31,0	32,5	33,8	35,2	36,2	37,3
10	45,8	46,2	46,7	47,0	47,4	47,7	48,0	48,2	48,5	48,7
11	51,0	51,2	51,4	51,6	51,9	52,2	52,6	63,0	53,4	53,9
12	65,4	67,7	70,0	72,5	75,0	78,0	81,0	84,9	90,0	—

x — объемный % 0,1-н. NaOH в смеси.

31. Na-борнокислый/NaOH (pH 9,25—10,75)

pH	,00	,05	,10	,15	,20	,25	,30	,35	,40	,45
9	—	—	—	—	—	3,6	8,9	12,4	15,4	18,2
10	41,0	41,9	42,7	43,4	44,0	44,6	45,2	45,8	46,3	46,8

pH	,50	,55	,60	,65	,70	,75	,80	85	,90	,95
9	21,0	23,9	26,8	29,8	32,3	34,5	36,3	37,7	39,0	40,4
10	47,2	47,6	48,0	48,3	48,6	48,8	—	—	—	—

x — объемный % 0,1-н. NaOH в смеси

32. $Na_2CO_3/NaHCO_3$ (pH 9,2—10.7)

pH	,0	,1	,2	,3	,4	,5	,6	,7	,8	,9
9	—	—	4,0	7,5	9,5	13,0	16,0	19,5	22,0	25,0
10	27,5	30,0	33,0	35,5	38,5	40,5	42,5	45,0	—	—

x мл 0,2-м Na_2CO_3 довести 0,2-м. $NaHCO_3$ до 50 *мл* и разбавить водой до 200 *мл*.

33. Универсальный буфер Бриттона — Робинсона (I) (pH 4,0—11,6)

pH	,0	,2	,4	,6	,8
4	19,5	20,4	21,9	23,4	24,6
5	25,8	26,8	27,5	28,2	28,9
6	29,5	30,3	31,2	32,25	33,3
7	34,4	35,3	36,1	36,7	37,2
8	37,6	38,0	38,6	39,2	39,8
9	40,5	41,4	42,1	48,8	43,3
10	43,8	44,1	44,4	44,7	45,1
11	45,4	45,9	46,6	47,4	48,0

x — объемный % 0,2-н. NaOH в смеси с раствором 33, а.

34. Универсальный буфер Бриттона — Робинсона (II) (pH 2,4—12,0)

pH	,0	,1	,2	,3	,4	,5	,6	,7	,8	,9
2	—	—	—	—	0,0	1,0	2,25	3,35	4,5	5,60
3	6,6	7,60	8,60	9,50	10,5	11,3	12,2	13,1	14,0	15,0
4	15,75	16,8	17,8	18,8	20,0	21,0	22,1	23,4	24,55	25,95
5	27,0	28,1	29,35	30,5	32,0	33,15	34,25	36,0	36,9	37,9
6	38,8	40,0	41,08	42,20	43,35	44,55	45,60	46,75	47,95	49,18
7	50,35	51,6	52,7	54,0	55,2	56,5	57,7	58,9	60,0	61,2
8	62,3	63,4	64,5	65,5	66,5	67,5	68,5	69,45	70,4	71,4
9	72,25	73,2	74,0	75,0	75,9	76,8	77,6	78,4	79,25	80,0
10	80,75	81,25	81,9	82,35	82,9	83,4	83,8	84,35	84,90	85,55
11	86,20	86,90	87,8	88,7	89,7	90,8	92,0	35,5	95,0	96,8
12	99,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—

x мл 0,2-н. NaOH довести основным раствором до 100 *мл*.

35. Универсальный буфер Джонсона и Линдсея (pH 2,6—12,0)

pH	,0	,2	,4	,6	,8
2	—	—	—	2,0	4,3
3	6,4	8,3	10,1	11,8	13,7
4	15,5	17,6	19,9	22,4	24,8
5	27,1	29,5	31,8	34,2	36,5
6	38,9	41,2	43,5	46,0	48,3
7	50,6	52,9	55,8	58,6	61,7
8	63,7	65,6	67,5	69,3	71,0
9	72,7	74,0	75,9	77,6	79,3
10	80,8	82,0	82,9	83,9	84,9
11	86,0	87,7	89,7	92,0	95,0
12	99,6	—	—	—	—

К *x мл* 0,2-н NaOH добавить 100 *мл* основного раствора 35, а.

36. Универсальный буфер Левиса (pH 2,0—12,0)

pH	Раствор	,0	,2	,4	,6	,8	Δ pH*	Ионная сила
				y=0				
2	x	34,8	30,4	26,6	23,8	21,6	0,01	0,10
3		19,6	17,6	15,8	14,0	12,0	0,02	0,09
4		10,0	7,8	5,6	3,6	1,6	0,02	0,09
				x=0				
5	y	0,4	2,8	5,0	7,4	9,4	0,01—0,02	0,11
6		11,4	13,4	15,6	17,8	20,2	0,02—0,04	0,14
7		22,4	24,0	26,6	28,6	30,8	0,04—0,08	0,21
8		32,2	35,6	37,6	39,8	43,4	0,10—0,14	0,25
9		46,2	49,0	52,0	54,6	56,8	0,17—0,19	0,27
10		59,0	60,4	61,6	62,8	64,0	0,19—0,22	0,29
11		65,6	67,0	68,8	71,0	73,8	0,23—0,24	0,30
12		77,2	—	—	—	—	—	—

К x *мл* 0,4-н. HCl, (y *мл* 0,4-н NaOH) добавить 50 *мл* основного раствора 36,а и довести водой до 200 *мл*

* Средняя разница $(pH)_{25}° - (pH)_{37}° = \Delta$ pH

37. Универсальный буфер по Теореллу — Штенхагену (pH 2—12)

pH	,0	,2	,4	,6	,8
2	366,5	339,3	319,3	304,0	292,3
3	282,5	274,8	268,5	263,3	257,3
4	252,5	247,3	241,8	236,3	231,1
5	225,9	220,3	214,7	240,0	203,1
6	197,1	190,5	183,7	176,8	169,6
7	163,3	157,3	151,8	147,2	143,4
8	140,1	137,3	134,5	130,5	124,5
9	118,8	111,9	105,6	99,7	94,1
10	89,6	84,9	81,8	79,8	77,0
11	72,6	66,0	56,2	42,0	23,5
12	2,0	—	—	—	—

К x *мл* 0,1-н. HCl добавить 100 *мл* основного раствора 37. а и довести водой до 500 *мл*.

38. Na_2HPO_4/NaH_2PO_4 (pH 5,8—8,0)

pH	,00	,05	,10	,15	,20	,25	,30	,35	,40	,45
5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	7,4	8,2	9,0	9,9	10,2	12,0	13,0	14,1	15,4	16,2
7	32,2	33,5	34,8	36,0	37,2	38,2	39,2	40,1	41,1	41,9
8	47,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—

pH	,50	,55	,60	,65	,70	,75	,80	,85	,90	,95
5	—	—	—	—	—	—	4,9	5,4	6,0	6,7
6	18,0	19,4	20,8	22,2	23,6	25,1	26,6	28,0	29,4	30,8
7	42,7	43,4	44,0	44,6	45,2	45,6	46,0	46,4	46,7	47,0
8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

x *мл* 0,5-м. Na_2HPO_4 добавить 0,5-м. NaH_2PO_4 до 50 *мл* и развести водой до 200 *мл*.

39. Аммоний муравьинокислый/аммоний уксуснокислый (pH 3—7)

pH	Объемные части компонентов	
	мл 2-м. кислоты	*мл* 1-м. NH_4OH
3,08	375 (HCOOH)	200
3,40	263	200
4,10	138	200
4,48	220 (CH_3COOH)	200
5,00	147	200
5,46	114	200
5,60	228	400
5,80	—	500

40. Буфер для электрофореза (pH 2,0—12,0)

pH	5,0-м. NaCl	1,0-м. глицин, 1,0-м. NaCl	2,0-м. HCl	2,0-м. NaOH	2,0-м. Na-ацетат	3,5-м. уксусная кислота	0,5-м. Na_2HPO_4	4,0-м. NaH_2PO_4	0,5-м. Na-веронал
2,0	72,0	10,6	14,7	—	—	—	—	—	—
2,5	72,0	22,8	8,6	—	—	—	—	—	—
3,0	72,0	31,6	4,2	—	—	—	—	—	—
3,5	72,0	36,6	1,7	—	—	—	—	—	—
4,0	72,0	—	—	—	20,0	33,7	—	—	—
4,5	72,0	—	—	—	20,0	11,5	—	—	—

Продолжение

pH	5,0-м. NaCl	1,0-м. глицин, 1,0-м. NaCl	2,0-м. HCl	2,0-м. NaOH	2,0-м. Na-ацетат	3,5-м. уксусная кислота	0,5-м. NaH_2PO_4	4,0-м. NaH_2PO_4	0,5-м. Na-веронал
5,0	72,0	—	—	—	20,0	3,7	—	—	—
5,5	72,0	—	—	—	20,0	1,2	—	—	—
6,0	72,0	—	—	—	—	—	9,2	6,6	—
6,5	72,0	—	—	—	—	—	16,6	3,7	—
7,0	72,0	—	—	—	—	—	22,7	1,6	—
7,5	72,0	—	—	—	—	—	24,3	0,5	—
8,0	72,0	—	10,4	—	—	—	—	—	80,0
8,5	72,0	—	5,3	—	—	—	—	—	80,0
9,0	72,0	—	2,0	—	—	—	—	—	80,0
9,5	72,0	34,5	—	2,7	—	—	—	—	—
10,0	72,0	28,8	—	5,6	—	—	—	—	—
10,5	72,0	23,2	—	8,4	—	—	—	—	—
11,0	72,0	19,6	—	10,2	—	—	—	—	—
11,5	72,0	17,6	—	11,2	—	—	—	—	—
12,0	72,0	15,2	—	12,4	—	—	—	—	—

x мл раствора довести водой до 2000 *мл*.

УНИВЕРСАЛЬНЫЕ БУФЕРНЫЕ СМЕСИ

Ацетатно-фосфатно-боратный буфер

Для приготовления буфера к смеси равных объемов 0,04-м. растворов фосфорной, уксусной и борной кислот прибавляют 0,2-н. раствор NaOH. Чтобы получить соответствующие значения pH к 100 $см^3$ смеси кислот прибавляют следующие количества щелочи.

Для значений pH 1,81—11,98

pH	NaOH	pH	NaOH	pH	NaOH
1,81	0	5,02	35,0	9,15	70,0
1,89	2,5	5,33	37,5	9,37	72,5
1,98	5,0	5,72	40,0	9,62	75,0
2,09	5,5	6,09	42,5	9,91	77,5
2,21	10,0	6,37	45,0	10,38	80,0
2,36	12,5	6,59	47,5	10,88	82,5
2,56	15,0	6,80	50,0	11,20	85,0
2,87	17,5	7,00	52,5	11,40	87,5
3,29	20,0	7,24	55,0	11,58	90,0
3,78	22,5	7,54	57,5	11,70	92,5
4,10	25,0	7,96	60,0	11,82	95,0
4,35	27,5	8,36	62,5	11,92	97,5
4,56	30,0	8,69	65,0	11,98	100,0
4,78	32,5	8,95	67,5		

Ацетатные буферные смеси

Буфера готовят путем смешивания раствора уксуснокислого натрия с разными кислотами.

Для pH 0,65—5,20

pH	Соляная кислота 1-н.	pH	Соляная кислота 1-н.
0,65	100	3,29	47,5
0,75	90	3,49	46,25
0,91	80	3,61	45,0
1,09	70	3,79	42,5
1,24	65	3,95	40,0
1,42	60	4,19	35,0
1,71	55	4,39	30,0
1,85	53,5	4,58	25,0
1,99	52,5	4,76	20,0
2,32	51,0	4,95	15,0
2,64	49,75		
3,09	48,15		

К 50 *мл* 1,0-н. натрия уксуснокислого добавить *x мл* 1,0-н. HCl и довести водой до 250 *мл*.

Для pH 3,2—6,2

pH	Уксусная кислота 0,1-н.	Натрий уксуснокислый 0,1-н.	pH	Уксусная кислота 0,1-н.	Натрий уксуснокислый 0,1-н.
3,2	9,7	0,3	4,7	5,0	5,0
3,6	9,3	0,7	5,0	3,3	6,7
3,8	8,9	1,1	5,3	2,0	8,0
4,0	8,2	1,8	5,6	1,1	8,9
4,4	6,7	3,3	6,2	0,3	9,7
4,6	5,1	4,9	—	—	—

x мл 0,1-н. уксусной кислоты смешивают с *y мл* раствора натрия уксуснокислого.

Боратная буферная смесь

Буферные смеси получают путем смешивания растворов разных веществ с раствором буры или борной кислоты.

Для pH 3,0—5,8

pH	Бура 0,05-н.	Янтарная кислота 0,05-н.	pH	Бура 0,05-н.	Янтарная кислота 0,05-н.
3,0	1,4	98,6	4,6	30,0	70,0
3,2	3,5	96,5	4,8	33,5	66,5

Продолжение

pH	Бура 0,05-н.	Янтарная кислота 0,05-н.	pH	Бура 0,05-н.	Янтарная кислота 0,05-н
3,4	6,0	94,0	5,0	36,8	63,2
3,6	9,5	90,5	5,2	39,5	60,5
3,8	13,7	86,3	5,4	42,2	57,8
4,0	17,8	82,2	5,6	44,3	55,7
4,2	22,2	77,8	5,8	46,0	54,0
4,4	26,2	73,8			

x мл раствора буры смешивают с *y мл* янтарной кислоты.

Фосфатно-цитратный буфер Мак-Ильвейна

Буфер готовится путем смешивания 0,2-м. $Na_2HPO_4 \cdot 2H_2O$ и 0,1-м. лимонной кислоты.

Для pH 2,2—8,0

pH	Фосфат	Цитрат	pH	Фосфат	Цитрат	pH	Фосфат	Цитрат
2,2	0,40	19,60	4,2	8,28	11,72	6,2	13,22	6,78
2,4	1,24	18,76	4,4	8,82	11,18	6,4	13,85	6,15
2,6	2,18	17,82	4,6	9,35	10,65	6,6	14,55	5,45
2,8	3,17	16,83	4,8	9,86	10,14	6,8	15,45	4,55
3,0	4,11	15,89	5,0	10,36	9,70	7,0	16,47	3,53
3,2	4,94	15,06	5,2	10,72	9,28	7,2	17,39	2,61
3,4	5,70	14,30	5,4	11,15	8,85	7,4	18,17	1,83
3,6	6,44	13,56	5,6	11,60	8,40	7,6	18,73	1,27
3,8	7,10	12,90	5,8	12,09	7,91	7,8	19,15	0,85
4,0	7,71	12,29	6,0	12,63	7,37	8,0	19,45	0,55

x мл раствора фосфата смешивают с *y мл* лимонной кислоты.

Буфера константной ионной силы

Смесь HCl и KCl имеет постоянную ионную силу 0,1 при pH 1,0—3,1 и 25° С.

Молярность HCl	Молярность KCl	pH
0,10	0	1,11
0,09	0,01	1,15
0,08	0,02	1,20
0,07	0,03	1,26
0,06	0,04	1,33

Продолжение

Молярность HCl	Молярность KCl	pH
0,05	0,05	1,41
0,04	0,06	1,50
0,03	0,07	1,63
0,02	0,08	1,80
0,01	0,09	2,11
0,005	0,095	2,41
0,002	0,098	2,80
0,001	0,099	3,11

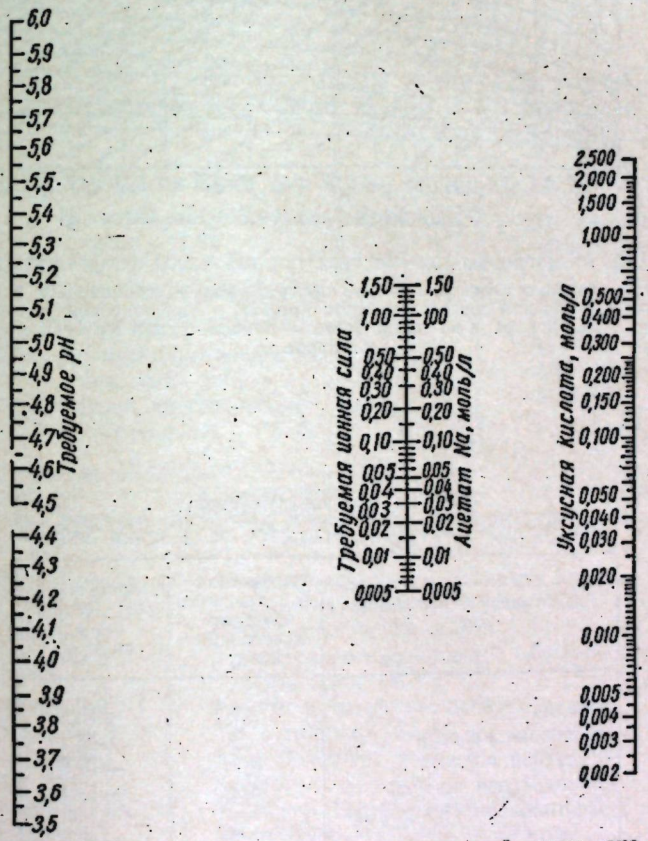


Рис. 17а. Номограмма для расчета ионной силы ацетатного буфера. Прямой линией следует объединить значение требуемой ионной силы (шкала посредине) и значение pH (шкала слева). На шкале справа — концентрация ацетата натрия и уксусной кислоты. Номограмма составлена для 25° С (по Бойду).

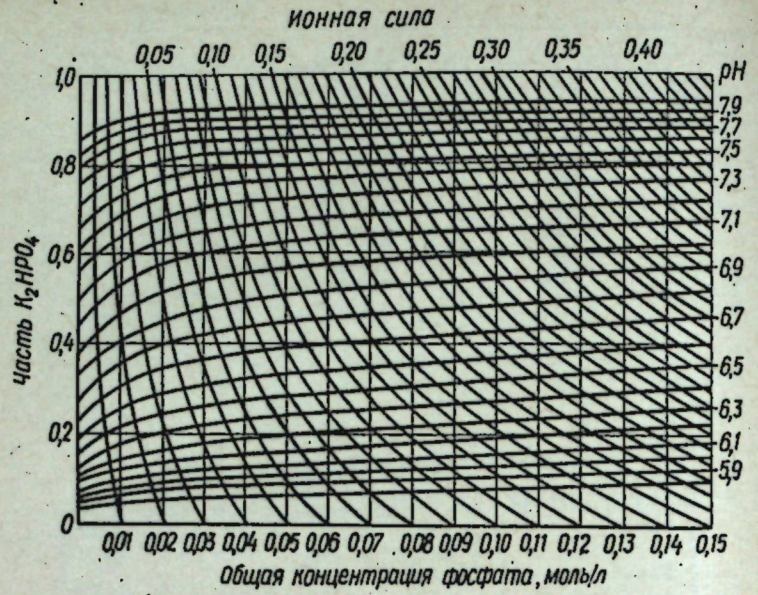


Рис. 176. Номограмма для расчета ионной силы фосфатного буфера: сверху — требуемое значение ионной силы, справа — значение pH. Координата точки пересечения соответствующих кривых — значение общей концентрации фосфата в буфере, а на шкале слева — значение доли K_2HPO_4 в буферном растворе.

Буфера для электрофореза

Буфера для электрофоретического разделения белков

Слабая кислота или основание	Отрицательный логарифм константы диссоциации $pK_{25°}$	Подвижность иона · 10^5 при 0,1-н. $см^2/в\ сек$
Глицин	2,3	+15,6
Молочная кислота	3,8	—13,1
Уксусная кислота	4,7	—16,6
Какодиловая кислота	6,2	—10,1
Диэтилбарбитуровая кислота	7,9	—10,2
Триэтаноламин	7,9	+ 9,1
Трис (гидроксиметил)-аминометан	8,1	—
Диэтаноламин	9,0	+11,4

Буфера для электрофореза белков на бумаге

pH	Ионная сила	Количество веществ на 1 *л* раствора, *г*	pH	Ионная сила	Количество веществ на 1 *л* раствора, *г*
4,4	0,2	Na_2HPO_4 — 9,44 Лимонная кислота — 10,3	8,6	0,1	Диэтилбарбитуровая кислота — 3,68
4,5 *	0,1	NaCl — 3,51 Na-ацетат — 3,28			Натрий диэтилбарбитуровокислый — 20,6
6,5	0,1	KH_2PO_4 — 3,11 Na_2HPO_4 — 1,49	8,9	—	*Трис* (гидроксиметил)-аминометан — 60,5
7,8	0,12	$NaH_2PO_4 \cdot H_2O$ — 0,294 Na_2HPO_4 — 3,25			ЭДТА — 6,0
8,6	0,05	Диэтилбарбитуровая кислота — 1,84 Натрий диэтилбарбитуровокислый — 10,30			Борная кислота — 4,6 (0,5-м. по *трис*-буферу, 0,021-м. по ЭДТА, 0,075-м. по H_3BO_3)
8,6	0,075	Диэтилбарбитуровая кислота—2,76 Натрий диэтилбарбитуровокислый — 15,45			

* Доводится до pH 4,5 1-н. HCl

Летучие буферные растворы для высоковольтного электрофореза

pH	Система
Приблизительно 2	Уксусная кислота/муравьиная кислота
2,3—3,5	Пиридин/муравьиная кислота
3,5—6,0	Пиридин/уксусная кислота
3,0—6,0	Триметиламин/муравьиная (или уксусная) кислота
5,5—7,0	Коллидин/уксусная кислота
7,0—12,0	Триметиламин CO_2
6,0—10,0	Аммоний/муравьиная (или уксусная) кислота
6,5—11,0	Моно-или триэтаноламин/HCl
8,0—9,5	Аммоний углекислый/аммиак

Типичные летучие буферные смеси

pH	Компоненты систем
1,9	87 *мл* ледяной уксусной кислоты и 25 *мл* 88%-ной муравьиной кислоты довести водой до 1 *л*

2,1	25 *мл* 88%-ной муравьиной кислоты довести водой до 1 *л*
3,1	5 *мл* пиридина и 50 *мл* ледяной уксусной кислоты довести водой до 1 *л*
3,5	5 *мл* пиридина и 50 *мл* ледяной уксусной кислоты довести водой до 1 *л*
4,7	25 *мл* пиридина и 25 *мл* ледяной уксусной кислоты довести водой до 1 *л*
6,5	100 *мл* пиридина и 4 *мл* ледяной уксусной кислоты довести водой до 1 *л*
7,9	0,03-м. двууглекислый аммоний
8,9	2%-ный углекислый аммоний

pH различных растворов при 25°C

Раствор	pH
0,1-м. HCl	1,092
0,01-м. HCl + 0,09-м. KCl	2,102
0,01-м. Сульфаниловая кислота	2,083
0,05-м. Лимонная кислота	2,238
0,01-м. Т о ж е	2,624
0,1-м. KH_2-цитрат	3,717
0,02-м. KH_2-цитрат	3,836
0,01-м. Муравьиная кислота + 0,01247-м. муравьинокислый калий + 0,01079-м. KCl	3,800
0,02-м. Янтарная кислота + 0,01-м. натрий янтарнокислый однозамещенный + 0,02-м. NaCl	3,823
0,01-м. Уксусная кислота + 0,01-м. натрий уксуснокислый	4,718
0,01-м. Малоновая кислота + 0,01-м. малонат + 0,01-м. NaCl	5,444
0,01-м. Натрий янтарнокислый однозамещенный + 0,01-м. натрий янтарнокислый двухзамещенный + 0,01-м. веронал + +0,009554-м.	5,474
Na-веронал + 0,01592-м. NaCl	7,903
0,01-м. $NaHCO_3$ + 0,01-м. Na_2CO_3	10,112
0,01-м. Na_2CO_3	11,006
0,01-м. Na_3PO_4	11,719
0,01-м. NaOH	11,939
0,05-м. NaOH	12,619

Метод меченых атомов

Для выяснения очень многих вопросов поступления и выделения веществ, кинетики биохимических процессов, взаимного превращения тех или иных метаболитов широко используется метод меченых атомов. Суть его состоит в том, что к химическому элементу, обмен которого исследуется, добавляют его изотоп. При этом получают аномальный, не существующий в природе изотопный состав элемента.

В зависимости от того, какие изотопы применяются, различают методы радиоактивных или стабильных индикаторов. Элемент с аномальным изотопным составом называют *меченым*. Вещества, содержащие в своем составе меченый элемент, также называют *мечеными*.

ОСНОВНЫЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ

Единицы радиоактивности. Радиоактивность измеряется скоростью распада атомов. В качестве единицы радиоактивности принят 1 *кюри*, равный активности радона, находящегося в радиоактивном равновесии с 1 *г* радия — 226. Этой активности соответствует $3{,}7 \cdot 10^{10}$ *распад/сек* ($2{,}22 \cdot 10^{12}$ *распад/мин*). Чаще применяют более мелкие единицы — *милликюри* ($3{,}7 \cdot 10^{7}$ *распад/сек* или $2{,}22 \cdot 10^{9}$ *распад/мин*) и *микрокюри* ($3{,}7 \cdot 10^{4}$ *распад/сек* или $2{,}22 \cdot 10^{6}$ *распад/мин*). По системе СИ в качестве единицы активности используют 1 *распад/сек*.

Чаще всего пользуются не абсолютным значением активности препарата, а пропорциональной ей величиной (регистрируемой скоростью счета импульсов). В данном случае говорят об *относительной активности*. Размерность относительной активности — *имп./мин* или *имп./сек* и т. п.

Величина, которая показывает, какую часть от абсолютной составляет относительная активность, называется *коэффициентом счета*. Коэффициент счета определяют с помощью радиоактивных эталонов либо расчетным путем, вводя в значение относительной активности ряд поправок на условия измерений скорости счета импульсов.

При измерении активности изотопов, излучающих β-частицы с малой энергией, наибольшие коэффициенты счета (до 80% и больше) получают в случае использования жидкостных сцинтилляторов. Измерение активности этих же изотопов с помощью счетчика Гейгера характеризуется коэффициентами счета обычно меньше 10%.

Атомный процент. Обогащенные стабильным изотопом меченые элементы характеризуются соотношением метящего элемент изотопа и общего числа атомов. Например, для меченого азота атомный процент исчисляется как отношение $N^{15}/N^{14} + N^{15}$, где N^{14} и N^{15} — соответственно число атомов азота-14 и азота-15 в меченом элементе.

Обогащение атомного процента обозначает разность между атомным процентом меченого элемента и атомным процентом обычной природной смеси изотопов.

Атомный процент обогащения определяется с помощью масс-спектрографического анализа. В случае тяжелой воды применяют более простые методы.

Удельная активность — активность весовой единицы меченого элемента, а также меченого соединения, образца.

Носитель — стабильные изотопы, в смеси с которыми используется метящий радиоактивный изотоп. Изотоп без носителя применяется в тех случаях, когда необходимо резко повысить чувствительность метода.

Индикаторный уровень активности. В биологических исследованиях меченые соединения вводятся в таких дозах, чтобы не происходило каких-либо существенных воздействий на изучаемый процесс той радиации, которая излучается радиоактивным веществом, и гарантировалось получение достоверных данных. Такие количества меченых веществ получили название *индикаторных*.

Закон радиоактивного распада. Радиоактивный изотоп распадается, подчиняясь экспоненциальному закону, который выражается формулой

Свойства радиоактивных изотопов, используемых в биологических исследованиях

Элемент	Изотоп	Тип распада	Период полураспада	Тип излучения, сопровождающего распад	Энергия излучаемых частиц или квантов, *Мэв*	Способы определения радиоактивности	Наименование соединений, используемых в биологических экспериментах
Водород	H^3 (тритий)	β-Распад	12,4 года	β-Частицы	0,01795	Метод микрорадиоавтографии; жидкостные сцинтилляторы; счетчики с внутренним заполнением	Разнообразные органические соединения, меченные тритием в разных положениях. Вода, меченная тритием, и др.
Углерод	C^{14}	β-Распад	5568 лет	β-Частицы	0,155	Жидкостные сцинтилляторы; счетчики Гейгера с тонким слюдяным окошком (меньше 5 *мг/см²*); газопроточные счетчики	Разнообразные органические соединения, меченные по углероду. Углекислота. Соли угольной кислоты
Натрий	Na^{22}	Позитронный распад	2,60 года	Позитроны γ-Кванты	0,542 1,277	Сцинтилляционные датчики; счетчики Гейгера для γ-радиации	Соли натрия
Натрий	Na^{24}	β-Распад	15,06 *час*	β-Частицы γ-Кванты	1,39 2.76 (100%) 1,38 (100%)	Сцинтилляционные датчики; счетчики Гейгера для γ-лучей или β-частиц	Соли натрия
Магний	Mg^{28}	β-Распад	21,3 *час*	β-Частицы γ-Кванты	0,39 0,032 (96%) 0,40 (31%) 0,95 (29%) 1,35 (70%)	Торцовые β-счетчики с тонким окошком; γ-счетчики Гейгера и сцинтилляционные датчики	Разные соли магния и органические соединения, содержащие магний
Кремний	Si^{31}	β-Распад	2,64 года	β-Частицы γ-Кванты	1,471 0,17 (100%) 0,52 (100%)	β-Счетчики любых типов; γ-счетчики Гейгера и сцинтилляционные датчики	Кремнекислота, кремнийорганические соединения
Фосфор	P^{32}	β-Распад	14,3 дня	β-Частицы	1,701	Счетчики Гейгера для β-лучей	Соли ортофосфорной кислоты, фосфорсодержащие органические вещества, элементарный фосфор
Сера	S^{35}	β-Распад	37,1 дня	β-Частицы	0,167	Жидкостные сцинтилляторы; торцовые счетчики Гейгера с тонким слюдяным окошком	Сульфаты; органические соединения серы; элементарная сера
Хлор	Cl^{36}	β-Распад	$4,4 \cdot 10^5$ лет	β-Частицы	0,714	β-счетчики Гейгера с не очень толстой стенкой	Хлориды и органические соединения, содержащие хлор
Калий	K^{40} (природный)	*K*-захват (12%) β-Распад (88%)	$1,26 \cdot 10^9$ лет	β-Частицы γ-Кванты	1,36 1,54	Счетчики Гейгера для β- или γ-лучей	Входит в состав калия природного происхождения в количестве 12 *мг* K^{40} в 100 *г* калия

Продолжение

Элемент	Изотоп	Тип распада	Период полураспада	Тип излучения, сопровождающего распада	Энергия излучаемых частиц или квантов, *Мэв*	Способы определения радиоактивности	Наименование соединений, используемых в биологических экспериментах
Калий	K^{42}	β-Распад	12,4 *час*	β-Частицы γ Кванты	3,58 (75%) 2,04 (25%) 1,51 (25%)	Счетчики Гейгера для β-лучей разных типов; сцинтилляционные датчики для γ-лучей	Хлорид, нитрат и другие соли калия
Кальций	Ca^{45}	β-Распад	152 дня	β-Частицы	0,25	Счетчики Гейгера для β-частиц с тонким окошком (меньше 5 *мг/см*^{2}); жидкостные сцинтилляторы	Различные соли кальция — фосфаты, сульфаты, карбонаты
Марганец	Mn^{54}	*K*-захват	310 дней	γ-Кванты	0,84	γ-Счетчики Гейгера и сцинтилляционные датчики	Соли двухвалентного марганца, двуокись марганца
Бром	Br^{82}	β-Распад	35,87 *час*	β-Частицы γ-Кванты	0,465 0,547; 0,608; 0,692; 0,766; 0,823; 1,031; 1,312	Жидкостные сцинтилляторы; β-счетчики с тонким окошком; γ-счетчики разных типов	Бромиды аммония, бария, калия, натрия, бромбензол
Рубидий	Rb^{86}	β-Распад	19,5 дней	β-Частицы γ-Кванты	1,82 (80%) 0,72 (20%) 1,076 (20%)	β-Счетчики разных типов; γ-счетчики	Разные соли рубидия
	Rb^{87} (природный изотоп)	β-Распад	$6{,}0 \cdot 10^{10}$ лет	β-Частицы	0,275	β-Счетчики с тонким окошком	То же
Стронций	Sr^{89}	β-Распад	53 дня	β-Частицы	1,463	Жидкостные сцинтилляторы; β-счетчики Гейгера разных типов	Соли стронция
	Sr^{90}	β-Распад	19,9 года	β-Частицы	0,61	β-Счетчики с тонким окошком	То же
Иттрий	Y^{90}	β-Распад	61 *час*	β-Частицы	2,18	β-Счетчики разных типов	Окись иттрия
	Y^{91}	β-Распад	61 день	β-Частицы γ-Кванты	1,537 1,20 (меньше 0,1%)	То же	То же
Молибден	Mo^{99}	β-Распад	67 *час*	β-Частицы γ-Кванты	1,23 (80%) 0,45 (20%) 5 линий с энергией от 0,040 до 0,760	β- и γ-Счетчики разных типов	Молибденовый ангидрид. Соли молибдена и молибденовой кислоты
Серебро	Ag^{110}	β-Распад	270 дней	β-Частицы γ-Кванты	0,087 (58%) 0,530 (35%) 2,12 (3%) 2,86 (3%) 10 линий с энергией от 0,116 до 0,516	β- и γ-Счетчики разных типов	Серебро в виде разных солей

Продолжение

Элемент	Изотоп	Тип распада	Период полураспада	Тип излучения, сопровождающего распад	Энергия излучаемых частиц или квантов, *Мэв*	Способы определения радиоактивности	Наименование соединений, используемых в биологических экспериментах
Иод	I^{131}	β-Распад	43 дня	β-Частицы	0,815 (1,7%) 0,608 (87,2%) 0,335 (9,3%) 0,250 (2,8%)	β- и γ-Счетчики разных типов, сцинтилляторы	Иод элементарный, иодистый калий
Железо	Fe^{59}	β-Распад	45,1 дня	β-Частицы γ-Кванты	0,460 (50%) 0,257 (50%) 1,295 (50%) 1,097 (50%)	Счетчики β-частиц Гейгера с тонким слюдяным окошком; γ-счетчики разных типов, сцинтилляционные датчики	Соли железа, металлическое железо, органические соединения железа
Кобальт	Co^{60}	β-Распад	5,27 года	β-Частицы γ-Кванты	0,306 1,171 (100%) 1,332 (100%)	Сцинтилляторы для γ-лучей. Счетчики β-излучений с тонким окошком	Кобальт хлористый и другие соли
Медь	Cu^{64}	*K*-захват (42%) β-Распад (39%) Позитронный (19%)	12,8 *час*	β-Частицы Позитроны γ-Кванты	0,571 0,657 1,34 (слабое)	Счетчики β-частиц с тонким окошком	Соли меди
Цинк	Zn^{65}	*K*-захват Позитронный (2,5%)	250 дней	Позитроны γ-Кванты	0,325 (2,5%) 1,12 (45%)	Сцинтилляционные датчики. Счетчики Гейгера для γ-лучей	Соли цинка
Цезий	Cs^{134}	β-Распад	2,3 года	β-Частицы γ-Кванты	0,648 (75%) 0,09 (25%) 7 линий с энергией от 0,561 до 1,365	β-Счетчики с тонким окошком. γ-Счетчики разных типов. Сцинтилляционные датчики	Цезий углекислый и другие соли цезия
	Cs^{137}	β-Распад	33 года	β-Частицы Обусловленные Ba^{137} γ-Кванты	0,523 (92%) 1,17 (8%) 0,6616 (92%)	Счетчики для мягкого β-излучения; γ-счетчики. Сцинтилляционные датчики	То же
Барий	Ba^{140}	β-Распад	12,8 дней	β-Частицы γ-Кванты	1,022 (40%) 0,480 (60%) 5 линий с энергией от 0,0296 до 0,537	То же	Барий хлористый и другие соли

$N_t = N_0 e^{-\lambda t}$, где N_0 и N_t — число атомов или активность в начальный момент времени и спустя время t; λ — константа радиоактивного распада, e — основание натуральных логарифмов.

Период полураспада — время, на протяжении которого активность данного радиоактивного препарата уменьшается в два раза. Период полураспада ($T_{1/2}$) связан с константой радиоактивного распада следующим соотношением:

$$T_{1/2} = \frac{0{,}693}{\lambda}.$$

Изотопное разбавление. Изменение радиоактивности вследствие разбавления положено в основу многих расчетов, связанных с применением меченых соединений. С помощью метода изотопного разбавления определяют степень использования питательного вещества из удобрений и почвы, оценивают скорость обновления отдельных соединений в процессе метаболизма или количество трудно выделяемых из тканей организма веществ.

Рад — единица поглощенной дозы радиации, равная 100 *эрг/г* (рентген соответствует 83,7 *эрг/г* ткани). Уровни допустимых доз облучения выражаются в радах.

ОСНОВНЫЕ РАДИОМЕТРИЧЕСКИЕ ПРИБОРЫ И УСТАНОВКИ

Универсальный β-γ-интенсиметр «Луч-А» предназначен для качественного и количественного измерения активностей изотопов, излучающих β-радиацию с минимальной энергией частиц 0,15 *Мэв*, а также γ-радиацию. Легкий, переносный прибор. Используется в качестве дозиметра.

Радиометр ПП-8 — прибор стационарного типа, который служит для полуавтоматической регистрации импульсов, поступающих с разнообразных детекторов радиоактивных излучений — высоковольтных счетчиков Гейгера, со сцинтилляторов и т. п.

Радиометр Б-3 — стационарный прибор, предназначенный для регистрации импульсов от низковольтных счетчиков.

Лабораторные радиометрические установки могут быть укомплектованы из стандартных блоков питания детекторов ядерных излучений, пересчетных устройств и датчиков. К пересчетным устройствам относятся приборы таких типов: ПП-12, ПП-15, ПС-100. К прибору ПП-15 может подключаться блок автоматической печати с цифропечатающей машинкой ЭУМ-23.

Для питания детекторов ядерных излучений используют высоковольтные выпрямители КВСВ (ВСВ-2, ВСВ-3).

Наиболее эффективным методом измерения радиоактивных излучений изотопов, дающих малоэнергетические частицы — трития, углерода-14 и серы-35, являются жидкие сцинтилляторы. Для регистрации вспышек света в таком сцинтилляторе служат специальные установки.

ПОПРАВКИ НА РАДИОАКТИВНЫЙ РАСПАД

В том случае, когда на протяжении опыта активности препаратов за счет радиоактивного распада существенно изменяются, необходимо в данные измерений вводить поправку. Цель поправки состоит в том, чтобы

Поправочные коэффициенты на радиоактивный распад

$\frac{t}{T}$	K^*	$\frac{t}{T}$	K	$\frac{t}{T}$	K	$\frac{t}{T}$	K
0,00	1,00	0,47	1,38	0,94	1,92	1,41	2,64
0,01	1,007	0,48	1,39	0,95	1,93	1,42	2,66
0,02	1,01	0,49	1,40	0,96	1,94	1,43	2,68
0,03	1,02	0,50	1,41	0,97	1,95	1,44	2,70
0,04	1,03	0,51	1,42	0,98	1,97	1,45	2,72
0,05	1,03	0,52	1,43	0,99	1,99	1,46	2,75
0,06	1,04	0,53	1,44	1,00	2,00	1,47	2,77
0,07	1,05	0,54	1,45	1,01	2,01	1,48	2,78
0,08	1,06	0,55	1,46	1,02	2,02	1,49	2,80
0,09	1,06	0,56	1,47	1,03	2,03	1,50	2,82
0,10	1,07	0,57	1,49	1,04	2,04	1,51	2,84
0,11	1,08	0,58	1,50	1,05	2,05	1,52	2,86
0,12	1,09	0,59	1,51	1,06	2,07	1,53	2,88
0,13	1,10	0,60	1,52	1,07	2,09	1,54	2,90
0,14	1,11	0,61	1,53	1,08	2,10	1,55	2,92
0,15	1,11	0,62	1,54	1,09	2,11	1,56	2,94
0,16	1,12	0,63	1,55	1,10	2,13	1,57	2,96
0,17	1,13	0,64	1,56	1,11	2,14	1,58	2,98
0,18	1,14	0,65	1,57	1,12	2,15	1,59	3,00
0,19	1,14	0,66	1,58	1,13	2,17	1,60	3,02
0,20	1,15	0,67	1,59	1,14	2,19	1,61	3,04
0,21	1,16	0,68	1,60	1,15	2,20	1,62	3,06
0,22	1,16	0,69	1,61	1,16	2,22	1,63	3,09
0,23	1,17	0,70	1,62	1,17	2,24	1,64	3,11
0,24	1,18	0,71	1,63	1,18	2,25	1,65	3,13
0,25	1,19	0,72	1,64	1,19	2,27	1,66	3,15
0,26	1,19	0,73	1,65	1,20	2,29	1,67	3,17
0,27	1,20	0,74	1,67	1,21	2,31	1,68	3,19
0,28	1,21	0,75	1,68	1,22	2,32	1,69	3,22
0,29	1,22	0,76	1,69	1,23	2,33	1,70	3,25
0,30	1,23	0,77	1,70	1,24	2,34	1,71	3,27
0,31	1,24	0,78	1,71	1,25	2,36	1,72	3,29
0,32	1,25	0,79	1,72	1,26	2,38	1,73	3,31
0,33	1,25	0,80	1,73	1,27	2,40	1,74	3,33
0,34	1,26	0,81	1,74	1,28	2,42	1,75	3,35
0,35	1,27	0,82	1,75	1,29	2,44	1,76	3,38
0,36	1,28	0,83	1,77	1,30	2,46	1,77	3,40
0,37	1,29	0,84	1,79	1,31	2,47	1,78	3,42
0,38	1,30	0,85	1,80	1,32	2,49	1,79	3,45
0,39	1,31	0,86	1,81	1,33	2,51	1,80	3,47
0,40	1,32	0,87	1,82	1,34	2,53	1,81	3,49
0,41	1,33	0,88	1,84	1,35	2,54	1,82	3,52
0,42	1,34	0,89	1,85	1,36	2,56	1,83	3,54
0,43	1,34	0,90	1,86	1,37	2,58	1,84	3,56
0,44	1,35	0,91	1,88	1,38	2,59	1,85	3,59
0,45	1,36	0,92	1,89	1,39	2,61	1,86	3,62
0,46	1,37	0,93	1,90	1,40	2,63	1,87	3,64

Продолжение

$\frac{t}{T}$	K*	$\frac{t}{T}$	K	$\frac{t}{T}$	K	$\frac{t}{T}$	K
1,88	3,67	2,60	6,05	3,80	13,87	5,00	32,00
1,89	3,70	2,65	6,27	3,85	14,39	5,05	33,12
1,90	3,72	2,70	6,49	3,90	14,88	5,10	34,12
1,91	3,75	2,75	6,73	3,95	15,49	5,15	35,52
1,92	3,78	2,80	6,96	4,00	16,00	5,20	36,60
1,93	3,80	2,85	7,17	4,05	16,45	5,25	38,09
1,94	3,82	2,90	7,46	4,10	17,12	5,30	39,25
1,95	3,85	2,95	7,76	4,15	17,81	5,35	40,45
1,96	3,88	3,00	8,00	4,20	18,17	5,40	42,10
1,97	3,91	3,05	8,25	4,25	18,92	5,45	43,38
1,98	3,94	3,10	8,58	4,30	19,69	5,50	45,15
1,99	3,97	3,15	8,93	4,35	20,40	5,55	46,53
2,00	4,00	3,20	9,21	4,40	21,12	5,60	48,42
2,05	4,16	3,25	9,52	4,45	21,76	5,65	49,90
2,10	4,31	3,30	9,87	4,50	22,65	5,70	51,94
2,15	4,44	3,35	10,18	4,55	23,34	5,75	53,52
2,20	4,57	3,40	10,54	4,60	24,29	5,80	55,70
2,25	4,73	3,45	10,91	4,65	25,03	5,85	57,40
2,30	4,90	3,50	11,36	4,70	26,05	5,90	59,74
2,35	5,10	3,55	11,71	4,75	26,84	5,95	62,18
2,40	5,26	3,60	12,06	4,80	27,94	6,00	64,00
2,45	5,47	3,65	12,55	4,85	28,79	7,00	128,00
2,50	5,64	3,70	12,94	4,90	29,96	8,00	256,00
2,55	5,81	3,75	13,40	4,95	30,88	9,00	512,00
						10,00	1024,00

* Значения поправочного коэффициента на радиоактивный распад $K = e^{0{,}693\frac{t}{T}}$ для различных значений времени t, выраженного в долях периода полураспада T.

сравниваемые активности препаратов были рассчитаны на одну и ту же дату. Расчет изменений активности необходим и при планировании долгосрочного эксперимента. При этом важно знать, какая активность необходима в начальный момент опыта, чтобы в самые поздние даты измерения активностей можно было определить их с требуемой точностью. Поправки на распад можно рассчитывать непосредственно по формуле закона радиоактивного распада, используя таблицы функции e^{-x}. В качестве x используется λt, где λ — константа распада, t — время. Удобнее пользоваться специальными таблицами, в которых приводятся значения поправочных коэффициентов K, которые показывают, во сколько раз уменьшилась радиоактивность вещества за определенный промежуток времени t. Время выражается в долях периода полураспада радиоизотопа T, т. е. $\frac{t}{T}$. Естественно, что λ, t и T должны быть выражены в одних и тех же единицах времени.

Условия определения активности при различных скоростях счета импульсов

$K = \frac{n}{n_\Phi}$	$\Delta = 1\%$		$\Delta = 2\%$		$\Delta = 3\%$		$\Delta = 5\%$		$\Delta = 10\%$	
	N_Φ	N	N_Φ	N	N_Φ	N	N_Φ	N	N_Φ	N
1,3	240 000	350 000	60 000	90 000	27 000	40 000	9 500	14 000	2 400	3 500
1,5	89 000	163 500	22 000	41 000	10 000	18 000	3 600	6 500	900	1 600
1,7	47 000	105 000	12 000	26 000	5 000	12 000	2 000	4 000	470	1 000
2,0	24 000	68 000	6 000	17 000	2 700	7 600	1 000	2 700	240	710
3,0	11 500	46 000	3 000	11 000	1 300	5 100	450	1 800	115	450
5,0	2 000	23 000	500	5 700	200	2 600	80	900	20	230
10,0	500	16 000	130	4 000	60	1 800	20	650	5	160
20,0	150	13 000	40	3 700	20	1 500	6	540	(1,5)	130
50,0	34	11 900	9	3 000	4	1 300	(1,3)	480	(0,34)	120
100,0	11	11 200	3	2 800	—	1 200	(1,4)	450	—	112
—	—	10 000	—	2 500	—	1 100	—	400	—	100

K — отношение скорости счета препарата и фона (n) к скорости счета фона (n_Φ); Δ — ошибка определения активности препарата; N — число импульсов препарата и фона, отсчитанных за t *мин*; N_Φ — число импульсов фона, отсчитанных за t_Φ *мин*.

СТАТИСТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОПРЕДЕЛЕНИЙ АКТИВНОСТИ

Стандартное отклонение при измерении радиоактивности определяется выражением $D = \sqrt{N}$, где N — число зарегистрированных импульсов. Отсюда следует, что с увеличением числа зарегистрированных импульсов возрастает точность результата. Для достижения точности, при которой стандартное отклонение равно 1%, нужно зарегистрировать 10 000 импульсов. Следовательно, время, затрачиваемое на регистрацию, определяется активностью препарата, скоростью счета и заданной точностью измерения.

В случае не очень активных образцов, когда регистрируемая скорость счета от препарата соизмерима со скоростью счета от природного фона, на точности результата сказываются статистические флуктуации фона.

Количество импульсов, которое необходимо зарегистрировать для достижения заданной точности результата, при разных соотношениях скорости счета фона и препарата приведено в таблице.

Радиоавтография

Метод изучения локализации радиоактивных элементов в органах, тканях и клетках, основанный на фотографическом действии ионизирующих излучений на светочувствительные материалы, применяется для качественной характеристики распределения радиоактивного вещества по растению. При строго равных условиях хранения, экспонирования и проявления пленок, а также применения соответствующих эталонов этот метод может использоваться и как количественный.

Предназначенные для радиоавтографии растения фиксируют нагреванием и высушивают, как гербарий, закладывая между листами пористой непроклеенной бумаги под прессом. После этого растения должны быть совершенно сухими, поскольку присутствие кислых соков в толстых жилках и стеблях действует на пленку аналогично закрепителю (т. е. в этих местах она не проявляется). Выделение из влажных растений летучих эфирных масел, альдегидов, спиртов и других восстановителей может вызывать нефотохимическое восстановление серебра, т. е. почернение пленки. Лиофильная сушка (при замораживании под вакуумом), как и сушка при комнатной температуре, не обеспечивает необходимого удаления воды, поэтому растения перед закладыванием в кассеты следует на протяжении нескольких часов сушить при температуре 70—80° С в сушильном шкафу.

Во избежание химического действия образца на рентгеновскую пленку между ними помещают тонкий лист (5—7 *мкм*) полиэфирной пленки. Такая пленка даже у слабых β-лучей C^{14} задерживает лишь 20% радиации. Надписи на пленку следует наносить в момент закладки обычным карандашом, а еще лучше — радиоактивными чернилами. При экспозиции от нескольких дней до нескольких недель к 1 *мл* обычных чернил добавляют 0,5 *мккюри* C^{14}.

Для радиоавтографии обычно используют двухстороннюю рентгеновскую пленку, хотя для этой цели пригоден любой фотографический материал (фотопластинки, плоские форматные пленки, фотобумага). Для автографов крупных объектов применяют фототехническую пленку (например, ФТ-10), выпускаемую в рулонах (шириной 1,2 и длиной 20 *м*). Проявление и фиксирование проводят рекомендуемыми способами для этих материалов. Закладывание растений производят в фотокомнате

при освещении, не влияющем на данный вид материала. Высушенные растения помещают между двумя достаточного размера пленками. Пленки с находящимися между ними растениями удобнее всего сохранять в специальных кассетах для рентгенографии. В случае отсутствия кассет пленки помещают в рубашку из черной бумаги и складывают стопкой в затемненном ящике. Между отдельными парами пленок в бумажной обертке размещают прокладки из картона, стекла, листового железа, толщина которых зависит от энергии излучения радиоактивного изотопа. Эти прокладки помещаются для того, чтобы пленки не могли засветиться от соседних объектов. При мягких излучениях (C^{14}, S^{35}, Ca^{45}) достаточно одной-двух прокладок из картона, при жестких β-излучениях (P^{32}) прокладки должны быть более плотными. Радиоавтографы с γ-излучателями (Zn^{65}, Fe^{59}, Cu^{64}, Co^{60}) вообще не рекомендуется укладывать стопками ввиду того, что даже очень толстые прокладки могут оказаться ненадежными. Закрытый ящик со сложенными пленками хранят в сухом помещении, не передвигая с места, так как растения между пленками могут сместиться, что приведет к возникновению сдвоенных изображений.

Продолжительность экспозиции зависит от чувствительности фотоматериала и радиоактивности растений. Для обычных рентгеновских пленок чувствительностью 180—220 обратных рентген достаточно, чтобы на 1 $см^2$ упало около 1—2 млн. ионизирующих частиц. Экспозицию рассчитывают так: из опытного растения вырезают кусочек известной площади и измеряют его активность на торцовом счетчике, размещая образец в непосредственной близости от окошка счетчика. Затем один милилион делят на число импульсов в минуту, испускаемых образцом площадью 1 $см^2$, и получают время экспозиции в минутах. Для слабых излучателей (C^{14}, S^{35}, Ca^{45} и др.) экспозицию нужно увеличить на 20—30%, для сильных (P^{32}) — немного уменьшить, а для фототехнической пленки и обычных фотопластинок — увеличить в два-три раза. При радиоавтографировании с короткоживущими изотопами необходимо учитывать их распад и соответственно удлинять время экспозиции.

РАДИОАВТОХРОМАТОГРАФИЯ

При использовании радиоактивных изотопов для изучения обмена веществ широкое распространение получила радиоавтохроматография. Метод радиоавтохроматографии заключается в том, что после разделения меченых веществ с помощью хроматографии на бумаге или в тонких слоях готовят авторадиографии хроматограмм. Сопоставляя радиоавтографы хроматограмм с проявленными хроматограммами, получают ценную информацию о характере меченых веществ. Радиоавтохроматография была использована при изучении путей углерода в фотосинтезе.

Изготовление радиоавтографа хроматограммы мало чем отличается от обычной процедуры авторадиографии макрообъектов. Необходимо тщательно следить за тем, чтобы остатки растворителя не влияли на фоточувствительный слой пленки. Экспозиция определяется, как и при макрорадиоавтографии, на основе расчета общего числа частиц, которым необходимо попасть на единицу площади пленки, чтобы ее надежно засветить. Следует избегать сильных надавливаний на пленку, так как сдвиги в эмульсии могут сопровождаться появлением мешающих изображений, а также учитывать самопоглощение радиации в хроматографической бумаге или в тонком слое. Для получения достаточно хорошего автографа нужно брать повышенные активности изотопов.

Особенно удобными являются радиоавтографы тонкослойных хроматограмм, обладающих компактными пятнами разделяемых соединений. После получения автографа соответствующие места хроматограммы могут быть сняты с пластинки и использованы непосредственно для определения радиоактивности с помощью жидкостных сцинтилляторов или счетчиков Гейгера.

Для изготовления радиоавтографов отдельных клеток или тканей разработана специальная методика микрорадиоавтографии. Особенно большие успехи были достигнуты благодаря применению меченного тритием тимидина и микрорадиоавтографии в изучении синтеза ДНК в ядре клеток.

Наиболее частым приемом микрорадиоавтографии является использование специальных ядерных эмульсий, наносимых непосредственно на препарат, подготовленный для микроскопического исследования. Для нанесения эмульсию нагревают так, чтобы желатина расплавилась, и в жидкий раствор опускают предметные стекла, на которых укреплены препараты. После этого препараты хранят на холоду соответствующий промежуток времени, проявляют и закрепляют. Под микроскопом можно рассматривать два изображения, наложенные друг на друга — микроскопический объект и его радиоавтограф. Микроскопическую окраску препарата производят после проявления радиоавтографа, чему способствует то обстоятельство, что эмульсия хорошо пропускает краситель к срезу. Вместо постоянных препаратов часто пользуются давленными.

Способы фиксации препаратов при микрорадиоавтографии зависят от цели эксперимента и характера меченых веществ. Например, для изучения синтеза ДНК можно применять фиксацию, которая сохранит ядерное вещество, но позволит вымыть из клеток неусвоенный предшественник ДНК — меченый тимидин. Изучая биосинтез белка путем включения в белковые молекулы меченых аминокислот, необходимо использовать фиксацию, при которой сохранятся все белки клетки, но растворятся свободные аминокислоты.

Важной характеристикой ядерных эмульсий является размер кристаллов галоидов серебра. Это объясняется тем, что восстановление кристаллов происходит в случае попадания хотя бы одной β-частицы. Поэтому при очень крупнозернистых эмульсиях может случиться так, что восстановленные кристаллы будут покрывать площадь автографа, значительно превышающую те структуры, в которых была сосредоточена метка. Следовательно, необходимо пользоваться эмульсиями, у которых размеры кристалликов значительно меньше размеров тех структур, которые требуется рассмотреть на радиоавтографе. С уменьшением зернистости, как известно, уменьшается и чувствительность, что также следует иметь в виду. В настоящее время разработаны эмульсии, позволяющие получать микрорадиоавтографы для их дальнейшего исследования с помощью электронного микроскопа.

Очень большое значение для разрешающей способности микрорадиоавтографии имеет пробег излучаемых изотопом β-частиц. Если пробег этот велик, то изображение получается рассеянным и трудно будет провести сопоставление радиоавтографа с соответствующими микроскопическими структурами. Удобным в отношении микрорадиоавтографии является тритий, β-частицы которого имеют очень малый пробег.

В таблицах показаны размеры треков для β-частиц различной энергии и величины, характеризующие излучение наиболее часто используемых в биологии изотопов.

Средняя длина треков β-частиц в ядерной эмульсии (плотность 3,815)

Начальная энергия β-частиц, *кэв*	Длина трека, *мк*	Начальная энергия β-частиц, *кэв*	Длина трека, *мк*
10	1,0	450	517
20	2,9	500	600
30	6,0	550	685
40	10,0	600	775
50	14,7	650	860
60	20,2	700	940
70	26,3	750	1035
80	33,2	800	1120
90	40,5	850	1210
100	48,5	900	1310
120	65,7	1000	1490
150	96,2	1200	1840
170	117	1400	2215
200	152	1600	2590
250	215	1800	2950
300	286	2000	3300
350	362	2200	3640
400	438	2400	4000

Энергия β-частиц некоторых изотопов

Изотоп	Энергия β-частиц, *кэв*	Изотоп	Энергия β-частиц, *кэв*
Ca^{45}	250	P^{32}	1710
C^{14}	155	Sr^{90}	540
Cl^{36}	714	S^{35}	167
I^{131}	250 (3%)	H^{3}	18,5
	330 (9%)		
	610 (87%)		
	810 (1%)		

Фотографические рецепты

ПРОЯВЛЕНИЕ РЕНТГЕНОВСКОЙ ПЛЕНКИ

Экспонированные радиоавтографы на рентгеновской пленке рекомендуется проявлять в стандартном проявителе такого состава:

Метол	2,0 *г*
Сульфит натрия кристаллический	180,0 *г*
или безводный	90,0 *г*

Гидрохинон	8,0 *г*
Сода	
кристаллическая	118,0 *г*
или безводная	44,0 *г*
Вода	до 1000,0 *мл*

Рекомендуемое время проявления указывается на этикетке. Температура проявления 18 ± 0,5° С.

Фиксирование следует производить в кислом фиксаже такого состава:

Гипосульфит кристаллический	250,0 *г*
Сульфит натрия	
кристаллический	55,0 *г*
или безводный	27,5 *г*
Серная кислота (уд. вес 1,84)	3,5 *мл*
Вода	до 1000,0 *мл*

Проявители для бромсеребряной фотобумаги, *г* на 1000 *мл* раствора

Характер проявляющего раствора	Метол	Сульфит натрия	Гидрохинон	Сода	Бромистый калий
Нормальный	1,5	50 / 25	3,5	46 / 17	0,5
Нормальный	1,0	26 / 13	3,0	70 / 26	1,0
Мягкий	4,0	24 / 12	—	28 / 10,4	0,6
Контрастный	5,0	80 / 40	6,0	83 / 30,8	2,0
Контрастный	1,5	45 / 22,5	7,0	80 / 29,7	3,0

Примечание. Для сульфита и соды в числителе указан вес кристаллической соли, а в знаменателе — безводной.

Кислоту добавляют лишь после растворения сульфита. После фиксирования пленку промывают в течение 40 *мин* в проточной воде и развешивают для просушки.

ПРОЯВИТЕЛИ ДЛЯ ПЛЕНОК

Мелкозернистый метоловый проявитель (стандартный)

Метол	8,0 *г*
Сульфит натрия	
кристаллический	250 *г*
или безводный	125 *г*

Сода	
кристаллическая	15,5 *г*
или безводная	5,75 *г*
Бромистый калий	2,5 *г*
Вода	до 1000 *мл*

Среднее время проявления — 15 *мин*.

Мелкозернистый метол — гидрохиноновый проявитель с бурой

Метол	2 *г*
Сульфит натрия	
кристаллический	200 *г*
или безводный	100 *г*
Гидрохинон	5 *г*
Бура	
кристаллическая	2 *г*
или безводная	1 *г*
Вода	до 1000 *мл*

Среднее время проявления при 20° С — 15 *мин*. При этом получаются хорошо проработанные негативы, в 2—3 раза увеличивается эффективная светочувствительность пленки. Обычно в 1 *л* можно проявить не более трех катушек пленки. Но если применять подкрепляющий раствор, то в 1 *л* можно проявить 10—12 катушек пленки.

Подкрепляющий раствор

Метол	0,6 *г*
Сульфит натрия	
кристаллический	40,0 *г*
или безводный	20,0 *г*
Гидрохинон	1,4 *г*
Бура	
кристаллическая	4,0 *г*
или безводная	2,1 *г*
Вода	до 200 *мл*

Количество подкрепляющего раствора определяется степенью уноса проявителя пленкой (обычно 12—15 *мл*).

Мелкозернистый метоловый проявитель без щелочи

Метол	7,5 *г*
Сульфит натрия	
кристаллический	200,0 *г*
или безводный	100,0 *г*
Вода	до 1000 *мл*

Среднее время проявления 20 *мин*, перепроявления не бывает. В 1 *л* можно обработать 8 катушек пленки, увеличивая время проявления для каждой на 10%. При использовании подкрепляющего раствора (12—15 *мл* после проявления каждой катушки) количество проявляемых пленок увеличивается до 20.

Подкрепляющий раствор

Метол	2,0 *г*
Сульфит натрия кристаллический	40,0 *г*
или безводный	20,0 *г*
Бура кристаллическая	6,0 *г*
или безводная	4,2 *г*
Вода	до 200 *мл*

Поправка на время проявления при различной температуре растворов

Температура проявителя, °С	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Время проявления в % от рекомендуемого	180	140	120	110	105	100	95	85	70

Фиксажи

Простейший фиксаж состоит из 250 *г* кристаллического гипосульфита (тиосульфата, серноватистокислого натрия, $Na_2S_2O_3$), растворенного в 1000 *мл*.

Быстрый фиксаж

Гипосульфит	250 *г*
Хлористый аммоний	40 *г*
Вода	до 1000 *мл*

Кислые фиксажи

1

Гипосульфит	250 *г*
Сульфит натрия кристаллический	50 *г*
или безводный	25 *г*
Вода	700 *г*

После растворения добавляют небольшими порциями (при помешивании) 15 *мл* уксусной кислоты и доводят объем до 1000 *мл*.

2

Гипосульфит	250 *г*
Метабисульфит калия	40 *г*
Вода	до 1000 *мл*

3

Гипосульфит	250 *г*
Борная кислота	30 *г*
Вода	до 1000 *мл*

Кислые дубящие фиксажи

1

Гипосульфит	250 *г*
Метабисульфит калия	30 *г*
Квасцы хромовые	25 *г*
Вода	до 1000 *мл*

2

Гипосульфит	250 *г*
Сульфит кристаллический	30 *г*
Вода	700 *мл*

Отдельно растворяют 15 *г* алюмокалиевых квасцов в 45 *мл* 30%-ной уксусной кислоты, смешивают оба раствора и доливают водой до 1000 *мл*.

Измерение растительных объектов с помощью теневой фотографии

Растения небольшого размера, проростки, листья, корни, плоды, отрезки колеоптилей, гипокотилей, высечки из листьев, подлежащие измерениям, раскладывают на тонком стекле от фотопластинки размером 9 × 12, 13 × 18, 24 × 30 или 30 × 40 *см*². Положение объектов

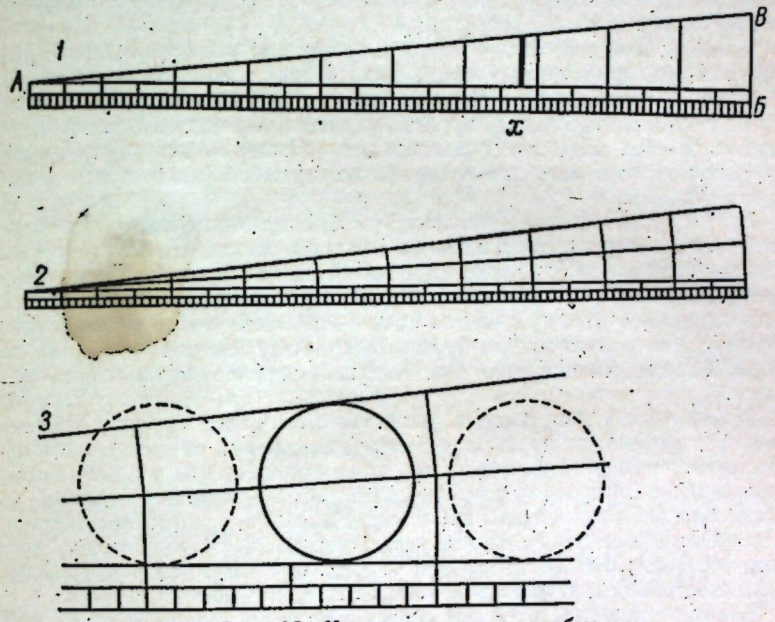


Рис. 18. Клиновидные масштабы:
1 — простой масштаб для измерения прямых отрезков (отрезок *x* равен 6,8 *мм*); *2* — двойной масштаб для измерения диаметра окружностей; *3* — порядок пользования двойным масштабом.

можно зафиксировать, прижимая их сверху таким же стеклом. В фотолаборатории под стекло подкладывают лист фотобумаги соответствующего формата, которая засвечивается сверху от фотоувеличителя, поставленного на максимальное увеличение, или от лампы, расположенной не ближе 1 *м*. После проявления и фиксирования на черном фоне бумаги остаются белые «тени» объектов, размеры которых почти точно отвечают натуральным (небольшим увеличением вследствие параллакса можно пренебречь). Отпечатки крупных объектов измеряются линейкой, а корни курвиметром, используемым в топографии для измерения длины кривых линий на картах. Еще более точные измерения кривых линий достигаются таким образом: вдоль кривой прокатывают зубчатое колесико от ручных часов, затем под увеличением подсчитывают число зубцов и, умножая на шаг зубчатки, находят длину кривой. Шаг зубчатки легко определить, прокатывая колесико вдоль линии известной длины.

Для измерения длины коротких прямых отрезков, длины и ширины семян, диаметра высечек и пр. можно использовать простой или двойной клиновидный масштаб (рис. 18), который изготовляют из тонкого

плексигласа. Линии наносят иглой. Проводят базисную линию *АБ* длиной 10 *см*, в конце ее восстанавливают перпендикуляр *БВ* длиной 1 *см*, который соединяют с другим концом базисной линии при помощи косой линии *АВ*. По мере движения от тупого к острому концу клина длина перпендикуляров изменяется от 10 до 0 *мм*; передвижение на 1 *см* вдоль базисной линии означает уменьшение длины перпендикуляра на 1 *мм*, а перемещение на 1—0,1 *мм* и т. д. (например, длина отрезка *х* равна 6,8 *м*). Изменяя длину линий *АБ* и *БВ*, можно строить масштаб с любой степенью точности.

Двойной масштаб, который используется для измерения диаметров окружностей, представляет собой два простых масштаба, сложенных вместе косыми линиями. Боковая шкала служит для удобства отсчетов.

Чтобы измерить площадь листьев, их отпечатки, полученные на однородной бумаге, вырезают и взвешивают. Можно использовать светочувствительную бумагу для копирования чертежей (синьку) или готовить ее самому.

Светочувствительную цианотипную бумагу приготавливают так: 25%-ный раствор лимоннокислого аммиачного железа (зеленого) и 9%-ный раствор красной кровяной соли смешивают в равных частях и перед употреблением наносят на бумагу ватным тампоном на рассеянном свету. Сушат бумагу в темноте. Можно хранить не более 1—2 месяцев. Отпечатки получают, экспонируя бумагу на прямом солнечном свету или от сильной лампы, и промывают в воде, пока промывная вода не станет бесцветной.

Кроме контактных теневых отпечатков, имеющих натуральную величину, изготовляют увеличенные отпечатки мелких объектов, которые при фотоэкспозиции помещают на предметном стекле в рамку фотоувеличителя. Обычный фотоувеличитель дает 10-кратное увеличение и более. Степень увеличения определяют, помещая в рамку предмет известной величины. Этим способом удобно фиксировать срезы почек, толстых черешков листьев, стеблей и корней для подсчета и измерения поперечного сечения сосудисто-волокнистых пучков.

Теневые отпечатки являются средством для измерений, а также документальным свидетельством и порою ценным иллюстративным материалом.

Изготовление светофильтров

1. Готовят 20%-ный раствор чистой желатины в горячей воде, добавляют несколько капель глицерина и растворяют красители, например тропеолин 000 для длинноволновой (оранжево-красной) области и берлинскую лазурь для коротковолновой (синей). Горячий раствор наливают на очень чистую обезжиренную (щелочью, бензином) стеклянную пластинку, расположенную строго горизонтально на вращающемся диске. Застывшую желатину просушивают в помещении без пыли и покрывают бесцветным лаком. Светофильтры используют на стеклянной пластинке или снимают желатиновую пленку, для чего перед изготовлением пластинки смазывают очень тонким слоем вазелина. Мерой плотности светофильтра служит количество граммов красителя на 700 *г* желатиновой смеси: если взять 5 или 8 *г* вещества, то плотность светофильтра будет обозначаться соответственно 5 или 8.

В качестве красителей применяют тартрацин, фильтергрюн, бенгальский розовый, конго красный, оранж II, пиразоловый желтый, рапид фильтеррот, рапид фильтергельб, рапид фильтергрюн, рапид фильтерблау и др.

2. Неиспользованные (старые) фотопластинки, фотопленку, рентгеновскую пленку, фототехническую пленку, не проявляя, опускают на 10—15 *мин* в раствор фиксажа для удаления галогенного серебра из желатинового слоя и обесцвечивания противоореольного слоя, а затем промывают 30—40 *мин* в проточной воде. После этого пленки погружают на несколько минут в 1%-ный раствор красителя, приготовленный на 1%-ной уксусной кислоте, ополаскивают в воде и высушивают. Плотность и спектральную характеристику светофильтров определяют на спектрофотометре, спектроскопах и подобных приборах.

3. Лист целлофана, вымоченный в теплом растворе краски, высушивают. Такие светофильтры являются непрочными и боятся воды.

4. Лист плексигласа погружают на несколько часов в раствор красителя в этиловом спирте, затем просушивают.

5. Жидкие светофильтры приготовляют следующим образом: раствор красителя наливают в плоскую прозрачную кювету, через которую пропускают свет от источника к объекту излучения. Синий — раствор медного купороса (10 *г/л*), желтый — раствор двухромовокислого калия (20 *г/л*), зеленый — 28,5 *мл* медного купороса с 50 *мл* двухромовокислого калия. Затем все перемешивают и по каплям добавляют аммиак до полного просветления раствора.

Существуют и другие виды жидких светофильтров.

1. Светофильтр, задерживающий сине-фиолетовые, фиолетовые и ультрафиолетовые лучи, состоит из:

фильтерблаугрюна	0,05 *г*,
пиразолгельба	0,5 *г*,
воды	100 *мл*.

2. Светофильтр Фелинга, поглощающий всю часть видимого спектра от линии *С* до линии *L*, состоит из:

медного купороса	34,6 *г*,	растворенного в 200 *мл* воды,
сегнетовой соли	173 *г*,	растворенной в 200 *мл* воды,
воды	200 *мл*.	

3. Светофильтр Цеттнова, задерживающий все лучи, кроме оранжево-желтых и желтых, имеющих длину волны в пределах от 570 до 550 *нм*, состоит из:

азотнокислой меди	164 *г*,
хромовой кислоты	14 *г*,
воды	250 *мл*,

или:

медного купороса	175 *г*,
двухромовокислого калия	17 *г*,
серной кислоты	2 *мл*,
воды	500 *мл*.

4. Пикриновый светофильтр — насыщенный раствор пикриновой кислоты.

5. Пикрионово-медный светофильтр состоит из:

насыщенного раствора пикриновой кислоты	25 *мл*,
10%-ного медного купороса	200 *мл*,
воды	100 *мл*,

или:

насыщенного раствора пикриновой кислоты	50 *мл*,
10%-ного медного купороса	50 *мл*,
воды	150 *мл*.

6. Аураминовый светофильтр — насыщенный раствор красителя аурамина 0; он пропускает преимущественно лучи оранжево-красной части спектра, задерживая голубые, синие и частично зеленые.

7. Ультрафиолетовые лучи хорошо задерживаются растворами сернокислого хинина (1%) или эскулина (1,5%).

Светофильтр для инфракрасных лучей можно сделать в виде двух слоев красного и двух слоев синего целлофана, укрепленных между двумя стеклянными пластинками. Фильтр пропускает лучи с длиной волны не менее 670—690 *нм*. В качестве источника излучения инфракрасной радиации часто применяют обычную лампу накаливания.

Для получения света определенного участка спектра можно комбинировать различные светофильтры. Следует иметь в виду, что при смешении дополнительных цветов спектра получается белый свет.

Центрифугирование

В современной физиологии и биохимии центрифугирование играет очень большую роль в аналитических работах и при фракционировании отдельных компонентов клеток — ядер, хлоропластов, митохондрий, рибосом и т. п.

При вращении пробирок, в которых находятся растворы со взвешенными частицами, развивается центробежная сила, которая вызывает осаждение частиц. Скорость осаждения зависит от величины центробежной силы, вязкости раствора и его плотности, величины, формы и плотности осаждаемой частицы. Количественно скорость осаждения описывается законом Стокса.

Поскольку для осаждения частиц при центрифугировании основное значение имеет центробежная сила, а последняя для разных радиусов роторов центрифуг при одной и той же скорости вращения является различной, то обычно скорости вращения выражаются не числом оборотов за 1 *мин*, а особыми единицами — *g*. Эта единица равна гравитационной постоянной Земли (980 *см/сек*^{2}).

Таким образом, скорость центрифугирования выражают в гравитационных единицах *g*, показывающих, во сколько раз центробежная сила в центрифуге больше земной силы тяжести.

Центробежную силу в *g* рассчитывают по формуле

$$F = \frac{\omega^2 r}{980} = \frac{V^2 r}{89\,500},$$

где ω — угловая скорость, равная $2\pi n$ (n — число оборотов, *сек*$^{-1}$); V — скорость вращения, *об/мин*; r — радиальное расстояние в *см* от оси вращения до границы осадка в центрифужной пробирке, измеренное по горизонтали.

Размер частиц и приближенное значение времени, которое необходимо для осаждения частиц с известными физическими свойствами, можно вычислить по формуле

$$T = 5{,}4\left(\frac{D-L}{D+L}\right)\left(\frac{N}{d^2\cdot(\sigma-\rho)\,V^2}\right),$$

где T — время, *мин*; D — радиальное расстояние в *см* от границы осадка до оси вращения; L — радиальное расстояние в *см* от мениска до оси вращения; N — вязкость жидкости, *н · сек/м*^{2} (1 *пуаз* = 0,1 *н · сек/м*^{2});

σ — и ρ — плотности, *г/см*^{3} частиц и среды; d — средний диаметр частиц, *см*; V — скорость вращения, определяемая числом оборотов в 1 *мин*.

При работе на разных центрифугах необходимо точно рассчитывать силу ускорения по скорости вращения ротора. Для этого пользуются либо формулой, приведенной выше, либо специально составленными номограммами и таблицами.

Скорость центрифугирования в гравитационных единицах (*g*) при различных радиусах вращения

Радиус, *см*	Скорость вращения			Радиус, *см*	Скорость вращения		
	об/сек	*об/мин*	*g*		*об/сек*	*об/мин*	*g*
	167	1000	79		167	1000	226
	501	3000	704		334	2000	720
7	1670	10 000	7900	16	501	3000	1600
	3340	20 000	30000		835	5000	4500
	6680	40 000	126 000		167	1000	226
	10 020	60 000	283 000	20	334	2000	904
	167	1000	113		501	3000	2050
	334	2000	452				
10	501	3000	1000				
	1336	8000	7200				
	2238	14 000	22 000				

Номограмма для расчета относительной силы ускорения при центрифугировании

Для того чтобы рассчитать силу ускорения при центрифугировании, необходимо измерить расстояние от оси вращения ротора до дна центрифужной пробирки (r). Прямая линия, объединяющая значение на правой ординате со скоростью вращения на левой ординате, пересекает промежуточную линию в точке, обозначающей силу ускорения, *g* (рис. 19).

УЛЬТРАЦЕНТРИФУГИРОВАНИЕ

Центрифугирование с высокими скоростями применяется для определения веса и формы коллоидных частиц, клеточных структур и макромолекул в растворах. Интервал значений молекулярных весов, которые могут быть определены с помощью ультрацентрифугирования, составляет от нескольких сотен до сотен миллионов единиц.

В основе метода лежат законы седиментации. Сила седиментации определяется по формуле

$$K\rho = M\,(1 - V_\rho \rho)\,\omega^2 x,$$

где V_ρ — удельный объем частиц, ρ — плотность раствора, $\omega = 2\pi\nu$ — угловая скорость вращения (ν — частота вращения), x — расстояние частиц от центра вращения; x является переменной величиной, а $\frac{dx}{dt}$ характеризует скорость осаждения.

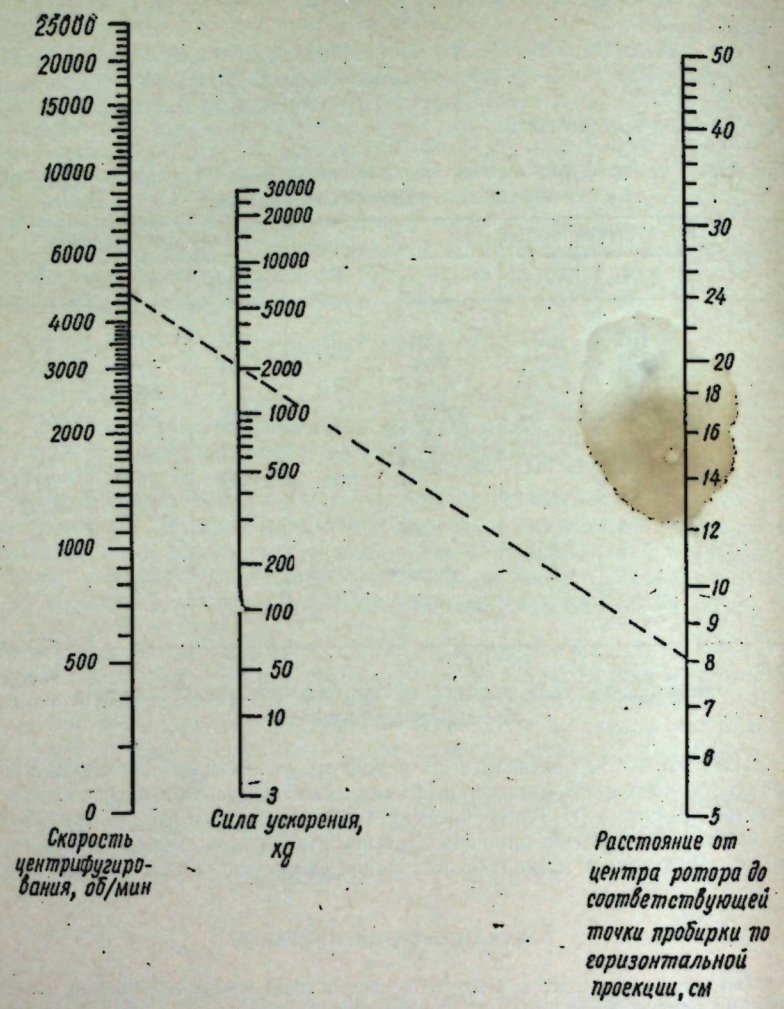


Рис. 19. Номограмма для определения величин ускорений при центрифугировании.

На шкале слева — скорость вращения ротора в *об/мин*, на шкале справа — расстояние в *см* от центра ротора до соответствующей точки в пробирке, например, до ее дна, где будет концентрироваться осадок. В том случае, когда пробирки располагаются в роторе наклонно, измеряют расстояние по горизонтальной проекции. Объединив соответствующие значения скорости вращения ротора и расстояния, на шкале посредине получим силу ускорения в гравитационных единицах. Если нужно найти, с какой скоростью следует проводить центрифугирование, чтобы получить определенную силу ускорения, объединяют значение этой силы и расстояние от центра ротора, продолжают прямую до шкалы слева и находят соответствующее значение скорости вращения в *об/мин*.

Сила седиментации связана с силой трения (f_s) соотношением

$$K\rho = f_s \frac{dx}{dt}.$$

Константой седиментации называют соотношение

$$S = \frac{\frac{dx}{dt}}{\omega^2 x}.$$

Размерность константы седиментации — *сек*, в качестве единицы принят 1 сведберг, равный 10^{-13} *сек*.

Молекулярный вес осаждающих частиц определяется по формуле

$$M = \frac{RT}{D(1 - V_p \cdot \rho)} S,$$

где R — газовая постоянная $\left(8{,}315 \cdot 10^7 \frac{эрг}{град \cdot моль}\right)$;

D — константа диффузии;

T — абсолютная температура.

ЦЕНТРИФУГИРОВАНИЕ В ГРАДИЕНТЕ ПЛОТНОСТИ

Выделение цитоплазменных структур и анализ макромолекул требует создания определенной плотности раствора, используемого при центрифугировании. В качестве веществ, за счет которых повышается плотность раствора, используют сахарозу, цезий солянокислый и др.

Водные растворы, используемые для создания градиента плотности

I. Сахароза

Концентрация, *г/л* (при 20° С)	Плотность		Вязкость, *спуаз*		
	0° С	20° С	0° С	5° С	20° С
50,9	1,020	1,018	—	—	1,14
103,8	1,041	1,038	—	—	1,33
158,9	1,063	1,059	—	—	1,59
216,2	1,085	1,081	3,82	3,17	1,95
275,9	1,109	1,104	—	—	2,45
338,1	1,133	1,127	—	—	3,19
402,9	1,158	1,151	—	—	4,32
470,6	1,183	1,176	14,8	11,6	6,17
541,3	1,210	1,203	—	—	9,38
614,8	1,238	1,230	—	—	15,4
691,9	1,266	1,258	—	—	28,1
771,9	1,296	1,286	238	156	58,5
855,6	1,326	1,316	—	—	147

Удобным является инертный в биологическом отношении продукт — фиколл, представляющий собой полимерный углевод со средним молекулярным весом около 400 000.

При длительном ультрацентрифугировании концентрированных растворов этих веществ в пробирке устанавливается постоянный градиент

II. Цезий солянокислый

Концентрация, *г/л* (при 20° С)	Плотность	
	0° С	20° С
51,9	1,040	1,038
108,0	1,084	1,080
168,9	1,131	1,126
235,2	1,181	1,176
307,2	1,236	1,231
386,4	1,296	1,288
473,2	1,361	1,352
568,8	1,432	1,422
675,0	1,511	1,500
793,0	1,598	1,586
924,5	1,695	1,681
1073	1,804	1,789
1241	—	1,910

III. Фиколл

Концентрация, весовой %	Плотность при 20° С	Относительная вязкость при 20° С, *спуаз.*
10	1,033	5
20	1,068	20
30	1,103	60
40	1,138	180
50	1,171	600

плотности. Макромолекулы, присутствующие в растворе, локализуются в том объеме пробирки, где плотность равна плотности этих макромолекул.

Шкала сит

Размеры частиц выражают в линейных единицах их радиусов или диаметров. Однако в ряде стран используют особые единицы — *меши*, характеризующие размер отверстий сита, через которое проходят данные частицы. Численно меш равен числу отверстий, умещающихся в одном дюйме при использовании проволоки определенного стандарта. Следовательно, чем больше число меш, тем меньше диаметр частиц.

Ниже приводим таблицу (шкалу сит) для перевода мешей в линейные единицы.

Шкала сит

Меш	Диаметр отверстий, *мм*	Меш	Диаметр отверстий, *мм*
325	0,044	25	0,71
270	0,053	20	0,84
230	0,062	18	1,00
200	0,074	16	1,19
170	0,088	14	1,41
140	0,105	12	1,68
120	0,125	10	2,00
100	0,149	8	2,38
80	0,177	7	2,83
70	0,21	6	3,36
60	0,25	5	4,00
50	0,30	4	4,76
45	0,35	3,5	5,66
40	0,42	3,0	6,72
35	0,50	2,5	8,00
30	0,59		

Клеи, замазки и уплотняющие массы

Порометрическая замазка применяется для прикрепления живых тканей (например, листовых пластинок) и влажных перепонок к стеклянным аппаратам. 2 части скипидара и 3 части вазелина сильно нагревают в емкой фарфоровой чашке и в них растворяют 2 части мелко изрезанной сырой резины (типографской резины). Перед употреблением массу нужно слегка подогреть.

Васпар — уплотнитель для анаэробных культур в пробирках. В зависимости от желаемой консистенции сплавляют 1—2 части парафина с 1 частью вазелина. Расплавленную массу выливают поверх культуральной жидкости; после застывания образуется герметическая пробка.

Смазки для шлифов. Можно использовать вазелин, в том числе технический, ланолин и другие незасыхающие масла. Если шлифы находятся под давлением или вакуумом, следует применять смеси из 16 частей сырого каучука, 3 частей вазелина и 1 части парафина или из 2 частей парафина, 2 частей вазелина и 1 части каучука, сплавленных на песчаной бане.

Краска для нанесения меток на органы растений. Для нанесения меток на корнях, листьях и пр. растирают сухую китайскую тушь в 5%-ном растворе декстрина, альбумина или гуммиарабика.

Хромовая смесь для мойки посуды: 63 *г* бихромата калия растворить в 35 *мл* воды и долить концентрированной H_2SO_4 до 1 *л*.

РАЗДЕЛ IV

СТРОЕНИЕ И НАСЛЕДСТВЕННЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТИТЕЛЬНОГО ОРГАНИЗМА

Биохимические процессы происходят в растительных тканях и клетках в определенных структурах: мембранах, ядрах, пластидах, в мономолекулярных слоях. Чем глубже раскрываются механизмы метаболизма, тем теснее связываются отдельные процессы с реальными структурами живой протоплазмы, со специализированными клетками, органами и тканями.

По мере углубления наших знаний о строении растительного тела описательная морфология, анатомия и цитология растений становятся все более функциональными науками, все теснее переплетаются с физиологией и биохимией растений.

Развитие молекулярной биологии и современной генетики внесло в физиологию растений много новых положений и терминов.

Словарь

Абортивный — остановившийся на ранней стадии развития, полностью или вообще не развивающийся.

Аксиллярный (побег, цветок, почка) — пазушный, выросший в пазухе листа.

Алейроновые зерна — цитоплазменные гранулы, окруженные мембраной и содержащие запасные белки. Характерны для клеток в тканях семян.

Андроцей — совокупность тычинок цветка, мужской половой орган высших растений.

Анеуплоидия — увеличение либо уменьшение числа хромосом в клетке, не кратное гаплоидному. Например, клетка является анеуплоидной, если в наборе хромосом содержится 5 шт. хромосом одного типа и по 4 шт. каждой из остальных.

Антимутагены — факторы, понижающие частоту спонтанных или индуцированных мутаций. К ним относятся сульфгидрильные соединения, сильные восстановители типа гипосульфита, спирты и карбонаты.

Антипод (клетка) — одна из трех клеток зародышевого мешка, лежащая на противоположном конце от микропиле.

Апикальная клетка — единичная инициальная клетка в апикальных меристемах некоторых низших растений.

Апикальная меристема — область делящихся клеток в верхушечных частях побега или корня.

Апикальный — концевой, верхушечный. Апекс — кончик, верхушка.

Апогамия — возникновение спорофита из вегетативных клеток гаметофита или из спорофита без образования или слияния гамет. В зависимости от числа хромосом в исходных клетках различают соматическую (диплоидную) и генеративную (гаплоидную) апогамию.

Апомиксис — замена полового размножения неполовым процессом, не связанным со слиянием ядер или клеток.

Апопласт — непротоплазменная часть клетки.

Апопластидия — потеря пластид клеткой, обусловленная тем, что при делении пластиды распределялись неравномерно между дочерними клетками.

Апострофия — расположение хлоропластов против радиальных стенок в клетках палисадной паренхимы при сильном освещении листа.

Ауксотрофы — мутанты бактерий или грибов, которые, в отличие от исходных форм, утрачивают способность расти на минимальной среде, так как мутация блокировала течение процесса, связанного с каким-либо звеном биосинтеза. Для поддерживания ауксотрофов необходимо дополнять среды соответствующими питательными веществами, синтез которых внутри клеток оказался нарушенным.

Аутогамия — самооплодотворение.

Аэренхима — ткань, содержащая между клетками воздушные полости. Служит для обеспечения клеток воздухом в тех случаях, когда органы, обладающие аэренхимой, попадают в анаэробные условия.

Бактероид — видоизмененная форма бактерии, существующая внутри клетки-хозяина, например бактероиды клубеньковых бактерий в клетках разросшейся ткани корня бобовых растений.

Вакуоль — полость в клетке, заполненная клеточным соком. В меристематических клетках имеется множество мелких пузырьков, сливающихся затем в одну большую вакуоль. Клеточный сок может иметь умеренно щелочную или кислую реакцию; в нем содержатся соли, сахара, органические кислоты, танины, белки, антоциановые пигменты и другие метаболиты.

Вакуома — система вакуолей отдельной клетки.

Вентральный — брюшной, относящийся к брюшной (обычно верхней) части горизонтального органа.

Веретено — компонент клетки, возникающий в момент ее деления и представляющий собой нитевидные образования. Под влиянием этих нитей происходит движение хромосом к полюсам клетки.

Гаметы — специализированные половые клетки; при попарном слиянии их образуется новая клетка — зигота, из которой развивается новый организм.

Гаплоидный — половинный, или одинарный, набор хромосом обычных диплоидных видов.

Гейтоногамия — опыление и оплодотворение в пределах одного растения (в отличие от аутогамии — самооплодотворение и самоопыление, происходящие в пределах одного цветка).

Ген — единица наследственного вещества; локализованный участок хромосомы (локус), содержащий ДНК и обусловливающий передачу наследственной информации от клетки к клетке и ее реализацию путем синтеза информационной, матричной и рибосомальной РНК. Гены, занимающие одинаковые места в гомологичных молекулах ДНК и выполняющие сходные функции, называются аллелями.

Геном — гаплоидный набор хромосом с локализованными в нем генами. В более широком понимании — совокупность ядерных элементов генетической конституции организма.

Генотип — совокупность наследственных свойств организма, определяющая норму его реакции при всех возможных условиях среды. Совокупность генотипов популяции растительного вида составляет его генофонд.

Гетерозиготность — наличие в геноме разных аллелей; наследственность, возникшая из слияния двух гамет, которые отличаются по качеству, количеству или расположению генов. Свойство, противоположное гомозиготности, наследственной однородности, обусловленной самооплодотворением, близкородственным скрещиванием.

Гетерозис — наблюдаемое у гибридов первого поколения свойство превосходить по определенным признакам лучшую из родительских форм.

Гетерокарпия — разноплодность, образование на одном и том же растении морфологически и физиологически неодинаковых семян, например, обладающих способностью к немедленному прорастанию и находящихся в состоянии глубокого покоя; обеспечивает выживание вида при наступлении резко неблагоприятных условий. Примеры: лебеда блестящая, марь белая, дурнишник, овес, овсюг, воробейник, рогач песчаный, двоякоплодник прижатый, аксирис, ячмень шестирядный. Твердосемянность у бобовых — проявление гетерокарпии.

Гетеростилия — морфологическое приспособление, обеспечивающее перекрестное опыление. Заключается в том, что в цветках образуются либо длинные тычинки с крупной пыльцой и короткие столбики, либо короткие тычинки с мелкой пыльцой и длинные столбики (у гречихи, примул, льна). Легитимное, или законное, опыление происходит, когда на рыльце пестика попадает пыльца с тычинок такой же длины; при иллегитимном опылении пыльца переносится на рыльца с тычинок, имеющих иную длину.

Гибрид — гетерозиготная особь, возникающая в результате скрещивания генетически различных родительских форм или благодаря мутациям в первоначальной гомозиготе. В широком смысле — любой гетерозиготный организм, независимо от его происхождения. У гибридных потомств происходит расщепление признаков.

Гинецей — женский половой орган высших растений, образуемый несколькими сросшимися между собой плодолистиками или одним плодолистиком.

Гипокотиль — часть стебля проростка (оси), ограниченная снизу корневой шейкой (верхним, базальным концом корня), а сверху — местом прикрепления семядолей, семядольным узлом.

Гольджи аппарат — высокоспециализированная сетевидная или зернистая структура в клетке; локализована у полюсов клетки или на определенных участках цитоплазмы. Состоит из трех, пяти и более парных, слившихся по краям мембран (толщиной около 60 Å), которые образуют полости, цистерны. В некоторых типах клеток встречаются в этом аппарате включения разнообразных гранул. Аппарату Гольджи приписывают секреторную деятельность, но, видимо, этим его функции не ограничиваются. При митозе деление аппарата Гольджи называется гольджикинезом или диктиокинезом, а образующиеся при этом частицы — гольджисомами или диктиосомами.

Дейтоплазма — протоплазматические включения: капельки жира, пигменты, секреторные гранулы и пр.

Дейтосомы — гранулы, выделяемые ядрышком в протоплазму.

Деление редукционное — непрямое, митотическое деление ядра без удвоения хромосом, в результате которого каждое из образовавшихся дочерних ядер содержит лишь половинный набор хромосом.

Диктиосомы — составные части аппарата Гольджи в животной клетке; представляют собой скопления (пачки) плоских мешочков, или цистерн. Выполняют секреторные функции, в частности «выделяют» клеточную оболочку.

Диплоид — клетки или особи, обладающие полным набором гомологичных пар хромосом. Если вместо двух наборов хромосом имеются 1, 3, 4, 5 и т. д., то клетка или особь носят соответственно названия гаплоидной, триплоидной, тетраплоидной, пентаплоидной и т. д.

Дорзальный — спинной, относящийся к спинной (обычно — нижней) части горизонтального органа.

Дорзивентральный — спинно-брюшной, плоский орган, имеющий одну лишь плоскость симметрии вдоль длинной оси, которая делит его на левую и правую стороны. Обе стороны зеркально подобны, но зато спинная и брюшная части построены различно. Дорзивентральность типична для всех листьев и лепестков цветков; исключение — изолатеральные (круглые) листья ситника, колеоптили злаков и т. п.

Изолатеральный — равный во всех плоскостях симметрии. Обозначение применяется для листьев и других дорзивентральных органов, не имеющих различий между нижней и верхней частями.

Инбридинг (инцухт) — самооплодотворение, скрещивание особей, состоящих в более близком родстве, чем это обычно имеет место.

Калиптроген — меристематическая ткань, из которой образуется корневой чехлик.

Каллус — новообразование, разрастающаяся паренхимная ткань, которая образуется в результате ранения растения и состоит из делящихся недифференцирующихся клеток. Часто используется в культуре изолированных растительных тканей.

Кальцификация — накопление карбоната кальция в клеточной оболочке или на ее поверхности.

Камбий — латеральная, боковая меристема, образующая вторичные проводящие ткани. Располагается между ксилемой и флоэмой в стеблях и корнях, имеет форму цилиндра или разделен на полоски (черешки и жилки листа). Сезонные изменения активности камбия обусловливают образование годичных колец на срезе древесины.

Кариодесмы — нити между ядром и цитоплазмой, пронизывающие клеточную оболочку; представляют собой каналы, выстланные протоплазматической двойной мембраной.

Кариокинез — непрямое деление ядра (или митоз), ведущее к образованию двух дочерних ядер.

Кариолиз — растворение клеточного ядра, например, после отмирания клетки.

Кариотип — характеристика ядра клетки путем описания числа и типа хромосом.

Каулифлория — образование цветков и плодов на уже одревеснев-шей части стебля древесного растения из спящих почек (например, какао-вое и иудино деревья).

Киноплазма — часть цитоплазмы, которая принимает участие в циркуляции. Термин используется в тех случаях, когда в клетке имеется статическая, неподвижная часть цитоплазмы. Иногда киноплазму называют эндоплазмой.

Кладодии — листоподобно расширенные зеленые плоские побеги, которые вследствие редукции листьев выполняют их фотоассимиляционную функцию (например, у опунции).

Клейстогамные цветки — нераскрывающиеся цветки; опыление у них происходит в закрытом состоянии, аутогамно.

Клетка — определенным образом дифференцированная отдельность живой протоплазмы, которая ведет себя как одно целое. В понятие клетки у растений нередко включают и оболочку. Протоплазма делится на кариоплазму (ядро), цитоплазму с живыми элементами (пластиды, митохондрии) и неживыми включениями и выделениями. Ядра клеток, цитоплазма, пластиды, митохондрии, являются ауторедуплицирующимися (самовоспроизводящимися) структурами, т. е. существующими лишь в непрерывном ряду поколений, и заново не образуются. В результате дифференциации из образовательных тканей (меристем) возникают специализованные типы клеток.

Клеточная пластинка — первые визуально обнаруживаемые признаки клеточной стенки, разделяющей только что образовавшиеся дочерние клетки.

Кодон — единица генетической структуры (гена), кодирующая положение одной аминокислоты в молекуле белка. Состоит из последовательности трех нуклеотидов.

Колленхима — опорная ткань, состоящая из живых клеток с утолщенными стенками; разновидность паренхимы.

Компартиментация — расчленение полости клетки или протопласта органеллами и мембранами на отдельные изолированные ячейки. Благодаря этому в клетке многие метаболиты имеют несколько фондов.

Конвергенция — схождение признаков; внешнее сходство генетически различных растений в результате однозначного приспособления к аналогичным условиям жизни. Например, некоторые молочаи, партеноциссус, ластовень, произраставшие в пустыне, приняли в процессе эволюции форму, характерную для кактусов.

Кора — 1) ткань стебля или корня, лежащая между эпидермисом и стелой или сосудистыми пучками; 2) внешняя часть цитоплазмы клетки.

Кристы — впячивания внутренней мембраны митохондрии.

Кроссинговер — механизм обмена генами или идентичными участками между хромосомами в профазе первого мейотического деления.

Ксении — гибридные семена, отличающиеся от материнского типа по форме, окраске, величине; отцовская наследственность проявляется в первом поколении. Является либо результатом двойного оплодотворения, при котором мужское ядро, сливающееся с диплоидным ядром эндосперма, благодаря доминантному наследственному фактору, оказывает более сильное влияние, чем материнские гены, либо следствием проявления гибридных признаков у зародыша (метаксении).

Ксилема — сосудистая ткань растения, основной элемент проводящей системы, по которой передвигаются вода и минеральные соли. Состоит из сосудов или трахеид с паренхимными клетками. Выполняет также функции механической, опорной ткани.

Ксилохром — смесь веществ, придающих окраску древесине. Содержит танины, смолы, гумми.

Кутикула — защитный слой на внешней стороне эпидермальных клеток. Она бывает несколько сморщенной или состоит из отдельных

плиток. Кроме кутина, в состав кутикулы входят воска. Кутикула защищает ткани от вредных потерь воды, обеспечивает механическую прочность поверхностных клеток и устойчивость к проникновению посторонних веществ.

Кутин — жироподобное вещество (смесь эфиров жирных кислот), которое отлагается в растительных перегородках, пропитывает клеточные стенки и образует кутикулу. Кутин синтезируется протоплазмой и в жидком виде выделяется через молодую клеточную стенку наружу, где застывает.

Лаг-фаза — период после внесения инокулума в среду, когда рост культуры происходит замедленно либо совсем не происходит. Предшествует логарифмической фазе роста. Лаг-фазой обладают и другие процессы, кинетика которых описывается сигмоидной кривой.

Ламелла — пластинчатое образование мембранной природы. В хлоропластах она является основой структуры гран и внегранальных пластинчатых структур.

Латентный период — промежуток времени между началом действия фактора и признаками ответной реакции (*ср.* лаг-фаза).

Лейкопласты — сравнительно непрочные, неокрашенные пластиды; встречаются во взрослых клетках, скрытых от действия света, и в клетках эпидермиса. Аминопласты накапливают крахмал; в элайопластах отлагаются масла.

Лептома — проводящая часть флоемы.

Лизосома — цитоплазменная органелла, содержащая гидролитические энзимы.

Липопласт — содержащая липоиды глобула.

Липосомы — цитоплазматические глобулы, содержащие масла.

Литоцисты — клетки, содержащие цистолиты.

Ломасома — органелла клетки, обнаруживаемая в периферической части цитоплазмы и связанная с образованием клеточной стенки.

Макрогаметофит — эмбриональный мешок цветковых растений.

Макроспора, мегаспора — более крупная, обычно женская спора гетероспоровых растений. Часто употребляется как синоним макрогаметофита.

Межклетники — межклеточные пространства, которые возникают во время дифференциации тканей и служат для газообмена, проветривания тканей (например, губчатая паренхима, аэренхима) или образуют специальные каналы, например смоляные ходы. По происхождению различают межклетники схизогенные, возникшие вследствие расхождения клеток в стороны, и лизигенные, т. е. образующиеся при растворении клеток (лизисе).

Мезокарп — средний слой стенки плода.

Мезокотиль — часть зародышевого стебля злаковых, лежащая между щитком и основанием колеоптиля.

Мезосома — часть протопласта клетки у некоторых бактерий. Мезосома выполняет функции митохондрии.

Мезофилл — основная ткань, или паренхима листа; охватывает палисадную и губчатую паренхимы.

Мейоз — редукционное деление ядер и клеток, при котором образуются половые клетки, обладающие гаплоидным (одинарным) набором хромосом. Мейоз включает два последовательных деления ядра с одним только делением хромосом. Продолжительность мейоза от нескольких часов до недель и месяцев.

Меристема — образовательная ткань, состоящая из ювенильных, способных к неопределенно долгому активному делению клеток. Различают апикальные, т. е. верхушечные, и латеральные (боковые) меристемы. Интеркалярная (вставочная) меристема образуется в стеблях и обеспечивает удлинение междоузлий. В апикальных меристемах имеется одна (у хвощей и многих папоротников) или несколько инициальных клеток, делящихся на две сестринские клетки, из которых одна остается в меристеме, а другая добавляется к меристематическим тканям, дифференцирующимся в разнообразные специальные ткани. Состоит из очень мелких и тонкостенных клеток, равномерно заполненных цитоплазмой и не содержащих вакуолей. Пластиды встречаются вблизи ядра в виде мелких, не дифференцированных, но постоянно делящихся структур.

Меристемоид — клетка, которая делится с большей активностью, чем окружающие ее клетки.

Микросомы — разнообразные сферические, сильно преломляющие свет плазматические включения размером 0,4—1,6 *мк*, состоящие из белковых и липоидных компонентов. Они содержат примерно 30% всех липоидов и 50% РНК клетки. В микросомах сосредоточены процессы синтеза белков.

Микроспорогенез — образование пыльцы в микроспорангиях (пыльниках) покрытосеменных растений. Археоспора обоих пыльцевых мешков одного пыльника образует большое число диплоидных материнских клеток пыльцы (микроспороцитов), в которых протекают оба мейотических деления, ведущие к образованию в каждом случае четырех микроспор и гаплоидных пыльцевых зерен. Каждое пыльцевое зерно претерпевает со временем митоз, в результате которого образуются клетки: маленькая генеративная и большая вегетативная (клетка пыльцевой трубки). Генеративная клетка делится на две мужские гаметы: у большинства видов еще до открытия пыльников, у других — позднее. Поэтому попавшая на рыльце пыльца может у некоторых объектов состоять из двух или трех клеток.

Микротрубочки цитоплазматические — нитевидные цилиндрические образования, с гладкими стенками, не ветвящиеся. Диаметр 150—200 Å (иногда до 280 Å); внутренний просвет не более 100—200 Å, а толщина стенок 40—80 Å. Длина 0,2—30 *мк*. Могут выполнять опорные функции, участвовать в построении клеточной стенки, внутриклеточного транспорта веществ и в митозе.

Микрофибрилла — тонкая целлюлозная нить, состоящая из нескольких мицелл или элементарных волокон и образующая скелетную часть клеточной оболочки. Размеры микрофибриллы: длина до 5 *мк*, толщина 5 × 8 *ммк*.

Митоз — непрямое деление ядер и клеток, или кариокинез, при котором хромосомы удваиваются и равномерно распределяются между дочерними клетками. Митоз делится на четыре этапа: про-, мета-, ана- и телофазу. Продолжительность митоза от 10 *мин* до нескольких часов. Митотический индекс — количество клеток в митозе в момент наблюдения (в %).

Митохондрии (реже — хондриосомы) — клеточные органеллы, имеющие форму нитей, палочек, шариков или чечевичек. Обладают мощным ферментативным аппаратом, в них осуществляются основные процессы дыхательного метаболизма. Снаружи митохондрии покрыты двойной мембранной оболочкой, к которой прикреплено большое количество внутренних перегородок, имеющих форму складок (крист), мешочков и трубочек.

Модификации — фенотипические ненаследственные изменения, возникающие под влиянием преобладающих условий среды и не оказывающие влияния на генотип. Не нарушают нормального равновесия физиологических процессов организма и соответствия между организмом и окружающей средой.

Морфогенез — возникновение и развитие органов и частей организма; почти всегда сопровождается дифференциацией тканей и появлением отчетливых различий между частями зародыша (почки).

Морфозы — неадаптивные ответные реакции, отклонения растения от нормальной формы, обусловленные редким, непривычным для него воздействием внешней среды. Различают фото-, термо-, хемо-, радио-, гигроморфозы.

Мутагены, мутагенные факторы — условия, которые повышают число мутаций. Они доставляют энергию, которая прямо или косвенно обусловливает химическое преобразование генетического материала. Наряду с температурой мутагенным действием обладают рентгеновы лучи, нейтроны, β- и γ-излучения, ультрафиолетовые лучи, а также многие химические соединения (иприт, перекись водорода, колхицин, плафиллин, ионы тяжелых металлов).

Мутант — особь, у которой произошла генная или хромосомная (геномная) мутация. Мутанты, потерявшие способность синтезировать некоторые жизненно важные соединения (витамины, аминокислоты, предшественники нуклеиновых кислот, ферменты, пигменты и т. д.), называются биохимическими. Отсутствие некоторых жизненно важных синтезов приводит к неспособности мутантов расти на минимальной среде, т. е. не содержащей никаких других соединений сверх того, что необходимо для роста исходного типа. Рост их возобновляется после введения в среду недостающего метаболита. Использование биохимических мутантов является важнейшим методом изучения биосинтезов и путей метаболизма в растениях, а также обнаружения и идентификации малых концентраций недостающего вещества.

Мутация — скачкообразное наследственное изменение отдельных свойств у потомства, обусловленное изменениями в структуре гена (генная мутация) или в числе хромосом (хромосомная мутация). Почковая мутация (спорт) — изменения в меристематической ткани одной из почек. Возникшие после этого органы и ткани, отличающиеся от исходного типа, могут размножаться вегетативно. При половом размножении почковые мутации наследуются лишь в том случае, когда изменением затронуто не менее двух внешних слоев конуса нарастания почки. Если из почки вырастает побег, обладающий тканями мутационного и исходного типа, то такое образование называется химерой.

Наследственность — появление тех же самых или сходных признаков у предков и потомков и передача специфических наследственных задатков, ответственных за образование признаков при вегетативном и половом размножении организмов. Константность наследственности обеспечивается идентичным воспроизведением (ауторепродукцией) носителя наследственности, тогда как ее изменчивость связана с мутациями отдельных наследственных единиц или с перестройками генетической системы при гибридизации. Наследственность различают ядерную, связанную с распределением наследственности в генах, которые локализованы в хромосомах, и внеядерную, экстрануклеарную, экстрахромосомную или цитоплазматическую (неменделевскую) наследственность.

Неотения — преждевременное половое созревание, появление репродуктивных органов уже на ювенильной стадии развития организма.

Нуклеоплазма — 1) содержимое ядра, за исключением хромосом и ядрышка; 2) часть клетки бактерий или синезеленых водорослей, выполняющая функции ядра.

Олеосомы — крупные включения масел в цитоплазму клеток.

Онтогенез — развитие индивидуума, его органов или органелл клетки.

Оперон — группа генов, контролируемых одним геном-оператором.

Оплодотворение двойное. У покрытосемянных в пыльцевой трубке образуются два спермия. Один из них оплодотворяет гаплоидную яйцеклетку, а другой — диплоидное ядро будущего эндосперма.

Опыление — попадание пыльцы на рыльце пестика. Неидентично оплодотворению, при котором происходит слияние половых клеток и попарное соединение их ядер (кариогамия).

Ось — часть высшего растения, несущая листья (стебель, побег, ветка).

Паренхима — основная или наполняющая ткань. Состоит из округлых (изодиаметрических), малодифференцированных клеток и образует ассимиляционные и запасающие органы.

Партеногенез — форма бесполого размножения, при которой из яйцеклетки развивается зародыш без оплодотворения.

Партенокарпия — девственное плодоношение, возникновение бессемянных плодов в результате искусственной стимуляции развития яйца, отсутствия опыления и т. д.

Периблема — ткань в точке роста стебля или корня, лежащая между дерматогеном и плеромой. Из этой ткани образуется кора.

Перидерма — покровная ткань, в состав которой входит пробка (феллема), пробковый камбий (феллоген) и феллодерма, располагающаяся внутрь стелы от феллогена.

Перикарп, перикарпий — околоплодник, плодовая оболочка; створка настоящего плода, которая происходит от разрастания плодового узла или из сросшейся со стенкой плодового узла оси стебля.

Перинуклеарное пространство — пространство между двумя элементарными мембранами, составляющими оболочку ядра.

Перисперм — питательная ткань семени, представляющая часть нуцеллуса и образующаяся вне зародышевого мешка.

Перицикл — внешняя часть стелы, лежащая между флоэмой и корой. Имеется в корнях, реже — в стебле. Может образовывать вторичные органы, например боковые корни.

Пестик — часть гинецея покрытосемянных растений, состоящая из завязи с одной или несколькими семяпочками, столбика и рыльца, которое служит для приема и прорастания пыльцы.

Пиноцитоз — поглощение клеткой амебы капель жидкости или твердых частиц путем образования впячивания внутрь клетки, отделения пузырька и последующего переваривания. В последние годы этот способ поглощения обнаружен у очень многих растительных клеток, он играет важную роль в поступлении и передвижении веществ. При нем происходит образование небольших вакуолей (пиноцитозных пузырьков) в цитоплазме, связанное с переносом в метаболическую зону клетки захватываемых извне веществ. В одной клетке одновременно может быть до 100 тысяч пузырьков.

Плазмалемма (эктопласт) — наружная мембрана протоплазмы, отделяющая ее от клеточной оболочки.

Плазмодесмы — протоплазматические нити (тяжи), имеющие мембранную структуру и соединяющие протопласты соседних клеток. Они

связаны с мембранной эндоплазматической сетью обеих клеток и образуются при их делении. Благодаря наличию плазмодесм и осуществляющемуся через них обмену веществами и сигналами раздражимости протопласты всех клеток организма образуют единое целое — симпласт. Подобные тяжи, выходящие через поры наружных клеточных стенок и сообщающиеся с наружной средой, называются эктодесмами.

Пластидом — совокупность пластид одной клетки.

Пластиды — вязкие плазматические тельца в растительной клетке, четко отграниченные от цитоплазмы двойной мембраной и имеющие нередко внутреннюю систему мембран. Они происходят от сходных примордиальных структур в меристемах, при этом один тип пластид может превращаться в другой. Различают бесцветные пластиды — лейкопласты и окрашенные — хромопласты, среди которых особо важны в физиологическом отношении зеленые пластиды — хлоропласты. Зачаточные пластиды, или пропластиды, размножаются делением.

Плерома — внутренняя часть ткани точки роста стебля или корня сосудистых растений, из которой образуется сосудистый цилиндр и сердцевина.

Плоидность — число наборов хромосом в клетке.

Пневматофоры — дыхательные корни, развивающиеся у некоторых водных и болотных растений; растут из подземных корней или корневищ вертикально вверх и своими окончаниями поднимаются над поверхностью воды или почвы.

Полиплоидия — геномная мутация, заключающаяся в увеличении диплоидного числа хромосом путем спонтанного или вызванного экспериментально добавления целых хромосомных наборов, например: триплоидия ($3n$), тетраплоидия ($4n$), пентаплоидия ($5n$) и т. д. Увеличение числа хромосомных наборов в четное число раз называют *ортополиплоидией*, в нечетное — *анортоплоидией*, умножение набора хромосом одного вида — *аутополиплоидией*, а сочетание наборов разных видов — *аллоплоидией*. Увеличение хромосомных наборов имеет свой предел, так как при чрезмерно увеличенном числе хромосом невозможно нормальное протекание митоза и мейоза.

Полисома — группа рибосом, объединенная молекулой информационной РНК и осуществляющая синтез белка.

Полиспермия — оплодотворение яйцеклетки несколькими спермиями.

Примордий — зачаток органа.

Прокамбий — меристематический предшественник проводящей ткани; состоит из удлиненных узких клеток в плероме.

Протеинопласт — пластида, содержащая запасной белок.

Протопласт — протоплазма отдельной клетки.

Пыльники, микроспорофиллы — вместилища пыльцы цветковых растений, содержащие, как правило, четыре микроспорангия (пыльцевые мешки), в которых образуются микроспоры (пыльцевые зерна).

Пыльцевое зерно — особая форма микроспор, образующихся из микроспороцита (материнской клетки пыльцы) в ходе двух делений мейоза и содержащих, кроме вегетативного ядра (вегетативной клетки), контролирующего рост пыльцевой трубки, генеративное ядро (клетку антеридия). Оба ядра возникают из гаплоидного ядра пыльцевого зерна в процессе митоза. После опыления, т. е. переноса пыльцевого зерна на рыльце гинецея, пыльцевая трубка прорастает через столбик до яйцевого аппарата, генеративное ядро делится вторично и дает начало двум собственно спермиям — клеткам, осуществляющим оплодотворение.

Ядро одного спермия соединяется с ядром яйцеклетки, ядро другого — сливается с ядром вторичного эмбрионального мешка, давая начало эндосперму.

Размножение — производство потомства. Обеспечивает сохранение жизни. Имеет различные формы: бесполое (вегетативное), которое происходит без мейоза и оплодотворения путем простого отделения частей родительской формы или деления клетки; половое, характеризующееся наличием полового процесса, при котором в результате мейоза происходит образование гамет, их слияние и возникновение зиготы, дающей начало новому организму; субсексуальное, или партеногенетическое, т. е. развитие нового организма в результате рекомбинации генов без редукции числа хромосом, амейоза.

Редупликация — удвоение определенного хромосомного сегмента в гаплоидном наборе хромосом.

Репрессор — вещество, образуемое геном-регулятором и способное само по себе либо совместно с корепрессором репрессировать структурные гены соответствующего оперона.

Ретикулум — основа клеточного ядра, хроматиновая сеть, состоящая из окрашивающихся зернышек хроматина и бесцветных нитей ахроматина, или линина. При делении ядра из хроматина возникают хромосомы.

Ретикулум эндоплазматический (эндоплазматическая сеть) — система мелких трубчатых или пузыревидных плазматических образований (диаметром 70—150 *ммк*), окруженных непрерывной мембраной и гомогенным бесструктурным содержимым (цитоплазматическим матриксом). В большинстве клеток эти элементы составляют единую сеть, связанную с другими компонентами клетки.

Рибосомы — плотные сферические цитоплазматические гранулы диаметром около 150—350 Å, являющиеся глобулярными молекулами рибонуклеопротеида и участвующие в синтезе белка. Относятся к базофильной части плазмы и локализованы на поверхности эндоплазматической сети или свободно лежат в цитоплазме. Рибосомы содержат 80—90% всей РНК клетки.

Секреторные клетки — клетки, продуцирующие различные секреты — вещества вторичного происхождения (латекс, различные смолы и т. п.). Не образуют четко обособленных тканей, а встречаются в виде отдельных клеток либо групп клеток.

Семяпочка — макроспорангий высших растений, окруженный завязью. Внутреннюю массу семяпочки составляет яйцевидной формы тельце — нуцеллус, одетый двумя интегументами — покровами, обрастающими его со всех сторон, но оставляющими маленькое отверстие впереди, которое называют микропиле (пыльцевход). Семяпочка при помощи семяножки прикрепляется к плаценте, представляющей собой разрастание тканей стенок завязи. В семяпочке дифференцируется одна или несколько клеток археспория, из которых возникают одна или несколько материнских клеток эмбрионального мешка. Число семяпочек в завязи может колебаться от одной до нескольких тысяч.

Симпласт — *см.* плазмодесмы.

Сингамия — слияние гамет.

Синергида — одна из двух клеток, расположенных возле яйцеклетки в зародышевом мешке.

Ситовидные клетки — основные проводящие элементы флоэмы.

Склереиды — каменистые клетки изодиаметрической формы с сильно одревеснevшими стенками; не имеют живого содержимого, выполняют механические функции.

Склеренхима — механическая ткань выросших частей растения; состоит из склеренхимных волокон (волокон древесины и луба) или из склереидных клеток.

Сома — все тело особи, со всеми клетками, за исключением материнских клеток, спор; соматический — телесный, не относящийся к половому размножению.

Соматическая апогамия — развитие спорофита из ткани гаметофита без слияния ядер. В этом случае спорофит может обладать таким же числом хромосом в клетке, как и гаметофит.

Соматическая мутация — мутация в соматической клетке.

Соматическое удвоение — удвоение числа хромосом в ядрах соматических клеток.

Спора — клетка, из которой возникает растение. У низших растений образуется при мейозе или митозе; у высших — продукт мейоза.

Стела — часть органа растения, к которой относится сосудистая система и связанные с ней ткани. Образует центральный цилиндр корней и стеблей.

Строма — основное вещество пластиды и подобных органелл клетки.

Структурный ген — ген, не связанный с контролем других генов (*ср.* ген-оператор).

Сферосомы (*устар.* микросомы) — цитоплазматические гранулы 0,25—1 *мк*, содержащие липиды и белки и свободно лежащие в цитоплазме. В растительных клетках сферосомы отождествляют с лизосомами, так как в них обнаружены кислая фосфатаза и неспецифические эстеразы. Сферосомы отличаются от лизосом растительной клетки высоким содержанием липидов.

Тапетум — питательная ткань, окружающая клетки антеридиев, которые образуют пыльцевые зерна.

Тератология — учение о болезненных новообразованиях, уродствах у растений.

Тетрада — группа из 4 спор, образующаяся при мейозе споры материнской клетки.

Тигмоморфозы — морфологические изменения, возникающие от соприкосновения с какими-либо предметами.

Тилакоид — фотосинтетическая мембрана, в которой сосредоточен фотосинтетический аппарат (см. ламеллы хлоропластов).

Тонопласт, или вакуолярная мембрана, — поверхность, ограничивающая протоплазму от вакуоли.

Тотипотентность — способность отделенных от растения клеток, частей и тканей при последовательном делении восстанавливать целый растительный организм со всеми его свойствами.

Транзиторный крахмал — подвижный крахмал, находящийся на пути от места образования к местам потребления или отложения в запас и частично отлагающийся в виде мелких скоплений.

Трахеи — сосуды, относительно широкие трубки, образующиеся из продольных рядов многих клеток, у которых стенки на концах более или менее полно растворились. Трахеи в функционирующем состоянии мертвы (не содержат живой протоплазмы), служат для проведения восходящего тока воды и растворенных в ней веществ. Трахеи имеют типичные утолщения клеточных стенок, по которым различают кольцевые, винтовые, сетчатые и лестничные сосуды. Трахеи встречаются у всех покрытосемянных растений и отсутствуют у голосемянных.

Трахеиды — вытянутые трубкообразные, относительно узкие единичные клетки, которые граничат друг с другом концами, имеющими

многочисленные поры. Служат в качестве проводящих элементов ксилемы всех семенных растений, а у голосемянных являются единственным типом проводящих сосудов.

Трихомы — волоски, выросты эпидермальных клеток, имеющие различную форму и функции (защита от перегрева и охлаждения, снижение транспирации, выделение веществ, защита от поедания животными).

Турион — покоящиеся особые образования типа почек, возникающие у некоторых водных растений, например, у ряски. Турионы содержат много запасных веществ и отличаются высокой устойчивостью к низкой температуре. Служат для перезимовки; весной прорастают в нормальные особи.

Фенотип — совокупность всех внешних и внутренних структур и функций организма, которая может быть описана и изучена морфологическими, анатомическими и физиологическими методами; проявление генотипа. Нормальный фенотип возникает в обычных условиях; изменение среды влечет за собой изменения фенотипа в пределах нормы реакции генотипа.

Филлодии — плоские листовые черешки, превратившиеся в ассимилирующие органы вследствие редуцирования листовой пластинки. Встречаются у пустынных акаций.

Филлокладии — зеленые, ассимилирующие отростки стеблей, побеги, принявшие форму и функции листьев вследствие их редукции. Морфологически и анатомически подобны филлодиям.

Флоэма — лубяная часть, в общем внешняя часть сосудистого пучка, состоящая из ситовидных трубок (клетки с живым протопластом, но без ядер) и клеток луба.

Хлоропласты — пластиды дисковидной формы, диаметр которых в среднем 4—6 *мк*; состоят из пачек отграниченных мембранами дисковидных камер (гран) или уплощенных пузырьков (тилакоидов), образующих ламеллу. Ламеллы гран соединяются между собой анастомозирующими ламеллами, и вся эта непрерывная система погружена в матрикс (строму) хлоропласта. Хлорофилл локализуется в гранах, где он связан с частицами, расположенными на поверхности мембран гран.

Хромопласты — пластиды, имеющие продолговатую, лопастную, угловатую, шаровидную форму желтого или оранжевого цвета благодаря включениям каротиноидов. Могут образовываться самостоятельно, а также из хлоропластов и лейкопластов.

Хромосомы — самовоспроизводящиеся ядерные структуры, носители генов или генетически активных локусов, подчиняющиеся во время деления ядер и клетки характерным закономерностям. В норме хромосома состоит из двух функциональных продольных единиц — хроматид. Каждая хроматида распадается на две полухроматиды, иногда и на более мелкие продольные структуры. Основная морфологическая единица хромосомы — хромонема, или хромофибрилла, представляющая собой более или менее закрученную нить (спираль) толщиной 200 А. Двойная спираль имеет диаметр около 500 А, так как между нитями сохраняется пространство. Отдельная нить имеет стержень из нуклеиновой кислоты, заключенный в белковую оболочку. Макромолекулы соединены водородными связями или двухвалентными катионами (Ca, Mg). В покоящемся ядре хромосомы находятся в виде хроматиновых нитей; свою характерную форму и число они принимают во время деления ядра.

Центриоль — очень мелкая микроструктура, находящаяся внутри

центросомы. Она делится на две дочерние центриоли, которые в профазе митоза или мейоза определяют полюсы деления.

Центросома (центросфера) — клеточная органелла, с которой связано формирование веретена при делении ядра; встречается у большинства низших растений и у отдельных клеточных типов мхов, папоротникообразных и голосемянных (но не цветковых) растений.

Цистолиты — внутриклеточные минеральные образования, состоящие из карбоната кальция, кремнезема и т. п.

Цитоплазма — наименее дифференцированная часть протопласта, окружающая все остальные его компоненты (ядро, пластиды и т. д.). Жидкое, не имеющее структуры основное вещество цитоплазмы, называют гиалоплазмой.

Экстенсин — богатый гидроксипролином белок клеточных стенок, участвующий в росте клеток растяжением и в синтезе целлюлозных микрофибрилл.

Эктодесмы — *см.* плазмодесмы.

Элайопласты — лейкопласты, накопляющие липоиды.

Эмергенцы — многочисленные выросты, отчленения органов, представляющие собой защитные приспособления растений (шипы, колючки и пр.). Снаружи они имеют сильно утолщенный и одревеснивший эпидермис, а внутри — жесткую ткань.

Эндосперм — триплоидная ($3n$) питательная ткань зародышевого мешка. Исключения составляют растения типа *Oenothera* ($2n$), *Penaea*, *Fritillaria*, *Plumbaginella* ($5n$), *Peperomia* ($9n$), *Peperomia hispidula* (до $15n$). В результате двойного оплодотворения число хромосом нередко еще больше увеличивается.

Эпидермис — первичная покровная ткань, самый наружный слой клеток, который при дальнейшем росте может быть заменен вторичной тканью — перидермой. Обеспечивает механическую защиту, ограничение транспирации, газообмен (через устьица), а также поглощение воды и питательных веществ.

Ядро клетки — шарообразное, овальное, иногда лопастное тельце, погруженное в цитоплазму. Ядро окружено оболочкой, имеющей при субмикроскопическом исследовании вид двойной мембраны подобно эндоплазматической сети и плазмодесмам, с которыми она связана. В оболочке есть поры, через которые содержимое сообщается с цитоплазмой. Внутри оболочки ядра заключены матрикс ядра, или кариолимфа (ядерный сок), хроматиновая нить, собирающаяся в хромосомы во время деления ядра, и одно или несколько ядрышек. Характерной для ядра является дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК), которая содержит наследственную информацию, тогда как в цитоплазме преобладает рибонуклеиновая кислота (РНК). Размеры ядра зависят от числа и величины хромосом, а также от количества кариолимфы.

Ядрышки — внутриядерные тельца, которые во время деления исчезают, а на стадии телофазы вновь возникают из отдельных пар хромосом (в некоторых растениях их образуется до 10). Они могут снова сливаться, образуя до нового митоза одно крупное ядрышко. Содержимое их вязкое, полутвердое; ядрышки имеют вакуоли и кристаллоподобные включения.

Законы наследственности

Наследственные факторы, контролирующие отдельные признаки организма (гены), передаются от клетки к клетке, не смешиваясь с другими генами. Различные гены гибридов в процессе деления клетки

12 2-28

расходятся по разным гаметам, что определяет их распределение в потомстве.

Так как каждая хромосома имеет идентичную пару, то и гены существуют попарно. Парные гены называются *аллелями*. В хромосоме каждый ген, определяющий признак, занимает определенный участок, который называется *локусом*.

Если в данной клетке обе аллели гена, ответственного за определенный признак, одинаковы, то говорят о гомозиготности, если аллели различны, — о гетерозиготности клетки. В случае гетерозиготности у организма проявляются признаки гена, который называется *доминантным*. Другой ген остается в скрытом состоянии и называется *рецессивным*.

При скрещивании организмов с разными генами возникает гетерозиготное потомство. Первое поколение этого потомства (F_1) более или менее однородно. Поскольку в процессе гаметогенеза происходит независимое распределение генов, то в последующих поколениях наблюдается расщепление признаков. В простейшем случае, когда скрещиваются организмы с двумя разными генами типа *A* и *a*, то возникают комбинации *AA*, *Aa*, *aA*, и *aa*. Если *A* является доминантным геном, признак проявляется в соотношении 3 : 1.

Всю совокупность наследственных свойств организма называют *генотипом*, совокупность внешних признаков особи — *фенотипом*. Один и тот же фенотип может состоять из нескольких генотипов. Например, в приведенном примере фенотип определяется доминантным геном *A*, следовательно, один и тот же фенотип представлен тремя генотипами: *AA*, *Aa* и *aA*. Фенотип с альтернативным признаком *aa* имеет лишь один генотип. Генотипы *aa* и *AA* являются чистолинейными.

В третьем поколении расщепление признаков происходит по таким же закономерностям, приводя к соответствующим соотношениям различных фенотипов.

Первый закон Менделя количественно характеризует расщепления признаков первого гибридного поколения.

Второй закон Менделя — закон независимого распределения признаков; описывает результаты скрещивания гибридов первого поколения. Согласно этому закону в потомстве гибридов наблюдается расщепление признаков в соотношении 1 : 2 : 1.

Третий закон Менделя характеризует результаты скрещивания, когда исходные формы отличаются более чем одной парой признаков.

Закон независимого распределения признаков не является универсальным: при некоторых скрещиваниях родительские признаки остаются в тех же сочетаниях, что объясняется приуроченностью определенных генов к одной и той же хромосоме, причем в наследственной передаче четко выражена тенденция сохранения связи разных генов. Такая связь получила название *сцепления*. В хромосоме может быть несколько групп сцепления генов. В процессе передачи наследственных признаков иногда происходит обмен участками между гомологичными хромосомами гибрида. Это явление называется *кроссинговером*.

Кроссинговер обусловлен обменом сегментами хроматид, когда во время мейоза образуются так называемые перекресты хромосом — *хиазмы*. Частота рекомбинаций двух сцепленных генов зависит от расстояния между ними в хромосоме: чем дальше друг от друга расположены сцепленные гены, тем больше вероятность кроссинговера. На основании оценок степени сцепления генов составляют генетические карты.

ТИПЫ ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ

Цитогенетические изменения, происходящие спонтанно либо под влиянием так называемых мутагенных факторов, например, излучений и особых химических веществ, классифицируют по таким группам: генные мутации, хромосомные мутации и геномные мутации.

Генная мутация (точковая мутация) — это замена пар нуклеотидов в последовательности оснований ДНК мутирующего локуса. При генных мутациях цитологические изменения не наблюдаются.

Хромосомные мутации — наследственные изменения морфологии отдельных хромосом.

Геномные мутации — изменение числа хромосом без нарушения их морфологии. К геномной мутации относят полиплоидию, когда происходит кратное увеличение числа геномов в клетке, и анеуплоидию, при которой изменяется число отдельных хромосом в клетке.

Хромосомные мутации можно изучать, наблюдая в анафазе ненормальности хромосомного аппарата, которые называются *хромосомными аберрациями*.

Наиболее простыми типами хромосомных перестроек являются следующие:

— утрата части хромосомы — делеция;

— удвоение определенного участка хромосомы — дупликация;

— межхромосомное или внутрихромосомное перераспределение генетического материала путем обмена сегментами — транслокация;

— внутрихромосомное перераспределение материала за счет изменения линейного порядка генов в каком-либо сегменте, обусловленного поворотом на 180°.

С перечисленными типами хромосомных аберраций связаны различные структурные изменения хромосом при делении клеток.

РАЗЛИЧИЯ В ЧИСЛЕ ХРОМОСОМ

Изменение числа гаплоидных наборов, когда клетка обладает числом хромосом, кратным гаплоидному набору, называется *эуплоидией*. Изменения, связанные с утратой или добавлением одной или нескольких хромосом, приводят к образованию *анеуплоидов*.

Растения, клетки которых обладают одним полным набором генов (единичным геномом), называются *гаплоидными*.

Если число геномов больше двух, растения называются *полиплоидными*. Можно добиться полиплоидии с помощью обработки семян растений колхицином. Эффективны также ацетонафтол, вератрин, подофиллин, а также гетероауксин.

При скрещивании видов или форм с различными наборами хромосом можно получить гибриды, отличающиеся от родительских форм числом хромосом. Такое явление носит название *аллополиплоидии*.

Число хромосом у культурных растений ($2n$)

Семейство злаковых (*Graminae*)

Кукуруза обыкновенная (*Zea mays* L.) 20
Овес посевной (*Avena sativa* L.) 42
Просо обыкновенное (*Panicum miliaceum* L.) 36
Рис посевной (*Oryza sativa* L.) 24
Пшеница мягкая (*Triticum aestivum* Host.) 42
Пшеница однозерянка (*Triticum monococcum* L.) 14

Пшеница спельта (*Triticum spelta* L.) 42
Пшеница твердая (*Triticum durum* Desf.) 23
Рожь посевная (*Secale cercale* L.) 14
Ячмень двухрядный (*Hordeum distichum* L.) 14
Ячмень многорядный (*Hordeum vulgare* L.) 14

Семейство мотыльковых (*Papilionaceae*)

Арахис подземный (*Arachis hypogaea* L.) 40
Вика посевная (*Vicia sativa* L.) 12
Горох посевной (*Pisum sativum* L.) 14
Клевер луговой (*Trifolium pratense* L.) 14
Клевер ползучий (*Trifolium repens* L.) 32
Люпин белый (*Lupinus albus* L.) 50
Люпин желтый (*Lupinus luteus* L.) 52
Нут культурный (*Cicer arietinum* L.) 16
Фасоль обыкновенная (*Phaseolus vulgaris* Savi) 22
Чечевица культурная (*Lens esculenta* Moench.) 14
Эспарцет виколистный (*Onobrychis viciaefolia* Scop.) 14

Семейство леновых (*Linaceae*)

Лен-долгунец (*Linum usitatissimum* L.) 30; 32

Семейство мальвовых (*Malvaceae*)

Канатник (*Abutilon avicennae* L.) 42
Кенаф (*Hibiscus cannabinus* L.) 36
Хлопчатник обыкновенный (*Gossypium hirsutum* L.) 52
Хлопчатник перуанский (*Gossypium barbadense* L.) 52

Семейство чайных (*Theaceae*)

Чай китайский (*Thea sinensis* L.) 30

Семейство крестоцветных (*Cruciferae*)

Брюква, репа, турнепс — (*Brassica campestris var. rapifera* L.) 20
Горчица белая (*Sinapis alba* L.) 24
Горчица сарептская (*Brassica juncea* Gzern.) 36
Капуста кочанная *Brassica oleracea var. capitata* L. 18; 36
Рапс (*Brassica oleifera* Moench.) 36; 38
Редька посевная (*Raphanus sativus* L.) 18; 36
Рыжик посевной (*Camelina sativa* Crantz.) 42; 40

Семейство маревых. (*Chenopodiaceae*)

Свекла обыкновенная (*Beta vulgaris* L.) 18

Семейство конопленых (*Cannabinaceae*)

Конопля посевная (*Cannabis sativa* L.) 20

Семейство гречишных (*Polygonaceae*)

Гречиха культурная (*Fagopyrum esculentum* Moench.) 16

Семейство пасленовых (*Solanaceae*)

Баклажан (*Solanum melongena* L.) 24; 36; 48
Картофель культурный (*Solanum tuberosum* L.) 48
Махорка (*Nicotiana rustica* L.) 48
Табак настоящий (*Nicotiana tabacum* L.) 48
Томат съедобный (*Lycopersicum esculentum* Mill.) 24

Семейство сложноцветных (*Compositae*)

Земляная груша (*Helianthus tuberosus* L.) 102
Подсолнечник культурный (*Helianthus annuus* L.) 34

Семейство лилейных (*Liliaceae*)

Лук репчатый (*Allium cepa* L.) 16

Семейство розанных (*Rosaceae*)

Абрикос обыкновенный (*Armeniaca vulgaris* L.) 16
Вишня обыкновенная (*Cerasus vulgaris* Mill.) 32
Груша обыкновенная (*Pyrus communis* L.) 34
Земляника лесная (*Fragaria vesca* L.) 14
Земляника садовая (*Fragaria grandiflora* Ehrh.) 56
Малина обыкновенная (*Rubus idaeus* L.) 14; 21; 28
Персик обыкновенный (*Persica vulgaris* Mill.) 16
Слива домашняя (*Prunus domestica* L.) 48
Черешня (*Cerasus avium* Moench.) 16; 24; 32
Яблоня домашняя (*Malus domestica* Borch.) 34

Семейство виноградных (*Vitaceae*)

Виноград культурный (*Vitis vinifera* L.) 38

Семейство зонтичных (*Umbelliferae*)

Морковь (*Daucus carota* L.) 18
Петрушка (*Petroselinum sedetum* L.) 18
Сельдерей (*Apium graveolens* L.) 22
Тмин (*Carum carvi* L.) 20
Укроп (*Anetum graveolens* L.) 22

Семейство тыквенных (*Cucurbitaceae*)

Арбуз столовый (*Citrullus vulgaris* Schrad.) 22
Дыня мелкоплодная (*Melo microcarpus* Pang.) 24
Огурец (*Cucumis sativus* L.) 14
Тыква гигантская (*Cucurbita maxima* Duch.) 24

Физиология клетки

Современная техника позволяет изучать физиологические и биохимические процессы в клетках, клеточных структурах, а также строение крупных полимерных молекул. Углубленные исследования в этом направлении положили начало молекулярной биологии. Причинная связь биологических процессов может быть познана во всей полноте только в результате исследования элементарных процессов, происходящих в молекулах и клеточных структурах (рис. 20—22).

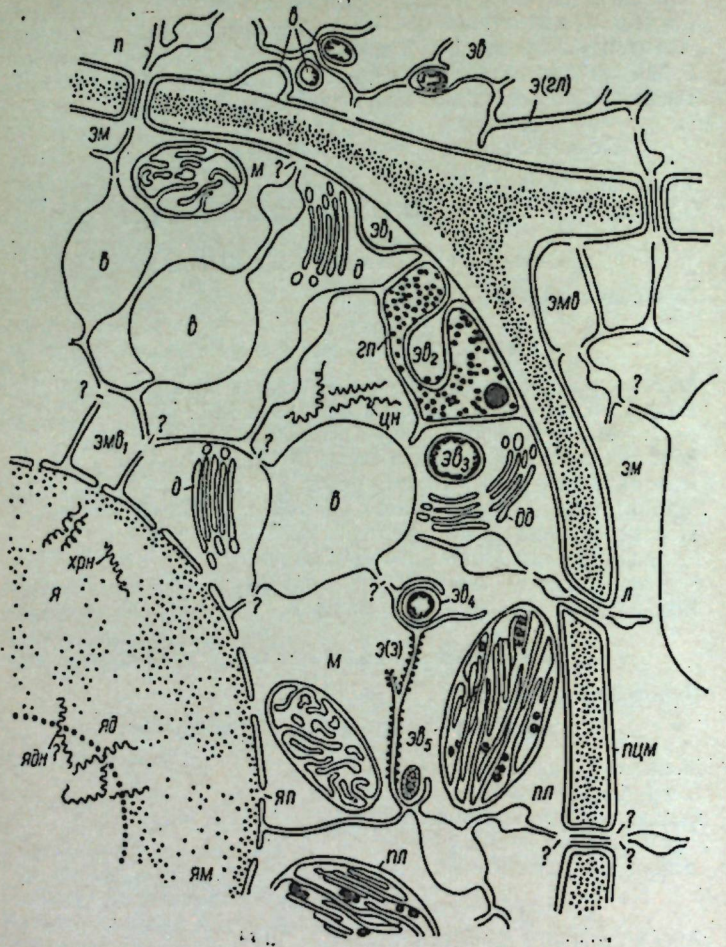


Рис. 20. Схема тонкого строения растительной клетки (по Дюсе, 1959):

э (з) — эргастоплазма с зернистой поверхностью (с гранулами Палада); *э (гл)* — эргастоплазма с гладкой поверхностью (без гранул Палада); вместе они образуют сеть (эндоплазматический ретикулум), которая переходит в *ям* — ядерную мембрану эргастоплазматической природы; *эм* — эктоплазматическая мембрана, впячивания и выросты которой вместе с ядерной мембраной создают непрерывность эндоплазматического ретикулума; *п* — плазмодесмы, пронизывающие пектоцеллюлозную мембрану (*пцм*) с проходящими через них эргастоплазматическими трубочками; *м* — митохондрии; *пл* — пластиды, рассеянные в основном веществе; *д* — диктиосомы (аппарат Гольджи); $эв_1$, $эв_2$, $эв_3$, $эв_4$, $эв_5$ — последовательные состояния — эктоплазматические впячивания, представляющие собой, вероятно, поглощение жидкости, аналогичное пиноцитозу; *дд* — диктиосомы в состоянии деления; *я* — ядро; *яд* — ядрышко; *хрн* — хроматиновые нити; *ядн* — ядрышковые нити (проблематично); *цн* — цитоплазматические нити (проблематично).

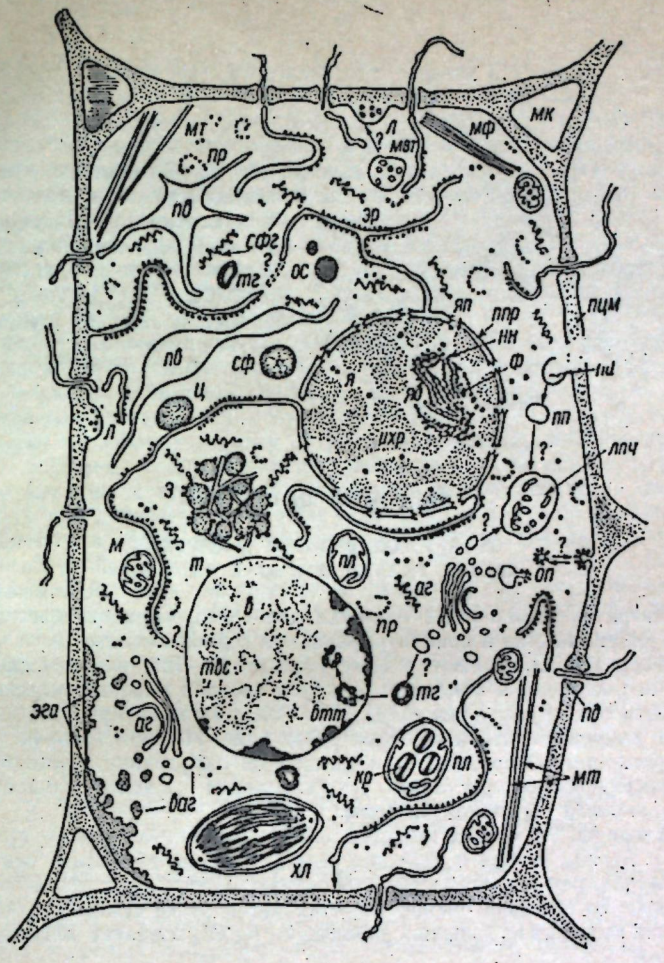


Рис. 21. Общая схема тонкого строения растительной клетки (по Р.К. Саляеву, 1968):

пцм — наружная пекто-целлюлозная оболочка; *мк* — межклетники, образующиеся в углах сопряжения соседних клеток; заполнены жидкостью или воздухом; *пд* — плазмодесмы, соединяющие протопласты соседних клеток; *эр* — канальцы эндоплазматической сети; *пи* — пиноцитозные инвагинации, образующиеся путем впячиваний поверхностей липопротеидной природы мембраны; *пл* — пиноцитозные пузырьки; *лпч* — лизосомоподобные частицы; *в* — зрелые вакуоли; *т* — тонопласт; *пв* — провакуоли; *ям* — ядерная мембрана, образующаяся путем выпячивания наружной мембраны ядра одновременно из наружной и внутренней мембран; *аг* — аппарат Гольджи, продуцирующий вакуоли *ваг*; *эаг* — скопления экскрета аппарата Гольджи; *р* — рибосомы, располагающиеся свободно или на поверхности эндоплазматической сети и на *сфг* — спиралевидных фибриллах гиалоплазмы; *пр* — полирибосомы; *твс* — тонкая вакуолярная структура; *мф* — микрофиламенты; *мт* — микротрубочки; *тг* — транслосомы (толстостенные гранулы, осуществляющие транспорт веществ *втг* в вакуоль; *я* — ядро клетки; *яп* — ядерная пора; *яд* — ядрышко; *ихр* — интерфазные хромосомы. Между наружной и внутренней мембранами, образующими ядерную оболочку, заключено перинуклеарное пространство *ппр*. *М* — митохондрии; *пл* — лейкопласты с крахмальными зернами *кр*; *хл* — хлоропласты; *ос* — осмиофильные гранулы, представляющие собой мельчайшие капельки липидов; *сф* — сферосомы, в которых также скапливается липидное вещество; *мвт* — мультивезикулярные тела; *л* — ломасомы; *оп* — окаймленные пузырьки (синтесомы). Наружная липопротеиновая мембрана образует удлиненные впячивания в виде складок, формируя каналы эндоплазматической сети. Связь этих каналов с каналами эндоплазматической сети, сообщающимся с перинуклеарным пространством, остается проблематичной.

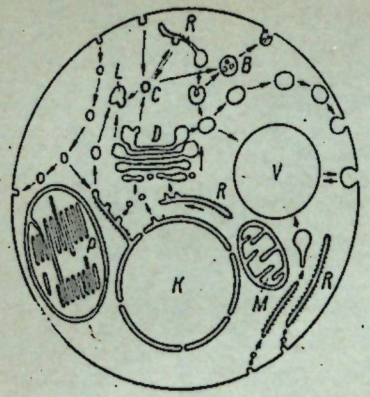


Рис. 22. Возможные превращения мембраны в растительной клетке (по Шнерфу):

B — мультивезикулярные тела; *D* — диктиосомы; *K* — ядро; *L* — цитосомы, лиосомы; *M* — митохондрии; *P* — пластиды; *R* — эндоплазматический ретикулум; *V* — вакуоль (не все из путей превращений доказаны).

Элементы цитохимии

ОБНАРУЖЕНИЕ ИОНОВ В КЛЕТКАХ, СРЕЗАХ ТКАНЕЙ И В ЗОЛЕ РАСТЕНИЙ

Нитраты. Темно-синее окрашивание среза, обработанного раствором дифениламина в концентрированной серной кислоте.

Фосфаты. Смешивают равные объемы 10—15%-ного молибденовокислого аммония и концентрированной азотной кислоты и при необходимости фильтруют. Срез помещают в большую каплю реактива, накрывают покровным стеклом и прогревают 20—30 *мин* при 40° С. Под микроскопом обнаруживают ярко-желтые округленно-крестообразные и звездообразные кристаллы. Та же реакция происходит с золой или азотнокислой вытяжкой из золы.

Хлориды. На срезах выпадает осадок хлористого серебра при обработке $AgNO_3$. Вводя в реакцию аммиак, можно замедлить осаждение и получить белые кристаллы в виде октаэдров, удлиненных овалов и т. д., которые со временем чернеют и становятся более заметными. Азотнокислая вытяжка из золы при добавлении $AgNO_3$ образует хлопьевидный осадок.

Иод (в морских водорослях). Срезы обрабатывают несколькими каплями 20%-ного KNO_2 и 5%-ной HCl, добавляют немного суспензии картофельного крахмала и накрывают стеклом. Зерна крахмала постепенно синеют.

Карбонаты. Срез помещают в каплю соляной или азотной кислоты, наблюдают выделение мелких пузырьков углекислоты. К навеске золы приливают избыток соляной или азотной кислоты. Вытесненная CO_2 количественно улавливается титрованным раствором щелочи.

Калий. Кобальтнитрит натрия растворяют до насыщения в 10%-ной уксусной кислоте. Через несколько минут срез с каплей реактива образует многочисленные желтые кристаллики, видимые под микроскопом.

Аммоний. Срез помещают на дно лунки предметного стекла или на дно часового стекла, добавляют каплю 10%-ного NaOH. В висячей капле из реактива Несслера выделяющийся аммиак образует желтую (коричневую) окраску. Вместо реактива Несслера можно использовать 10%-ную HIO_3, в которой образуются темные балкообразные, часто перекрещивающиеся кристаллы йодистого аммония.

Магний. В атмосферу, насыщенную аммиаком, помещают срезы в каплю Na_2HPO_4. Через 15 *мин* образуются кристаллы $MgNH_4PO_4$.

Кроме того, можно помещать срезы в смесь равных частей 15%-ного уротропина (гексаметилентерамин) и 10%-ной красной кровяной соли. Через несколько минут образуются плоские квадратные кристаллы комплексной соли Mg. Появляющиеся одновременно кристаллы соли Ca имеют форму параллелограммов и балочек.

Кальций. Не слишком тонкие срезы помещают в 10%-ную H_2SO_4. Карбонат кальция растворяется с образованием пузырьков углекислого газа, оксалат — без пузырьков. Сернокислый кальций (гипс) выпадает в виде игольчатых, призматических кристаллов, иногда двойных, имеющих форму ласточкина хвоста. Кислую вытяжку из золы нейтрализуют аммиаком, подогревают и смешивают с избытком кипящего раствора щавелевокислого аммония. Выпадает осадок оксалата кальция.

Железо. Срезы с каплей 1%-ной желтой кровяной соли и 5%-ной HCl образуют синеватую окраску (берлинскую лазурь). Приготовляя срезы и реактивы, следует избегать контакта с железными (стальными) инструментами и посудой. Солянокислая или азотнокислая вытяжка из золы при добавлении раствора роданистого калия образует красное соединение, которое при встряхивании с эфиром переходит в верхний эфирный слой.

Алюминий. Золу растворяют в разбавленной уксусной кислоте, добавляют несколько капель 1%-ного спиртового раствора морина. В ультрафиолете наблюдается ясная желто-зеленая флуоресценция.

Марганец. В петле из платиновой проволоки сплавляют на пламени спиртовки смесь из равных частей соды, калийной селитры и золы. Синевато-зеленая окраска, переходящая в фиолетовую при погружении в разбавленную кислоту, указывает на наличие марганца.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ КАТИОНОВ МЕТОДОМ СПЕКТРАЛЬНОГО ИЛИ ПЛАМЕННО-ФОТОМЕТРИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

Каплю вытяжки сжигают в пламени электрической дуги или горелки и определяют интенсивность линий свечения (эмиссионный спектр).

Для этого используют либо спектрографы, на которых фотографируют спектр и потом расшифровывают интенсивность отдельных линий, либо пламенные фотометры, позволяющие измерить интенсивность свечения спектральной линии строго определенной длины волны λ:

Натрий	желтая (двойная)	589 *нм*
Кальций	оранжевая	622 »
	зеленая	553 »
Калий	инфракрасная	768 »
	фиолетовая	405 »
Литий	красная	671 »

Фиксаторы для цитологических работ

Фиксацией растительных тканей называют процесс быстрой инактивации ферментов в специально подобранных растворах ядовитых веществ. Фиксатор должен убивать клетку, не искажая при этом ее структуры, однако фиксация связана с необратимыми изменениями в том или ином химическом компоненте клетки. Существует большое разнообра-

зие фиксаторов, предназначенных для различных объектов и фиксации ядра и пластид клеток, цитоплазмы и т. п. Фиксация предшествует окрашиванию препарата, в связи с чем раствор должен содержать вещества, играющие роль протравы.

ЯДЕРНЫЕ ФИКСАТОРЫ

Фиксатор Навашина. Используется для фиксации корней и мелких эмбриологических объектов. Состав фиксатора: хромовая кислота 1%-ная — 10 частей; формалин 16%-ный — 4 части; уксусная кислота (ледяная) — 1 часть. Фиксатор готовят незадолго до использования.

Продолжительность фиксации — 24 *час* в темноте.

Фиксатор Карнуа. Используется для изготовления постоянных и давленых препаратов. Состав фиксатора: абсолютный (или 96%-ный) этиловый спирт — 6 частей; хлороформ — 3 части; уксусная кислота (ледяная) — 1 часть.

Продолжительность фиксации — от 2 до 12 *час.*

«Уксусный алкоголь». Применяется в цитологических и эмбриологических исследованиях, особенно для изготовления давленых препаратов. Состав фиксатора: абсолютный (или 96%-ный) этиловый спирт — 3 части; уксусная кислота (ледяная) — 1 часть.

Продолжительность фиксации — от 2 до 12 *час.*

Фиксатор Флемминга. Используется для фиксации мелких объектов. Состав фиксатора: хромовая кислота 1%-ная — 25 *мл*; осмиевая кислота 2%-ная — 5 *мл*, уксусная кислота (ледяная) — 10 *мл*; вода — 60 *мл*.

Продолжительность фиксации — не менее суток. После фиксатора объекты промывают водой.

Фиксатор Модилевского. Используется для эмбриологических работ. Состав фиксатора: хромовая кислота 1%-ная — 9 частей; формалин 16%-ный — 2 части; двухромовокислый калий 5%-ный — 2 части; уксусная кислота 5%-ная — 2 части.

Продолжительность фиксации — 24 *час.*

Фиксатор Чемберлена. Используется при эмбриологических и анатомических исследованиях. Состав фиксатора: спирт этиловый 50—70%-ный — 90 частей; формалин 40%-ный — 5 частей; уксусная кислота (ледяная) — 5 частей.

Продолжительность фиксации — 16 *час.*

Фиксатор Батталья. Применяется для цитологических целей. Состав фиксатора: этиловый спирт 95%-ный — 5 частей; хлороформ — 1 часть; уксусная кислота (ледяная) — 1 часть; формалин — 1 часть.

Продолжительность фиксации — 5 *мин.*

Фиксатор Ньюкамера. Применяется для изучения мейоза у злаковых на давленых препаратах. Состав фиксатора: изопропиловый спирт — 6 частей; пропионовая кислота — 3 части; диоксан — 1 часть; ацетон — 1 часть; петролейный эфир — 1 часть.

Продолжительность фиксации молодых колосьев — сутки при комнатной температуре.

Фиксатор Бродского (ФСУ). Используется в цитохимических исследованиях. При этом хорошо сохраняется РНК. Состав фиксатора: формалин — 3 части; этиловый спирт — 1 часть; уксусная кислота — 0,3 части.

Продолжительность фиксации корней — от 1 до 6 *час*, после чего препараты промывают водой в течение 12 *час* или в 3—4 сменах этилового спирта.

ФИКСАТОРЫ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ МИТОХОНДРИЙ

Фиксатор Левитского. Состоит из трех растворов, в которых последовательно выдерживают материал.

Раствор 1. Хромовая кислота 1%-ная — 3 части; формалин 4%-ный — 17 частей.

Продолжительность фиксации — 2 суток, после чего материал переносится в раствор *2* или *3*.

Раствор 2. Хромовая кислота 1%-ная — 15 частей; осмиевая кислота 2%-ная — 2 части; вода — 18 частей.

Продолжительность фиксации — 6 суток.

Раствор 3. Хромовая кислота 1%-ная — 15 частей; осмиевая кислота 2%-ная — 4 части.

Продолжительность фиксации — 9 суток. После фиксации материал отмывают в воде в течение суток.

Фиксатор Рего. Состав: калий двухромовокислый 5%-ный — 80 частей; формалин — 20 частей.

Продолжительность фиксации — 4 суток в темноте при ежедневной смене раствора. Затем материал переносят на 8—13 суток в 3%-ный раствор двухромовокислого калия и в течение суток промывают водой.

СМЕСЬ ГАММАЛУНДА ДЛЯ ХЛОРОПЛАСТОВ

Состав готовится путем смешивания медного купороса (концентрированного раствора) — 15 частей; формалина — 1 часть; воды — 5 частей.

Продолжительность выдерживания материала — 1—2 недели.

Гистоцитохимические реакции

РЕАКЦИЯ НА ДНК

Наиболее распространенной реакцией для обнаружения ДНК является реакция Фёльгена. Реакция осуществляется после гидролиза нуклеиновой кислоты в нагретой соляной кислоте с помощью специально подготовленного реактива Шиффа (фуксинсернистой кислоты, бисульфита натрия, соляной кислоты). Обычно используют препараты, обработанные фиксаторами Карнуа или Навашина.

Разработаны модификации реакции Фёльгена с заменой основного фуксина на красители, у которых лейкооснования с альдегидными группами апуриновой ДНК образуют флуоресцирующие комплексы, в частности реакции с применением акридинового желтого-SO_2 или аурамина О — акридинового желтого-SO_2. Образующиеся комплексы флуоресцируют при возбуждении их ультрафиолетовыми лучами, причем интенсивность флуоресценции пропорциональна содержанию ДНК в препарате. Для количественного анализа ДНК в клетке применяются специальные приборы — цитоспектрофотометры.

РЕАКЦИИ НА ДНК И РНК

Используя смесь двух красителей — пиронина и метилового зеленого, одновременно выявляют локализацию РНК и ДНК в клетке, поскольку пиронин лучше адсорбируется РНК, а метиловый зеленый связывается с ДНК.

Галлоцианин-хромовые квасцы прочно связываются с нуклеиновыми кислотами и также используются для гистохимического изучения нуклеиновых кислот.

Азур В дает пурпуровую окраску с РНК и сине-зеленую — с ДНК. На препаратах, обработанных смесью метиленового голубого азура В, ядро окрашено в сине-зеленый, а цитоплазма и ядрышко — в пурпуровый цвет.

В ряде случаев применяют методы, удаляющие отдельные компоненты клеточных структур: для ДНК — ДНК-азу, для РНК — РНК-азу.

Содержание ДНК в ядрах клеток различных организмов по Боннеру $\left(\text{в } n \cdot 10^{-12} \frac{г}{\text{ядро}}\right)$

Гаплоидные формы

Кишечная палочка *(Escherichia coli)* 0,005
Дрожжи *(Saccharomyces)* 0,02
Нейроспора *(Neurospora)* 0,04
Аспергилл *(Aspergillus)* 0,04

Диплоидные формы

Кукуруза (*Zea mays* L.) 5
Горох (*Pisum sativum* L.) 10
Подсолнечник (*Helianthus annuus* L.) 10
Табак (*Nicotiana tabacum* L.) 10
Бобы (*Vicia faba* L.) 18
Лук (*Allium cepa* L.) 40
Традесканция (*Tradescantia paludosa*) 52
Тюльпан Кауфмана (*Tulipa kaufmanniana*) 94
Триллиум (*Trillium erectum* L.) 120

РЕАКЦИИ НА ОСНОВНЫЕ БЕЛКИ (ГИСТОНЫ)

Реакция с прочным зеленым (фастгрюн). Краситель является специфичным для основных белков, и по интенсивности его окраски можно судить о локализации белков в клетке. Препараты окрашивают после удаления из клеток нуклеиновых кислот при кипячении в 5%-ном водном растворе трихлоруксусной кислоты. Основные белки окрашиваются в изумрудно-зеленый цвет. Имеются разработанные методы для количественного цитофотометрического анализа гистонов в клетках.

Нингидриновая реакция. Характерна для свободных аминокислот и аминокислот, входящих в состав белковых молекул.

РЕАКЦИЯ НА ЖИРЫ

Для окрашивания жиров используют судан III и судан черный. Срезы или мелкие объекты помещают в раствор красителя, затем переносят в глицерин. Применяют такие растворы красителей: а) 0,1 *г* судана III, 5 *мл* 96%-ного этилового спирта и 5 *мл* глицерина;

б) 0,1 *мг* судана III и по 5 *мл* 70%-ного и 90%-ного этилового спирта.

Клеточный цикл

Недифференцированные клетки, сохранившие способность к делению, в своем развитии от деления к делению проходят интерфазу и фазы митоза. Интерфазу делят на три фазы: пресинтетическую G_1, синтетическую S и постсинтетическую G_2. Во время S-фазы происходит редупликация ДНК, и клетка удваивает ее запас. Во время G_1-фазы в клетке происходят процессы, связанные с подготовкой редупликации, а в G_2 — формирование ферментов и структур, необходимых для запуска митоза.

Наличие S-фазы было установлено благодаря использованию меченого тритием тимидина, который включается в состав ДНК только в процессе ее синтеза.

Продолжительность клеточного цикла — отрезок времени, необходимый для прохождения клеткой всех фаз цикла. Продолжительность цикла слагается из времени G_1, S, G_2 и собственно митоза.

Продолжительность каждой фазы устанавливают путем наблюдений над кинетикой появления меченых митозов и ядер при введении в ткань меченого тимидина-H^3. Для этой цели используют метод микроавторадиографии.

Обычно в меристеме можно встретить клетки, находящиеся в любой из фаз клеточного цикла. В этом случае говорят об асинхронном делении.

Продолжительность фаз клеточного цикла (по Клоузу)

Растение	Фазы, *час*				Общая продолжительность, *час*
	G_1	S	G_2	M	
Традесканция, кончик корня (в среднем)	4	11	3	3	21
То же при 30° С	2	10	2	2	16
» » 21° С	6	11	3	2	22
» » 13° С	15	23	8	5	51
Бобы, кончик корня	2	4	8	2	16
Кукуруза, кончик корня					
инициали	1	8	5	2	14
центр покоя	151	9	11	3	174
клетки стелы, расположенные над центром покоя	2	11	7	2	22
клетки стелы, расположенные на удалении 200 *мк* над центром покоя	4	9	6	4	23

С помощью некоторых химических веществ (гидроксимочевины, 5-аминоурацила и др.), световыми воздействиями и созданием определенного температурного режима синхронизируют деление клеток. При синхронизованном делении будут наблюдаться волны митозов. В прорастающих зародышах семян некоторых растений первые два деления происходят синхронно. В дальнейшем наступает рассинхронизация делений.

Типы клеток растений и их применение в цитофизиологических исследованиях

Клетка	Типичная форма	Примеры	Используются для изучения
Эпидермальная	Форма куба или кирпича	Эпидермис лука, традесканции, сирени и пр.	Проницаемости, движения протоплазмы
Сосудистая	Удлиненная со стенками, укрепленными спиралями, дисками и т. д.	Флоэма; в ксилеме сохраняются только клеточные стенки	Строения протоплазмы, передвижения веществ
Опорная	Удлиненная с толстыми стенками	Лубяные волокна	
Недифференцированная (паренхима)	Сфероидная	Мезофильная ткань, интерстициальные клетки стебля, корня и т. д.	Фотосинтеза, строения протоплазмы
Одноклеточные водоросли	Шарообразная, нитевидная и т. д.	Хлорелла, нителла	Фотосинтеза, дыхания, проницаемости и поглощения веществ
Одноклеточные грибы	Разнообразная	Дрожжи	Обмена веществ, витаминов
Нитевидные грибы	Удлиненная	Нейроспора	Различных реакций биосинтеза

Клетка и субклеточные структуры

РАЗМЕРЫ ЯДЕР КЛЕТОК НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ, *мк*²

Соя (*Glycine hispida* M a x.) 150
Кукуруза (*Zea mays* L.) 280
Кормовые бобы (*Vicia faba* L.) 490
Лук репчатый (*Allium cepa* L.) 570
Традесканция (*Tradescantia paludosa*) 640
Лилия Генри (*Lilium henryi*) 1100

МИТОХОНДРИИ КЛЕТОК

На одну клетку в среднем приходится в протоплазме до 700 митохондрий и 100 хлоропластов. Средний размер митохондрий растений: поперечник — 0,3—1,0; длина — 2,3 *мкм*.

Митохондрии получают после гомогенизирования тканей (размалывания в ступке или измельчения быстро вращающимися ножами) в 0,2—0,5-м. растворе сахарозы и двухкратного центрифугирования. При первом центрифугировании отделяются все более грубые частицы, при втором — осаждаются митохондрии.

Ферментативные функции митохондрий

В митохондриях обнаружены полиферментные системы трикарбонового цикла окисления жирных кислот, окислительного фосфорилирования, биосинтеза фосфолипидов, синтеза пептидов и синтеза аскорбиновой кислоты, а также дегидразы янтарной, глутаминовой, фосфоглицериновой кислот и оксидазы (цитохрома, бетаинальдегида), НАД-цитохромредуктаза, НАДФ-цитохромредуктаза, гексокиназа и цитохром С.

Выделение митохондрий из тканей высших растений

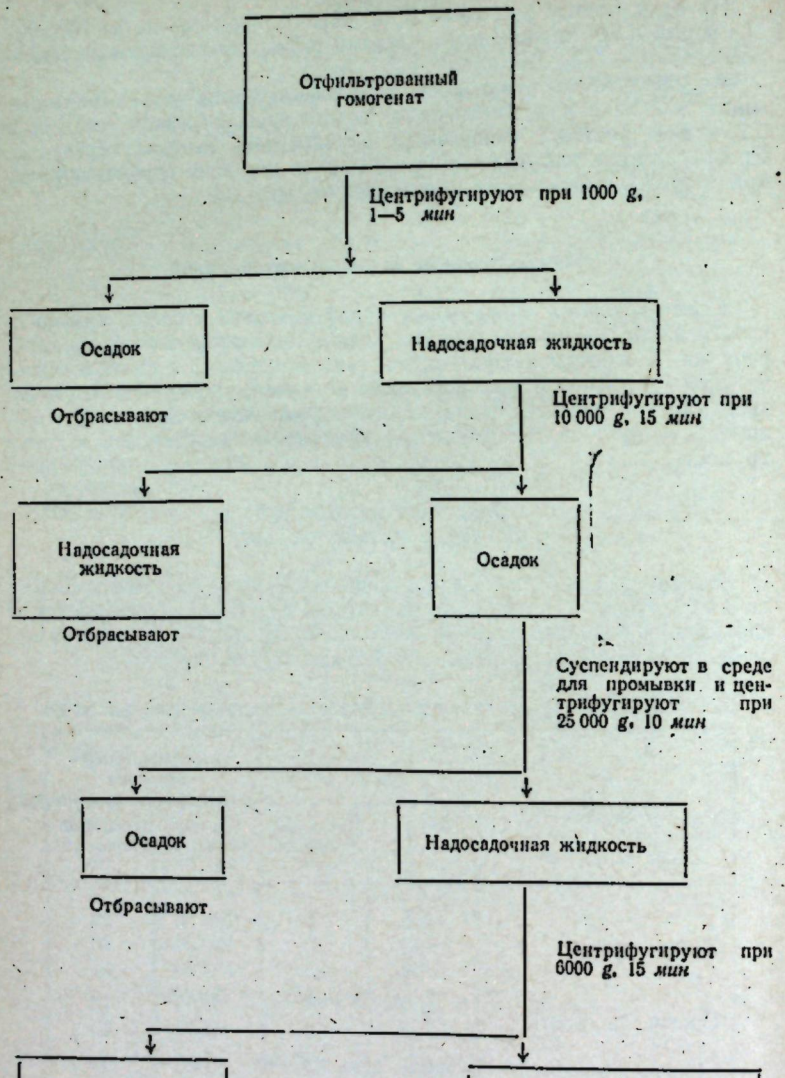
Навеску ткани на холоду помещают для промывки в соотношении 1 : 2 в следующую среду: 0,3-м. маннит, 0,1%-ный бычий сывороточный альбумин, 0,05%-ный цистеин, 0,001-м. ЭДТА, pH 7,2. Быстро растирают (30 *сек*) и, поддерживая pH 7,2, фильтруют через бязь.

Условия центрифугирования для выделения митохондрий растений

Образец	Первое центрифугирование		Второе центрифугирование	
	Центробежная сила, *g* *	Продолжительность, *мин*	Центробежная сила, *g* *	Продолжительность, *мин*
Листья табака	1000	7	100 00	30
	120	10	190 00	20
	2200	20	150 00	30
Проростки гороха	2900	10	7000	10
	1700	15	7500	30
Семядоли арахиса	1800	0,5	18 000	20
Проростки люпина	1000	15	25 000	30
Листья конских бобов	1000	12	16 000	15
Проростки клещевины	500	5	18 000	30
Проростки маша	5000	5	10 000	15

* *g* — ускорение гравитации, равное 9,81 *м/сек*²

Схема фракционирования отфильтрованного гомогената на центрифуге



Условия выделения митохондрий из различных растительных тканей

Растения	Центрифугирование, предшествующее выделению митохондрий		Центрифугирование при выделении митохондрий		Состав среды	pH среды
	g	мин	g	мин		
Проростки гороха	3800	5	7800	15	Сахароза — 0,5-м., ЭДТА — 0,005-м., фосфатный буфер — 0,006-м.	7,3—7,4
То же	4000	10	10 000	10	Сахароза — 0,3-м., ЭДТА — 0,005-м., *трис*-HCl-буфер — 0,2-м.	7,5
Проростки огурцов (гипокотиль)	1500	15	10 000	15	Сахароза — 0,5-м., фосфатный буфер — 0,1-м.	7,4
Проростки клещевины (семядоли)	500	5	18 000	30	Сахароза — 0,5-м., $MgCl_2$ — 0,02-м., фосфатный буфер — 0,1-м.	7,0
Листья табака	1000	7	10 000	30	Сахароза — 0,4-м., ЭДТА — 0,005-м., *трис*-буфер — 0,2-м., цитрат натрия — 0,02-м.	7,8—7,9
Листья шпината	1200	15	18 000	15	KCl — 0,2-м., ЭДТА — 0,05-м., *трис*-буфер — 0,05-м., KH_2PO_4 — 0,01-м., цистеин — 0,005-м., аскорбат — 0,004-м.	7,5
Корни проростков гороха	500	10	10 000	10	Сахароза — 0,4-м., ЭДТА — 0,005-м., *трис*-буфер — 0,001-м., $MgCl_2$ — 0,006-м., цистеин — 0,004-м.	7,2

Продолжение

Растения	Центрифугирование, предшествующее выделению митохондрий		Центрифугирование при выделении митохондрий		Состав среды	pH среды
	g	*мин*	*g*	*мин*		
Корни проростков кукурузы	600	10	17 000	15	Сахароза — 0,5-м., ЭДТА — 0,005-м., фосфатный буфер — 0,13-м.	6,9
Клубни батата	1500	15	10 000	15	Сахароза — 0,25-м., маннит — 0,37-м., ЭДТА — 0,005-м., цистеин — 0,004-м.	7,2—7,5
Клубни картофеля	2300	10	5 000	20—30	Сахароза — 0,5-м., ЭДТА — 0,01-м., *трис*-буфер — 0,05-м., цистеин — 0,01-м.	8,0
Стебли томатов	1000	10	10 000	30	Сахароза — 0,4-м., ЭДТА — 0,005-м., *трис*-буфер — 0,2-м., фосфат калия — 0,01-м., цитрат натрия — 0,02-м.	7,3
Плоды яблони	1000	10	15 000	20	Сахароза — 0,4-м., *трис*-буфер — 0,2-м., ЭДТА — 0,01-м., KH_2PO_4 — 0,01-м., цитрат — 0,02-м., PVP — 5%	7,7—7,8
Плоды лимона	2000	15	18 000	15	Сахароза — 0,6-м., *трис*-буфер — 0,25-м.	7,8

ХЛОРОПЛАСТЫ

Хлоропласты (рис. 23, 24) содержат ферменты, свидетельствующие о разнообразии протекающих в них метаболических реакций. К таким ферментам относятся: инвертаза, амилаза, протеаза, полифенолоксидаза

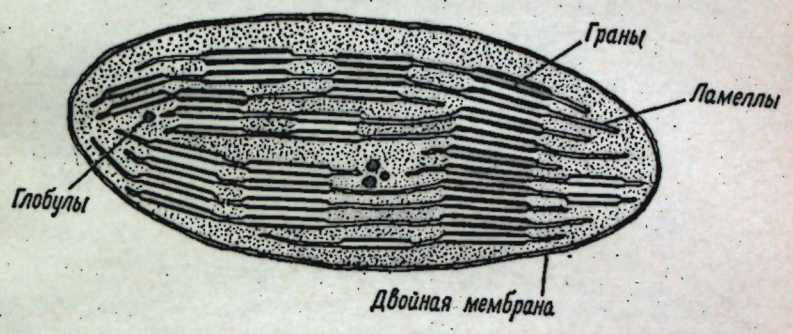


Рис. 23. Схема строения хлоропласта (по Веттштейну).

цитохромоксидаза, липоксидаза, оксидаза гликолевой кислоты, пероксидаза, каталаза, дегидраза, гидрогеназа, фосфорилаза, фосфоглюкомутаза, карбоангидраза, хлорофиллаза, лецитиназа, рибонуклеаза

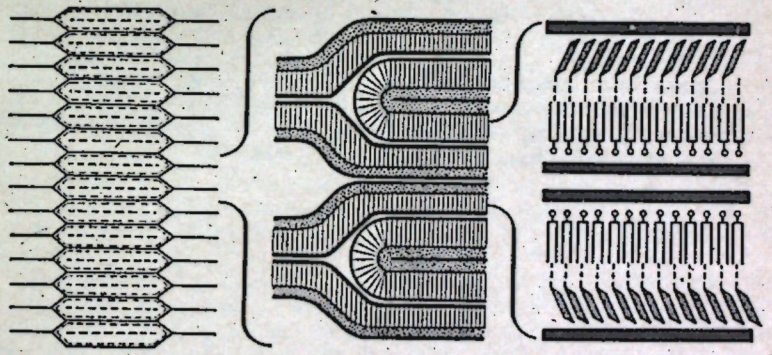


Рис. 24. Схема строения граны хлоропласта:

слева — стопка свернутых белково-липидных мембран, содержащих хлорофилл; в центре — увеличенный элемент граны, показывающий гранальные мембраны и ламеллярные мембраны; справа — молекулярное строение фотосинтетической мембраны, которая представляет собой хлорофиллсодержащий липидный слой, заключенный между белковыми слоями. В белковом слое сосредоточены мультиэнзимные комплексы, осуществляющие фотосинтетические реакции. Каротиноиды включены в липидный слой.

а также комплексы энзимов, осуществляющих реакцию Хилла, фотосинтетическое фосфорилирование, цикл трикарбоновых кислот и окислительное фосфорилирование, синтезы пептидной связи, связей жирных кислот и синтез фосфолипидов.

Состав хлоропластов растений, % на сухое вещество

Вода	140—300
Белки	36,8—46,8
Липоиды	29,0—36,2
Минеральные вещества	
Углеводы и другие вещества	8,1—30,2
Хлорофилл	2,4—4,6

Состав белка хлоропластов растений, % на сухое вещество

Общий азот	15	Пролин	8,4
Зола	1,4	Аспарагиновая кислота	9,7
Гистидин	5,0	Лизин	Следы
Аргинин	0,5	Триптофан	3,0
Тирозин	4,5	Цистин	1,6

Минеральные элементы в хлоропластах

Компоненты	Шпинат	Люцерна	Компоненты	Шпинат	Люцерна
В % на сухое вещество			Фосфор	0,87	0,80
Зола	10	6,50	Железо	0,182	0,120
Калий	2,74	2,21	В *мкг* на 1 *г* сухого вещества		
Натрий	0,84	0,02	Марганец	45,8	69,8
Магний	1,20	0,55	Медь	61,7	50,0
Кальций	0,98	1,02	Цинк	67,1	73,7
Сера	0,31	0,31	Молибден	1,66	4,20
Кремний	0,20	0,99	Кобальт	3,33	4,62

Состав гран хлоропластов: 9% хлорофилла, 3% золы, 0,3% фосфора (1 моль на 1 моль хлорофилла), 0,1% железа (0,18 моля на 1 моль хлорофилла), 0,016% марганца (0,029 моля на 1 моль хлорофилла), 0,068% цинка (0,010 моля на 1 моль хлорофилла).

РАЗДЕЛ V

ОСНОВНЫЕ ВЕЩЕСТВА РАСТЕНИЙ И ИХ ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ

Современная физиология растений тесно сближается с биохимией; во многих областях эти науки взаимно переплетаются, дополняя и обогащая друг друга. Биохимия позволяет познать химическое строение растительной клетки и сущность обмена веществ, представляющих основу и содержание процессов жизнедеятельности растения.

Химия веществ растительного происхождения необычайно богата. Главный компонент живой протоплазмы составляют белки, формой существования которых, по известному определению Ф. Энгельса, является жизнь. Белки синтезируются из аминокислот и пептидов по весьма строго определенной программе, заложенной в нуклеиновых кислотах. Основной строительный и энергетический материал для синтезов поставляют углеводы. Они — главный продукт фотосинтеза, основа целлюлозного скелета клетки. Не менее важное значение в обмене веществ имеют органические кислоты и органические фосфаты, запасающие и поставляющие энергию для химических превращений. Исключительная роль в создании плазматических мембран и компартментации метаболитов и метаболических реакций принадлежит липидам. Вещества фенольной природы, алкалоиды, различные терпены, гликозиды, относившиеся ранее к так называемому вторичному обмену веществ и к отбросам, выполняют очень важные и во многом еще недостаточно изученные функции в жизнедеятельности зеленых растений и гетеротрофных организмов.

В физиологии и биохимии растений широко используется как рациональная химическая классификация веществ, принципы которой соблюдаются в этом разделе, так и эмпирическая биологическая классификация, основывающаяся на физиолого-биохимических функциях отдельных веществ или просто на исторически сложившихся традициях.

Биосинтез в растениях

ВЗАИМОСВЯЗЬ ПРОЦЕССОВ БИОСИНТЕЗА

Синтезы различных веществ, происходящие в клетках живых организмов, связаны между собой. Эта связь показана на схеме «Пути биосинтеза» (рис. 25). В указателе к схеме в алфавитном порядке приводятся названия соединений; возле каждого из них проставлены буквы и цифры, по которым данное соединение можно найти на схеме.

Указатель к схеме «Пути биосинтеза»

Аденилсукцинил-фосфат Е-1
5-Аденозилметионин Д-4
5-Аденозингомоцистеин Е-4
Аденозиндифосфат (АДФ) Ж-2, Ж-8
Аденозинмонофосфат (АМФ) Ж-2
Аденозинтрифосфат (АТФ) Ж-2, Ж-8
Адреналин Д-6
Акрилил-Коэнзим А Г-9
β-Аланил-Коэнзим А В-9
β-Аланин В-9, Г-6
5-Амидоимидазол Г-1
5-Аминоадипиновая кислота Д-9
5-Аминоимидазолкарбоксамид-R-фосфат Д-2
5-Амино-4-имидазол(-N-сукцинил)-карбоксиламидфосфат Д-2
2-Аминоимидазолфосфат Д-7
δ-Аминолевулиновая кислота Д-9
1-Амино-4-формилбутадиен-1,2-дикарбоксиловая кислота Ж-3
Аммиак Д-9, Е-8, Ж-8
Антраниловая кислота Д-5
Д-Арабиноза Г-3
Аргинин Ж-8
Аргининянтарная кислота Ж-8
Аскорбиновая кислота Д-8
Аспарагин Е-8
Аспарагиновая кислота Д-8
Аспарагиновой кислоты семиальдегид Е-7
Аспартил Е-6
Аспартилфосфат Е-7
Ацетальдегид В-6
Ацетат В-6
N-Ацетилглюкозамин-6-фосфат А-2
Ацетил-Коэнзим А Г-7
Ацетилметилкарбинол Д-6
Ацетилфосфат В-4, Г-7
Ацетоацил-Коэнзим А В-8
Ацетомалонил-Коэнзим А Б-7
α-Ацетомолочная кислота Г-6
Ацетон Б-6
Ацетоуксусная кислота В-7
Ацилмалонил-Коэнзим А Б-7
Бетаин Е-3
Бетаинальдегид Д-4
Бутиловый спирт Б-6
2,3-Бутилэтиленгликоль Д-6
Бутирил-Коэнзим А А-7, Б-8
Бутиромалонил-Коэнзим А Б-7
Валин Д-6
Винная кислота Д-6
Водород В-6
Галактоза Б-2
Галактозо-1-фосфат Б-2
Галактоновая кислота В-1
3-Гидроксиантраниловая кислота Ж-4
β-Гидроксибутирил-Коэнзим А Б-8
3-Гидроксикинуренин Ж-4

Гидроксипролин Ж-9
5-Гидрокситриптофан Ж-5
Гипоксантин Е-1
Гистамин Г-1
Гистидин Д-1
Гистидинолфосфат Е-1
Гликоген Б-1
Гликолевая кислота Д-4
Гликолевый альдегид В-5, Д-4
Гликоциамин Ж-9
Глиоксилевая кислота Д-4, Г-8
Глицерин А-6
1-Глицеролфосфат А-6
Глицин Г-4
Глицинамидрибозил-*R*-фосфат Г-3
Глутамин Е-9
Глутаминовая кислота Д-9, Г-1
Глутаминовой кислоты семиальдегид Е-9
Глюкоза Б-2
Глюкозамин А-3
Глюкозамин-6-фосфат А-3
Глюкозо-1-фосфат Б-2
Глюкозо-6-фосфат Б-3
Глюкозо-6-фосфорная кислота В-3
Глюколактон-6-фосфат Б-3
Глюкуроновая кислота В-2
Гомогентизат Г-5
Гомосерин Е-6
Гомоцистеин Е-4
Гуанозиндифосфат Д-2
Гуанозинмонофосфат Д-2
Гуанозинтрифосфат (ГТФ) Д-2
Гулоновая кислота Г-1
Дегидроацил-Коэнзим А А-8
Дегидрохиноновая кислота Г-5
Дегидрошикимовая кислота Г-5
Дезаминодипиридиннуклеотид Ж-2
Дезоксиметилцитидинфосфат Д-2
Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) Е-2
Дезоксирибозофосфат Б-5
Дезоксиуридинфосфат Е-3
Дезоксицитизинтрифосфат (ЦТФ) Е-3
Диаминопимелиновая кислота Д-8
Диацетил Г-6
Дигидроксиацетонфосфат А-5
Дигидроксифенилаланин (ДОПА) Д-6
Дигидроксифенилаланинамин Д-6
Дигидрооротовая кислота Ж-6
Диглицериновая кислота А-8
Диметилглицин Е-3
Диметилэтаноламин Д-4
2,5-Диоксифенилуксусная кислота (гомогентизиновая кислота) Г-5
1,3-Дифосфоглицериновая кислота Б-5
Дифосфо-Коэнзим А Г-7
Жирные кислоты Б-7
Жиры А-7
Изовалерил-Коэнзим А Е-7

Изолейцин Ж-8
Изолимонная кислота В-9
Изопентанилдифосфат Б-9
Имидазолацетолфосфат Е-1
Имидазолглицеролфосфат Ж-1
Индол-3-глицеролфосфат Д-5
Индолил-3-глицерол Д-5
β-Индолилуксусная кислота (ИУК) Е-5
Инозинфосфат Е-1
Капроил-Коэнзим А Б-6
Карбамилглутаминовая кислота Е-9
Карбамилфосфат Е-8
α-Кетоадипиновая кислота Д-9
β-Кетоацил-Коэнзим А Б-8
α-Кетовалериановая кислота Д-6
5-Кетогалактоновая кислота В-1
α-Кетоглутаровая кислота Г-9
3-Кетогулоновая кислота Г-1
5-Кетогулоновая кислота Г-2
2-Кето-3-дезокси-7-фосфоглюкогептоновая кислота Г-5
α-Кетоизовалериановая кислота Д-6
Кетолейцин Д-7
α-Кетомасляная кислота Ж-7
α-Кето-β-метилвалериановая кислота Ж-8
α-Кето-β-оксимасляная кислота Ж-7
α-Кетопантотеновая кислота Д-6
Кефалин А-9
Кинуренин Ж-4
Коэнзим А Г-7
Крахмал Б-1
Креатин Ж-9
Креатинин Ж-9
Кротонил-Коэнзим А Б-8
Ксантогеновая кислота Д-1
Ксантозинфосфат Д-1
Ксилитол В-3
Ксилоза Г-3
Ксилулоза В-3
Д-Ксилулозо-5-фосфат В-4
Лактоза Б-1
Лактозо-1-фосфат Б-1
Ланостерол Б-9
Лейцин Д-7, Е-7
Лецитин А-8
Лимонная кислота В-8
Лизин Д-8
Маленлацетоуксусная кислота Г-6
Малонил-Коэнзим А В-7
Малоновой кислоты семиальдегид Б-9
Манноза В-3
Маннозо-6-фосфат В-3
Масляная кислота Б-6
Масляный альдегид Б-6
Мевадат Б-8
Мевалоновая кислота Б-8
Меланины Д-6
β-Метилкротонил-Коэнзим А Д-8
Метилмалонил-Коэнзим А В-9
Метилоксиглутарил-Коэнзим А В-8

Метионин Д-3
Молочная кислота Д-1
Мочевина Е-9
Мукополисахариды А-1
Муравьиная кислота Б-7
Никотинамиддинуклеотид (НАД) Б-5
Никотинамиддинуклеотид восстановленный (НАД-H_2) Б-5, Ж-1
Никотинамиддинуклеотидфосфат (НАДФ) Ж-1
Никотинфосфат Ж-2
Никотин Ж-2
Никотиновая кислота Ж-2
Норадреналин Д-6
β-Оксиацил-Коэнзим А Б-8
β-Оксибутирил-Коэнзим А Б-8
β-Оксизовалерил-Коэнзим А Д-8
β-Оксипропионовая кислота В-9
Орнитин Ж-9
Оротидинфосфат Ж-4
Оротовая кислота Ж-5
Пантотеин Д-7
Пантотенилцистеин Д-7
Пантотеновая кислота Д-7
Пантеновая кислота Д-7
Пировиноградная кислота Г-6
Пирролин-5-карбоксиловая кислота Ж-9
Порфирины Ж-9
Порфобилиноген Е-9
Префеновая кислота Г-5
Пропиловый спирт В-9
Пропионил-Коэнзим А Г-9
Пропионовая кислота В-9
Д-Рибоза Г-3
Рибозиламинофосфат Г-3
Д-Рибозилдифосфат Г-4
Д-Рибозо-5-фосфат В-4, В-3
Д-Рибулозо-1,5-дифосфат В-5
Д-Рибулозо-5-фосфат В-4
Рибонуклеиновая кислота (РНК) Е-2
Саркозин Д-3
Сахароза В-2
Седогептулозофосфат Б-4
Серин Г-4
Серотонин Ж-6
Сквален Б-9
Сукцинат Г-9
Сукцинилглицин Д-9
N-Сукцинил-2,6-диаминопимелиновая кислота Д-8
Сукцинил-Коэнзим А Г-9
Таурин Е-5
Тимидинфосфат Д-2
Тирозин Г-5
Треонин Ж-6
Триптофан Е-5
Трифосфомевалоновая кислота В-8
Углекислота А-7, Б-5, В-6, В-7, В-9, Г-2, Г-9, Ж-8
Уксусная кислота В-6
Урацил Е-3
Уреидоянтарная кислота Е-8
Уридиндифосфат (УДФ) Б-2

Уридиндифосфатгалактоза (УДФ-галактоза) Б-2
Уридиндифосфатгалактуроновая кислота В-2
Уридиндифосфатглюкоза (УДФ-глюкоза) В-2
Уридиндифосфатглюкуроновая кислота В-2
Уридинмонофосфат (УМФ) Ж-3
Уридинтрифосфат (УТФ) Ж-2
Урокановая кислота Д-1
Фарнезилдифосфат Б-9
Фенилаланин Д-5
Фенилпировиноградная кислота Д-5
Фолиевая кислота Д-3
Формиламидогуловая кислота Г-1
Формиламидоимидазолкарбоксиамидофосфат Д-1
Формилглицинамидфосфат Г-3
Формилглицинамидинфосфат Г-3
Формилкинуренин Ж-5
Фосфогидроксипировиноградная кислота Г-5
2-Фосфоглицериновая кислота В-5
3-Фосфоглицериновая кислота Б-5
Фосфоглицериновый альдегид Б-5
6-Фосфоглюконовая кислота В-3
4-Фосфопантотеин Д-7
Фосфорный эфир аспарагиновой кислоты Е-7
Фосфосерин Г-4
Фосфоэнолпировиноградная кислота В-6
Фруктоза В-2
Фруктозо-1,6-дифосфат А-4
Фруктозо-6-фосфат Б-4
Фумарилацетоуксусная кислота Г-6
Фумаровая кислота Г-6, Г-8
Хинолиновая кислота Ж-3
Хиноновая кислота Г-5
Хлорофиллы Ж-9
Холестерол Б-9
Холин А-9, Е-4
Холинфосфат А-9
цис-Аконитовая кислота В-8
Цистеин Д-4
Цистеиновая кислота Е-5
Цистеинсульфоновая кислота Е-5
Цистин Е-4
Цистотионин Е-5
Цитидиндифосфатхолин А-9
Цитидиндифосфатэтаноламин А-9
Цитидинтрифосфат Ж-2
Цитозин Е-3
Цитруллин Е-8
Шикимовая кислота Г-5
Щавелевоуксусная кислота Г-8
Щавелевоянтарная кислота В-9
Эритрозо-4-фосфат Б-4
Этаноламин А-9, Д-4
Этаноламинфосфат А-9
Этиловый спирт Б-6
Яблочная кислота Г-8
Янтарная кислота Г-9

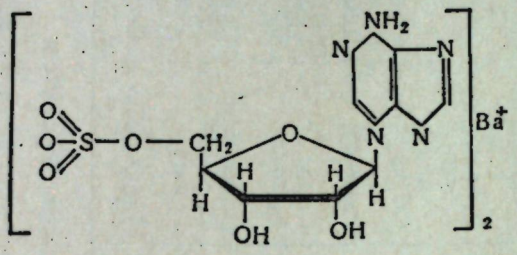
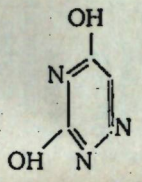
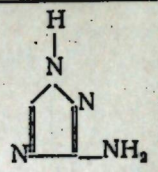
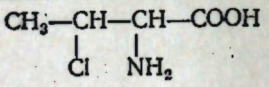
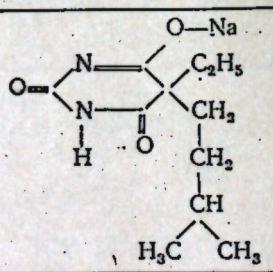
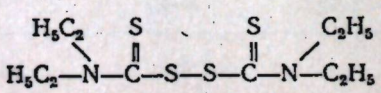
Доноры и акцепторы структурных единиц в биологических синтезах

Структурная единица (радикал)	Типичный донор	Типичный акцептор	Продукт реакции
Водород	НАД-Н	β-Ацил-кофермент А	β-Оксиацил-кофермент А
Фосфорная кислота	АТФ	Глюкоза	Глюкозо-6-фосфат
	Глицероилфосфат-3-фосфат	АДФ	АТФ
Аминогруппа	Аланин	Оксалоглутарат	Глутаминовая кислота
Амидная группа	Глутамин	Глюкозо-6-фосфат	Глюкозамин-6-фосфат
Метильная группа	*S*-Аденозилметионин	Глюкоциамин	Креатин
Иминогруппа	*L*-Аспарагиновая кислота	*L*-Цитруллин	*L*-Аргинин
Тиоловая группа	*L*-Гомоцистеин	*L*-Серин	*L*-Цистеин
Ацильная группа	Ацетил-кофермент А	Щавелевоуксусная кислота	Лимонная кислота
Арильная группа	Бензоил-кофермент А	Глицин	Гиппуровая кислота
Карбамонильная группа	Карбамоилфосфат	Орнитин	Цитруллин
Амидин	Аргинин	Глицин	Гликоциамин
Аденозин	АТФ	Метионин	*L*-Аденозилметионин
Глюкоза	Глюкозо-1-фосфат	Олигосахарид	Полисахарид
Глюкуроновая кислота	Уридиндифосфатглюкуроновая кислота	Спирт или фенол	Глюкозидуроновая кислота
Аминокислота	Пептид	Аминокислота	Пептид

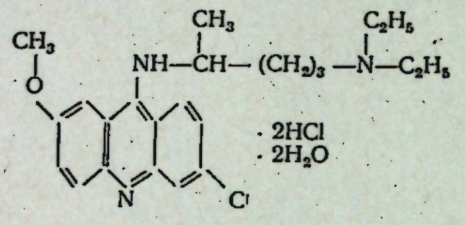
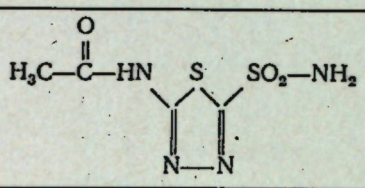
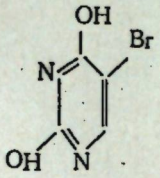
Ингибиторы процессов биосинтеза

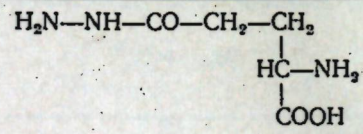
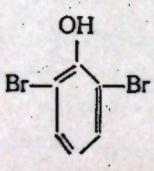
Для изучения путей метаболизма используют ингибиторы — вещества, которые подавляют отдельные реакции, разрывают последовательную цепь превращений и приводят к накоплению промежуточных продуктов, которые затем исследуются обычными методами. Ингибиторами биологических реакций являются некоторые яды, антибиотики. Сущность их действия обычно заключается в блокировании ферментов, ответственных за протекание реакций. В качестве ингибиторов применяют антиметаболиты, т. е. синтетические аналоги изучаемых метаболитов — аминокислот, нуклеиновых кислот, углеводов, органических кислот и т. д. Антиметаболиты включаются в биосинтез аналогично метаболитам, но на определенных участках они «застревают» и «запирают» канал метаболизма. Применяя последовательно различные ингибиторы, прослеживают ход превращений вещества в растительном организме.

Ингибиторы биохимических реакций

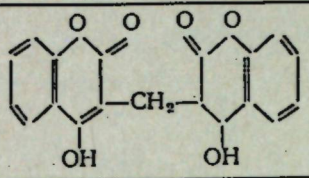
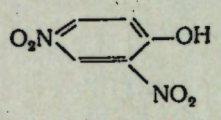
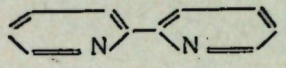
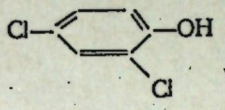
Соединение, синоним	Формула	Молекулярный вес	Характер ингибирующего действия
Аденозин-5′-моносульфат Ba-соль		830	Ингибирует аминокислотную оксидазу благодаря конкуренции с адениловой кислотой
Азид водорода, азотоводородная кислота;	HN_3	43,0	Ингибирует каталазу, железосодержащие ферменты в концентрациях 10^{-3} *моль*; разобщает фосфорилирование при 10^{-4} *моль*; ингибирует выделение O_2 при фотосинтезе
азид натрия	NaN_3	65,0	
6-Азоурацил		113,1	Ингибитор синтеза РНК
Амизол, 3-амино-1-*H*-1,2,4-триазол		84,1	Необратимый ингибитор каталазы в присутствии H_2O_2 при концентрации $2 \cdot 10^{-2}$ *моль*; не влияет на пероксидазу. Ингибирует биосинтез рибофлавина. Используется в качестве гербицида
L-Амино-β-хлормасляная кислота		137,6	Аналог валина. Ингибирует включение валина в гемоглобин. Конкурентный ингибитор валин-активирующего фермента
Амитал, Na-5-этил-5-изоамилбарбитурат		248,3	Ингибирует ферменты окисления НАДФ-H_2 и флавопротеины при 10^{-3} *моль*, сукцинатдегидрогеназу — при 10^{-2} *моль*. Ингибирует также трансферазные реакции в фосфорилировании, связанном с НАД-флавопротеином
Антабуз, тетраэтилтиурамдисульфид		296,5	Ингибирование окисления ацетальдегида in vivo, связанное, по-видимому, с ингибированием глицеральдегиддегидрогеназы

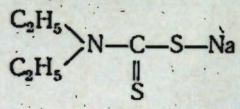
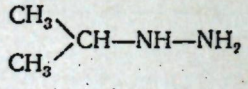
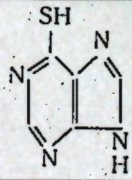
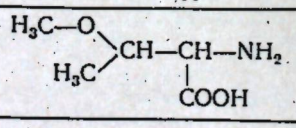
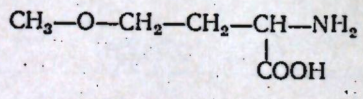
Продолжение

Соединение, синоним	Формула	Молекулярный вес	Характер ингибирующего действия
Атебрин гидрохлористый, мепакрин		Гидрат 508,9	Ингибирует некоторые флавопротеиновые энзимы при концентрации 10^{-3} *моль*. Ингибирует АТФазу
Ацетазоламид, 5-ацетоамид-1,3,4-тиодиазол-2-сульфонамид		222,3	Неконкурентное ингибирование карбоангидразы при 10^{-8} *моль*
5-Бромурацил		191,0	Аналог тимина, мутаген; включаясь в ДНК, блокирует ее дальнейший синтез

Валиномицин	Циклическая молекула в виде 24-членного кольца; содержит *L*- и *D*-валинмолочную кислоту и т. д.	740,9	Разобщитель окислительного и фотосинтетического фосфорилирования при концентрации 10^{-7}—10^{-8} *моль*. Активирует АТФазу
Гидразид глютаминовой кислоты		161,2	Аналог глютаминовой кислоты
Гидроксиламин	NH_2OH	33,0	При 10^{-5} *моль* ингибирует декарбоксилазы аминокислот, дегидразы серина и треонина
Гидроксиламин солянокислый	$NH_2OH \cdot HCl$	69,5	Ингибирует каталазу и выделение O_2 при фотосинтезе, а также дегидрогеназы спиртов
2,6-Дибромфенол		251,9	Разобщает фосфорилирование при концентрации 10^{-4} —10^{-5} *моль*. При высоких концентрациях ингибирует многие ферменты митохондрий

Продолжение

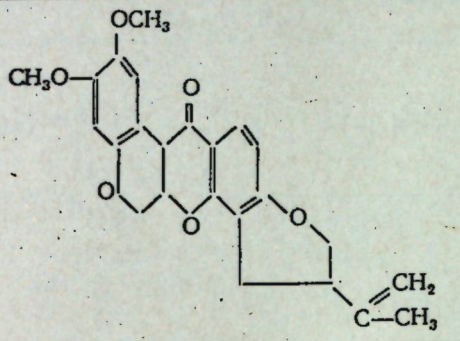
Соединение, синоним	Формула	Молекулярный вес	Характер ингибирующего действия
Дикумарол, дикумарин		336,3	Разобщает окислительное фосфорилирование при концентрации $2 \cdot 10^{-3}$ *моль*. Ингибирует витамин К-редуктазу
2,4-Динитрофенол (2,4-ДНФ)		184,1	Разобщает окислительное фосфорилирование при 10^{-5}—10^{-4} *моль*, стимулирует митохондриальную АТФазу. Не разобщает фосфорилирования на уровне субстрата
α, α′-Дипиридил		156,2	Ингибирует железосодержащие ферменты при концентрации 10^{-8} *моль*
2,4-Дихлорфенол		163,0	Ингибирует каталазу при 10^{-5} *моль*, при концентрациях ниже 10^{-4} *моль* не лияет на иные гемсодержащие энзимы. Разобщает фосфорилирование в некоторых тканях

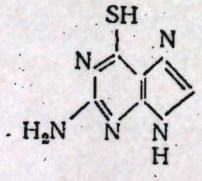
Диэтилдитиокарбамат натрия		171,3	Необратимо ингибирует медьсодержащие ферменты. Ингибирует диаминоксидазу. Может реагировать с ферментами, содержащими цинк, железо и другие металлы
Изопропилгидразин		74,1	Ингибирует диаминоксидазу при 10^{-9} *моль*. Не действует на аминоксидазу
6-Меркаптопурин, пуринетиол		152,2	Ингибитор синтеза НАД
о-Метилтреонин		133,2	Аналог изолейцина. Конкурентно ингибирует включение лейцина в белок
Метоксинин, *о*-метилгомосерин		133,2	Аналог метионина, ингибирует рост некоторых штаммов *Escherichia coli*; эффект обратим под влиянием *L*-метионина

Продолжение

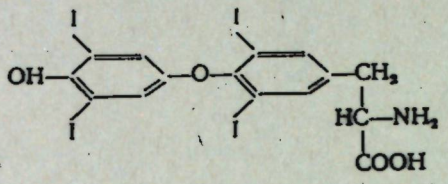
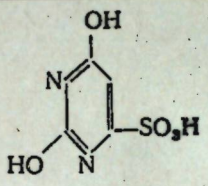
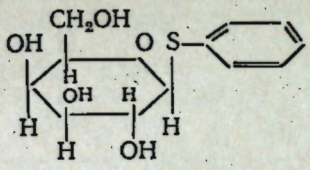
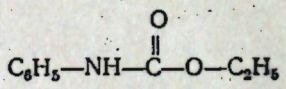
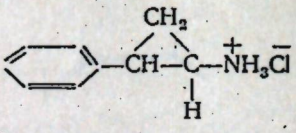
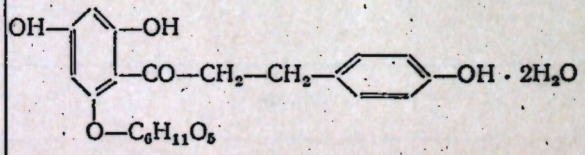
Соединение, синоним	Формула	Молекулярный вес	Характер ингибирующего действия
Мышьяковая кислота, арсенат Na	$Na_2HAsO_4 \cdot 7H_2O$	312,0	При концентрации 10^{-2} *моль* разобщает на уровне субстрата окислительное фосфорилирование; разобщение со временем возрастает и не является полным. Фосфоролиз заменяется арсенолизом
Мышьяковистая кислота и ее соли, Трехокись мышьяка, арсенолит	$As_2O_3 + 3H_2O \rightleftarrows 2As(OH)_3$ As_2O_3	197,8	Ингибирует дегидрогеназы, содержащие дитионы, в частности, α-кетоглутаратдегидрогеназу при концентрации 10^{-4} *моль*. Разобщитель окислительного фосфорилирования. Используется как пестицид
Олеиновая кислота	$CH_3-(CH_2)_7-CH=CH$ $\quad\quad\quad

Продолжение

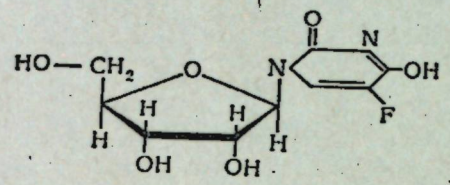
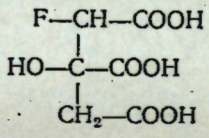
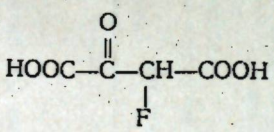
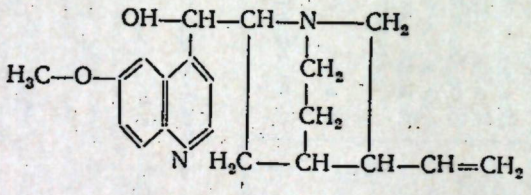
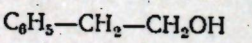
Соединение, синоним	Формула	Молекулярный вес	Характер ингибирующего действия
Ротенон		394,4	Ингибирует перенос электрона на участке цепи от $НАДН_2$ и флавинов при концентрации 10^{-7} *моль*
Селенат калия	K_2SeO_4	221,2	Ингибирует АТФ-сульфорилазу и многие реакции, связанные с превращением сульфата
Селенометионин	$CH_3—Se—CH_2—CH_2—CH(NH_2)—COOH$	196,1	Аналог метионина. Может полностью замещать метионин в белке у *Escherichia coli*. Обнаруживается в белках животных, пасущихся на участках, где в почвах содержится много селена

Сероводород; сульфид натрия	H_2S $Na_2S \cdot 9H_2O$	34,1 240,2	Ингибируют металлоэнзимы при 10^{-3} *моль*. Не взаимодействуют с карбонилом
Синильная кислота; цианид калия	HCN KCN	27,0 65,1	Ингибирует цитохромоксидазу, комплексируясь с металлами металлоэнзимов при концентрации 10^{-3}—10^{-4} *моль* либо образует цианогидрины с карбонильными группами. Активной формой является недиссоциировавшая кислота
6-Тиогуанин, 2-амино-6-меркаптопурин		167,2	Ингибирует синтез ДНК. Включается в состав ДНК и в меньшей степени в РНК

Продолжение

Соединение, синоним	Формула	Молекулярный вес	Характер ингибирующего действия
Тироксин		776,9	Разобщитель окислительного фосфорилирования в митохондриях при концентрации $5 \cdot 10^{-5}$ *моль*. Требует предварительной инкубации митохондрий: при этом может изменять их структуру
Углерода окись	CO	28	Ингибирует широкий ряд металлоэнзимов, включая гидрогеназу и гемоглобины, цитохромоксидазу. Ингибирование цитохромоксидазы и других гемпротеинов светочувствительно
Урацил-6-сульфоновая кислота		192,2	Ингибитор обмена пиримидинов. Конкурентный ингибитор образования оротидиловой кислоты из оротовой
Фенил-β-*Д*-тиогалактозид		272,3	Конкурентно ингибирует галактозидазу при 10^{-3} *моль*
Фенилуретан, фенилэтилкарбамат, этилкарбанилат		165,2	Ингибитор выделения O_2 при фотосинтезе при концентрации 10^{-3}—10^{-4} *моль*
2-Фенил-циклопропиламин гидрохлорид		169,7	Необратимо ингибирует аминоксидазу при концентрации 10^{-7} *моль*. Не оказывает воздействия на диаминоксидазу
Флоридзин, флоризин, азеботин		Гидрат 472,4	Конкурентно ингибирует мышечную фосфорилазу, фосфатазы и УДФГ-гликогентрансглюкозилазу. Фактор почвоутомления в яблоневых садах

Продолжение

Соединение, синоним	Формула	Молекулярный вес	Характер ингибирующего действия
5-Фтордезоксиуридин		246,2	Ингибирует синтез ДНК, блокируя синтетазу тимидиловой кислоты
Фторид натрия	NaF	42,0	Ингибирует многие активируемые металлами ферменты, например энолазу и кислую фосфатазу
Фторлимонная кислота		210,1	Ингибирует аконитазу при 10^{-5} *моль*
Фторщавелевоуксусная кислота, 1-фтор-2-оксоянтарная кислота		150,1	Конкурентно ингибирует малатдегидрогеназу
Хинин		324,4	Ингибирует некоторые флавопротеиновые энзимы при концентрации 10^{-3} *моль*, а также холинэстеразы
Этоксифениловый спирт, 2-фенилэтанол		122,2	Ингибирует синтез ДНК, не затрагивая синтез белка и РНК при 0,25%. При более высоких концентрациях ингибирует синтез белка и РНК. Является бактериостатическим фактором

Некоторые биологические полимеры

Многие важные компоненты растительной клетки являются полимерами. Ниже приведены данные о средних молекулярных весах этих веществ.

Молекулярные веса полимерных соединений

Вещество	Молекулярный вес вещества, тыс. дальтонов	Растворимость
Амилопектин	200—400	В воде, формамиде
Амилоза	50—150	В разбавленных кислотах, формамиде
Целлюлоза	150—600	В $ZnCl_2$ + HCl, диэтилдибензиламмонийгидроксиде
ДНК (Дезоксирибонуклеиновая кислота)	6000—120 000	В 1—3-м. растворах солей, щелочах
Гуммиарабик	250—300	В разбавленных кислотах, горячей воде
Гистоны	84—57	В воде, разбавленных кислотах
Инулин	3—5	В воде, этаноле
Пектиновая кислота	60—80	В разбавленных кислотах
РНК (Рибонуклеиновая кислота)	10—2000	В воде (слабо), в растворах солей щелочных металлов
Вирус табачной мозаики	40 000	В воде
Ксилан	10—20	В разбавленных кислотах

Белки и аминокислоты

Белки — высокомолекулярные соединения, построенные из аминокислот; являются важнейшими веществами живой клетки, выполняющими многообразные функции как конституционных, так и запасных веществ. Ферменты являются белками. Каждый вид растений обладает белками специфичного строения.

Элементарный состав белков колеблется в таких пределах: углерод — 50—55; кислород — 19—24; сера — 0,23—2,40; водород — 6,5—7,3; азот — 15—19%. Все белки оптически активны; растворы большинства белков вращают плоскость поляризации влево.

БЕЛКИ В РАСТЕНИЯХ

Содержание белка в тканях растений, % на сухое вещество

Семена

Рис	6,2—12,0	Хлопчатник	15,4—19,3
Овес посевной	8,0—17,3	Горчица белая	15,5—38,5
Просо	8,0—17,6	Грецкий орех	16,1—28,9
Ячмень пленчатый	8,2—18,6	Клещевина	17,1

Продолжение

Рожь	8,3—17,4	Конопля	17,5—25,1
Пшеница мягкая	8,6—24,4	Лен	18,5—33,8
Кукуруза	9,0—13,2	Кунжут	19,0—27,0
Сорго	9,5—15,3	Арахис	19,3—37,2
Ячмень голозерный	10,6—20,4	Вика	21,4—35,6
Гречиха	11,4	Горох	22,0—34,0
Нут	12,6—33,8	Горчица черная	22,0—44,0
Сахарная свекла	13,0	Чина	22,2—32,3
Подсолнечник	13,5—19,1	Чечевица	24,6—34,1
Овес византийский	14,3—20,6	Бобы	27,0—35,0
Пшеница твердая	14,4—24,1	Люпин	28,7—49,5
Фасоль	15,0—33,4	Соя	29,4—50,4

Листья

Тимофеевка	6,3—9,1	Клевер	13,7—19,4
Люцерна	10,2—18,3	Сахарная свекла	13,8—17,0
Сорго	12,4—17,5	Вика	17,8—24,8

Стебли (в фазе полной спелости)

Сорго	4,0—7,4	Пшеница	5,0
Люпин	4,5	Кукуруза	6,0

Ботва (в % на сырое вещество)

Брюква	1,6	Капуста	1,2—2,6
Свекла		Шпинат	2,3
кормовая	1,7	Щавель	2,6
полусахарная	2,2	Сельдерей, укроп,	
сахарная	2,7—3,5	петрушка	1,3—3,6
Морковь	2,6	Репчатый лук	1,9—2,8
Турнепс	1,6	Чеснок	6,7
Картофель	2,7		

Листья (в % на сырое вещество)

Овсяница	2,3	Костер	2,9
Тимофеевка	2,5	Клевер	3,0
Суданка	2,5	Вика	3,5
Кукуруза	2,7—4,0	Люцерна	3,8

Корне- и клубнеплоды (в % на сырое вещество)

Репа	0,6—1,2	Морковь	0,6—1,9
Брюква	0,7—1,5	Турнепс	0,7
Свекла		Клубни картофеля	0,7—2,7
кормовая	0,7		
полусахарная	0,7		
сахарная	0,7—1,4		

Свежие плоды (в % на сырое вещество)

Томаты	0,3—0,8	Баклажаны	0,6—1,2
Тыква	0,4—1,0	Перец	0,7—1,1
Огурцы	0,5—0,9	Ягодные культуры	0,3—1,9
		Плодовые культуры	0,2—0,8

КЛАССИФИКАЦИЯ БЕЛКОВ

Группа протеинов — простых белков, в состав молекул которых входят только остатки аминокислот,— представлена следующими разновидностями белка.

Протамины — относительно простые, низкомолекулярные белки, состоящие преимущественно из основных аминокислот, в частности из аргинина.

Гистоны так же, как и протамины, состоят из основных аминокислот; они обладают более высокой молекулярной массой и большим разнообразием аминокислот. Растворимы в воде, не растворимы в растворах солей аммония.

Альбумины растворимы в воде, в разведенных растворах нейтральных солей. Осаждаются насыщенным раствором сульфата аммония. Обычно входят в состав запасных белков семян большинства растений.

Глобулины не растворимы в воде, но растворимы в растворах нейтральных солей. Осаждаются полунасыщенным раствором сульфата аммония. Характерны для запасных белков семян растений (например, эдестин конопли).

Глютелины не растворимы в воде и в растворах нейтральных солей, но растворимы в слабых растворах кислот и щелочей. Входят в состав запасных белков семян (например, глютенин, оризенин).

Альбуминоиды растворимы только в сильных кислотах и щелочах, которые, по-видимому, вызывают изменение молекул (например, коллаген, эластин, кератин). Характеризуются высоким содержанием цистина.

Проламины растворимы только в 50—70%-ном спирте и в разведенных растворах кислот и щелочей; не растворимы в воде и растворах нейтральных солей (например, зеин кукурузы и глиадин пшеницы).

Протеиды — сложные белки, представляющие собой соединение белка с веществом небелковой природы (простетической группой).

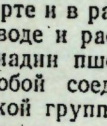
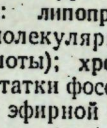
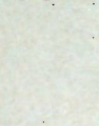
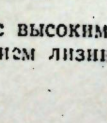
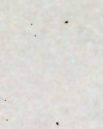
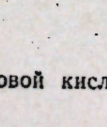
Различают следующие разновидности протеидов: **липопротеиды** (белок + липоиды); **глюкопротеиды** (белок + высокомолекулярные углеводы); **нуклеопротеиды** (белок + нуклеиновые кислоты); **хромопротеиды** (белок + хромоген); **фосфопротеиды** (белок + остатки фосфорной кислоты, связанные с оксигруппой серина посредством эфирной связи).

Классификация ядерных белков

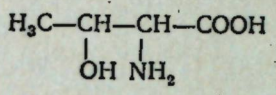
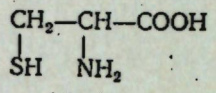
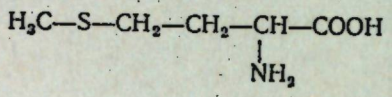
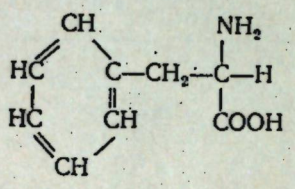
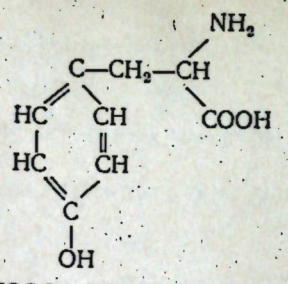
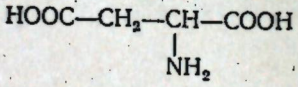
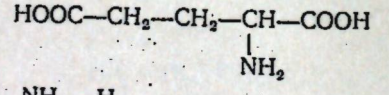
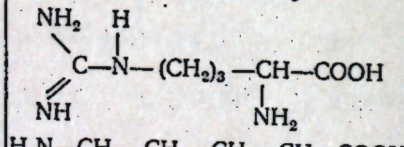
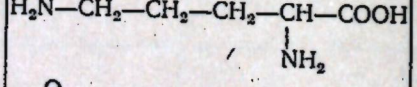
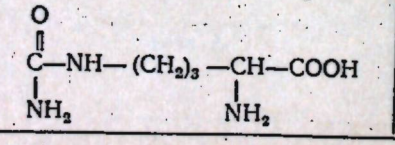
Основные ядерные белки
- Протамины
- Гистоны:
  - гистоны, очень богатые лизином } гистоны с высоким содержанием лизина
  - гистоны, умеренно богатые лизином }
  - N-пролилгистон
  - N-ацетилаланилгистон
  - гистоны, богатые аргинином

Кислые ядерные белки
- Белки ядерного сока:
  - растворимые белки
  - рибосомные белки
  - ядерные глобулины
- Кислые белки хроматина
- Кислые ядрышковые белки
- Ядерные белки с высоким содержанием глутаминовой кислоты.

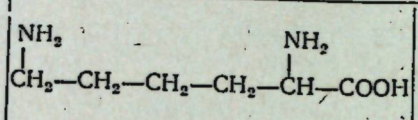
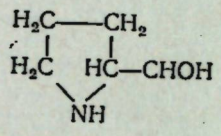
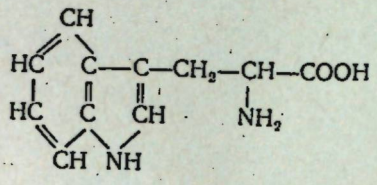
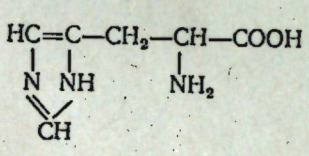
Аминокислоты растений

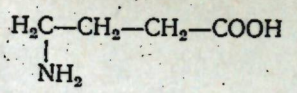
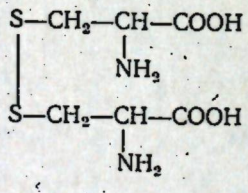
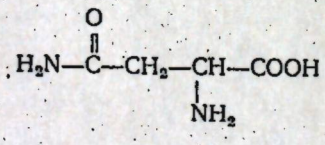
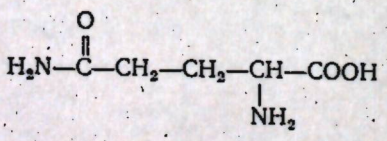
Название и синонимы	Формула	Символ остатка: Русский	Символ остатка: Латинский	Молекулярный вес	Точка плавления, °С	Растворимость в 100 г воды при 25° С, г	pH изоэлектрической точки
Гликокол, глицин, аминоуксусная кислота		Гли	Gly	75,1	240 (разлагается)	24,99	6,1
L-Аланин, α-аминопропионовая кислота		Ала	Ala	89,1	297 (разлагается)	16,65	6,1
L-Валин, α-аминоизовалериановая кислота		Вал	Val	117,1	298 (разлагается)	8,85	6,0
L-Лейцин, α-аминоизокапроновая кислота		Лей	Leu	131,2	295 (разлагается)	2,20	6,0
L-Изолейцин, α-амино-β-этил-β-метилпропионовая кислота		Илей	Ileu	131,2	280 (разлагается)	4,12	6,0
L-Серин, α-амино-β-оксипропионовая кислота		Сер	Ser	105,1	228 (разлагается)	Легко растворяется	5,7

Продолжение

Название и синонимы	Формула	Символ остатка: Русский	Символ остатка: Латинский	Молекулярный вес	Точка плавления, °С	Растворимость в 100 г воды при 25° С, г	pH изоэлектрической точки
D-Треонин, α-амино-β-оксимасляная кислота		Тре	Thr	119,1	—	—	5,6
L-Цистеин, α-амино-β-тиопропионовая		Цис	Cys	—	—	—	
L-Метионин, α-амино-γ-метил-*н*-масляная кислота		Мет	Met	149,2	—	—	5,7
L-Фенилаланин, α-амино-β-фенилпропионовая кислота		Фен	Phe	165,2	283 (разлагается)	2,97	5,6
L-Тирозин, α-амино-β-оксифенилпропионовая кислота		Тир	Tyr	181,2	314—318 (разлагается)	0,045	5,6
L-Аспарагиновая, аминоянтарная кислота		Асп	Asp	133,1	270 (разлагается)	0,50	3,0
L-Глутаминовая, α-аминоглутаровая кислота		Глу	Glu	147,1	248	0,86	3,1
L-Аргинин, α-амино-δ-гуанидил-*н*-валериановая кислота		Арг	Arg	174,2	207 (разлагается)	Легко растворяется	10,8
L-Орнитин		Орн	Orn	132,16	140	Легко растворяется	—
α-Цитруллин		—	—	173,0	—	—	—

Продолжение

Название и синонимы	Формула	Символ остатка: Русский	Символ остатка: Латинский	Молекулярный вес	Точка плавления, °С	Растворимость в 100 г воды при 25° С, г	pH изоэлектрической точки
L-Лизин, α,ε-диаминокапроновая кислота		Лиз	Lys	146,2	224 (разлагается)	Легко растворяется	9,5
L-Пролин, пирролидин-2-карбоновая кислота		Про	Pro	115,1	215—220	162,3	6,3
L-Триптофан, α-амино-β-индолилпропионовая кислота		Три	Try	204,2	289	1,14	5,9
L-Гистидин, α-амино-β-имидазолилпропионовая кислота		Гис	His	155,2	251—252	4,19	7,6

γ-Аминомасляная кислота		—	—	103,1	202 (разлагается)	Легко растворяется	—
Цистин		Цис-S Цис-S	Cys-S Cys-S	240,3	—	0,11	5,0
Аспарагин		Аспн	Aspn	132,1	235 (разлагается)	2,46	—
Глутамин		Глун	Glun	146,1	186	4,25	—

Аминокислотный состав белков фотосинтезирующих органов растений (азот аминокислот в % от азота белка)

Аминокислоты и азотистые соединения	Красные и сине-зеленые водоросли	Зеленые водоросли	Однодольные растения (злаки)	Двудольные растения (бобовые)	Цитоплазменные белки (ячмень)	Хлоропласты шпината	Фикоэритрин	Фикоцианин
Аспарагиновая кислота	5,1—6,9	6,4	4,9—5,4	4,7—5,4	6,4	5,8	6,9	6,5
Глутаминовая кислота	4,6—7,8	7,8	6,6—7,8	6,4—6,7	8,2	6,5	2,6	2,1
Серин	2,4—4,2	3,3	—	—	3,5	—	5,7	5,6
Треонин	2,9—5,7	2,9	3,0	4,0	4,0	—	2,2	2,6
Гликокол	5,5—6,2	6,2	0,4	—	6,7	—	3,3	4,2
Аланин	6,0—8,4	7,7	4,4—5,1	—	7,9	—	12,8	8,8
Валин	5,5—7,5	5,5	3,3—4,2	4,5	4,9	—	4,5	3,9
Лейцин	6,1—7,4	6,1	—	7,3	5,9	—	4,0	5,6
Изолейцин	3,5—4,1	3,5	7,1—8,8	3,6	4,2	—	2,5	3,0
Фенилаланин	2,8—3,4	2,8	2,5—2,6	2,4	3,0	—	0,9	1,5
Тирозин	1,6—3,0	2,8	2,3—2,5	2,3—2,6	2,3	2,6	1,2	2,4
Пролин	5,0—6,2	5,8	3,1	—	4,1	—	3,1	2,0
Триптофан	1,0—2,1	2,1	1,8—2,1	1,6—1,9	2,0	1,7	—	—
Метионин	1,2—1,4	1,4	1,4—1,6	1,2—1,4	1,4	1,3	1,3	1,1
Цистин	0,2	0,2	1,3—1,5	1,1—1,3	0,9	1,2	1,3	1,4
Аргинин	9,2—15,9	15,8	13,7—14,3	13,0—14,0	15,0	13,9	12,7	13,7
Гистидин	2,5—3,7	3,3	3,6—3,7	3,8—4,0	4,1	3,3	1,2	0,3
Лизин	6,6—10,2	10,2	6,3—6,6	6,4—6,5	7,1	4,7	5,8	5,7
Амидный азот	6,1—8,0	6,1	4,7—5,3	5,1—5,3	4,8	—	(9,3)	(9,9)
Гумины	—	—	—	—	3,0	—	—	—
Общий азот	89,7—98,9	99,9	74,4	—	98,2	—	81,3	85,5

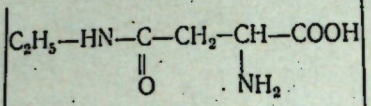
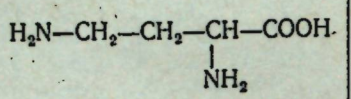
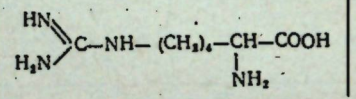
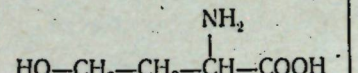
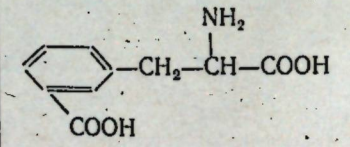
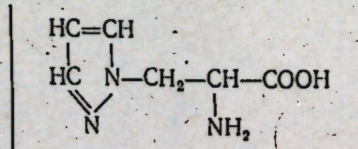
Аминокислотный состав некоторых растительных белков (азот аминокислот в % от азота белка)

	Глютенин		Протеины		Зеин	Глиадин	Эдестин
	кукурузы	пшеницы	сои	дрожжей			
Аргинин	3,1	3,9	7,1	5,4	1,6	3,0	16,7
Гистидин	1,6	2,2	2,3	2,9	0,8	2,0	2,7
Лизин	0,8	1,9	5,8	7,6	0,0	1,3	2,6
Тирозин	6,7	3,8	4,4	3,7	5,4	3,1	4,6
Триптофан	0,7	1,0	1,2	1,4	0,1	1,0	1,5
Фенилаланин	6,4	5,5	5,0	4,4	6—7	—	4,2
Цистин	1,5	1,9	1—2	1,0	0,9	2,6	1,5
Метионин	4,0	2,7	4,2	5,5	2,5	3,0	—
Лейцин	25	7,5	6,6	7,3	25	—	8,0
Изолейцин	5	3,7	4,7	6,0	4	—	—
Валин	4—5	4,2	4,2	5,0	2—3	—	6
Глутаминовая кислота	24,5	40	21,0	—	36,6	47,0	20,8
Аспарагиновая кислота	—	—	—	—	3,4	1,4	12,1
Глицин	4,3	7,2	—	—	0,0	1,8	—
Аланин	—	5	—	—	10,0	5,8	—
Пролин	—	—	—	—	9—12	13	6,3

Распространение непротеиногенных аминокислот

Непротеиногенная аминокислота	Структурная формула	Распространение
	Дикарбоновые аминокислоты	
L-Аминоадипиновая кислота	$HOOC-(CH_2)_3-CH(NH_2)-COOH$	Во многих растениях
γ-Оксиглутаминовая кислота	$HOOC-CH(OH)-CH_2-CH(NH_2)-COOH$	В некоторых растениях из семейства *Liliaceae* и у папоротников
γ-Метиленглутаминовая кислота	$HOOC-C(=CH_2)-CH_2-CH(NH_2)-COOH$	Случайное (например, у тюльпана и арахиса)

Продолжение

Непротеиногенная аминокислота	Структурная формула	Распространение
	Амиды	
N-Этиласпарагин		В некоторых растениях из семейства *Cucurbitaceae*
	Основные аминокислоты	
L-γ-Диаминомасляная кислота		В семенах некоторых бобовых и в составе некоторых антибиотиков
Гомоаргинин		В некоторых видах *Lathyrus*
	Оксиаминокислоты	
Гомосерин		Во многих растениях
	Ароматические аминокислоты	
м-Карбоксифенилаланин		В ирисе, резеде
	Гетероциклические аминокислоты	
β-Пиразол-1-илаланин		В некоторых растениях из семейства *Cucurbitaceae*

Продолжение

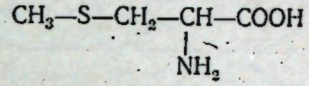
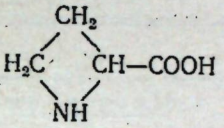
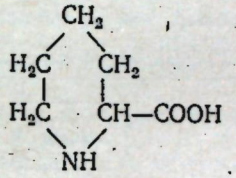
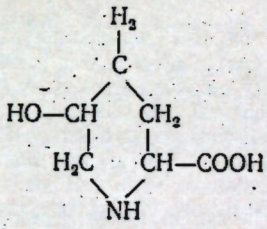
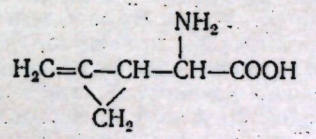
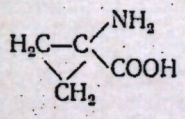
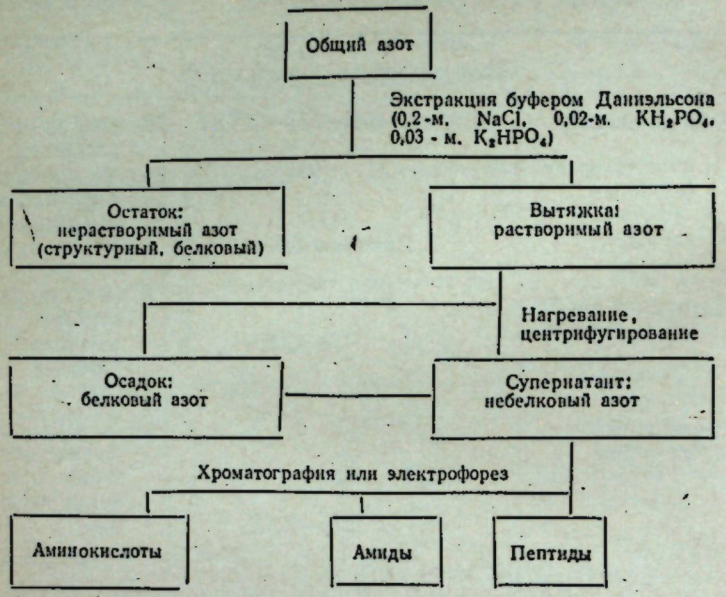
Непротеиногенная аминокислота	Структурная формула	Распространение
	Серусодержащие аминокислоты	
S-Метилцистеин		В некоторых растениях из семейств *Luguminosae* и *Cruciferae*
	Иминокислоты	
Азетидин-2-карбоновая кислота		Во многих растениях из семейства *Liliaceae*
Пипеколиновая кислота		Во многих растениях, особенно в семенах бобовых
5-Оксипипеколиновая кислота		В плодах финиковой пальмы, в папоротниках и бобовых
	Циклопропилкислоты	
α-(Метиленциклопропил)-глицин		В семенах *Nephelium litchi* Camb.
1-Аминоциклопропил-1-карбоновая кислота		В незрелых плодах некоторых растений из семейства *Rosaceae*

Схема фракционирования азотистых соединений



Наиболее распространенный способ определения белкового азота — метод Кьельдаля — состоит в следующем: навеску 0,25—1,00 *г* измельченного сухого материала в колбах Кьельдаля (или больших пробирках) заливают концентрированной серной кислотой, доводят до кипения и при сильном нагревании озоляют до полного просветления. Добавление щепотки $K_2SO_4 + CuSO_4$, а также нескольких капель пергидроля ускоряет озоление. Содержимое колб переносят в аппарат для перегонки, добавляют 40 *см* 30%-ного NaOH (должен выпасть синий осадок $Cu(OH)_2$) и продувают слабой струей пара, который уносит аммиак. В приемнике (после холодильника), куда наливают точно 25 $см^3$ 0,1-н. H_2SO_4 с индикатором, происходит связывание аммиака. Дистилляция продолжается в течение 5—10 *мин*. Нужно следить за тем, чтобы брызги из колбы с озоленным материалом не попадали в приемник, конец трубки холодильника был погружен в кислоту приемника, а цвет индикатора в приемнике не переходил в зеленый. В последнем случае доливают вторую отмеренную порцию 0,1-н. H_2SO_4. Избыток кислоты в приемнике оттитровывают 0,1-н. щелочью до перехода индикатора в зеленый цвет.

Реактивы. Чистая концентрированная H_2SO_4, смесь порошкообразных солей K_2SO_4 и $CuSO_4$ (1 : 1), пергидроль (25—30%), 30%-ный раствор NaOH, 0,1-н. NaOH, 0,1-н. H_2SO_4. Индикатор — 5 $см^3$ 0,5%-ного спиртового раствора метилового красного плюс 1 $см^3$ 0,1%-ного спиртового раствора метилового голубого или одна часть 0,2%-ного метилового красного в спирте плюс три части 0,1%-ного бромкрезолового зеленого в спирте. Применяют несколько капель. В кислой среде индикатор имеет красный цвет, в нейтральной он бесцветный, в щелочной — зеленый.

Расчеты:

25 *мл* кислоты — *x мл* пошедшей на титрование щелочи ⇨ ⇨ *X мл* кислоты, нейтрализованной аммиаком.

1 *мл* 0,1-м. кислоты, нейтрализованной аммиаком, соответствует 1,4 *мг* N, т. е. содержание азота в пробе равно 1,4 · *X мг*, содержание белка в 6,3 раза больше. Выражается в процентах к сухому весу.

Реактив Несслера для определения аммиака. Растворяют 5 *г* KI в 5 *мл* теплой воды и добавляют насыщенный раствор сулемы ($HgCl_2$) до тех пор, пока образующийся осадок иодистой ртути не перестанет растворяться. Добавляют 15 *г* едкой щелочи и 30 *мл* воды, встряхивают и доливают водой до 100 *мл*. После добавления нескольких капель сулемы раствор отстаивают и сливают с осадка.

Миллонов реактив для белков, содержащих тирозин. 1 *мл* ртути заливают под вытяжкой 9 *мл* концентрированной азотной кислоты. После растворения доливают 10 *мл* воды и сохраняют в темной посуде.

Методы окрашивания белков на электрофореграммах

Амидочерный 10В (нафталин черный 12В-200, буффало черный) в смеси: метано-уксусная кислота (9 : 1) используют для окрашивания электрофореграмм. Получают темные пятна на светло-синем фоне. Окраску можно элюировать 0,1-м. NaOH.

Азокармин *G* используют в виде насыщенного раствора в смеси: метанол — уксусная кислота — вода (5 : 1 : 1). После окрашивания электрофореграмм промывают 10%-ной уксусной кислотой. Окраску элюируют 0,1-м. NaOH.

Кумасси бриллиант синий R250 — процион бриллиант синий RS применяют для окрашивания белков на бумаге, агаре, крахмальном геле. Процион синий растворяют в HCl (20 *мл* дымящей HCl в 1 *л* метанола) в концентрации 5 *г/л*. Чувствительность окраски 2 *мкг/см*^{2}.

Кумасси синий используют для окрашивания пятен белков на бумаге после их фиксации в растворе сульфосалициловой кислоты (200 *г/л*). Концентрация красителя в воде 2,5 *г/л*. Чувствительность реакции 0,5 *мкг/см*^{2}.

Цветные реакции на белки

Реакция	Реактивы	Окраска в конце реакции	Реагирующая группа или аминокислота
Миллонова	Разбавленный водой раствор ртути в дымящей азотной кислоте	Кирпично-красная	Тирозин
Гопкинса — Кола (Адамкевича)	Смесь глиоксилевой кислоты и раствора белка, подслаивание концентрированной серной кислотой	Пурпурные кольца на границе между слоями реагирующих веществ	Триптофан

Продолжение

Реакция	Реактивы	Окраска в конце реакции	Реагирующая группа или аминокислота
Ксантопротеиновая	Подогреть с концентрированной азотной кислотой, затем добавить едкий натрий или аммиак. Происходит нитрирование ароматических кислот	Желтая, затем оранжевая	Бензольные кольца фенилаланина, тирозина и триптофана
Нингидриновая	Нингидрин	От синей до фиолетовой и красной	Свободные аминогруппы или вещества, содержащие такие группы
Биуретовая	Вначале крепкий раствор едкого калия или натрия, затем разведенный раствор сернокислой меди	Пурпурная или розовато-фиолетовая	Пептидная связь
Триптофановая	Две капли сильно разведенного формалина (1 : 500) и две капли 10%-ной сернокислой ртути в 10%-ной серной кислоте	Пурпурная	Триптофан

Пробы на аминокислоты, содержащие серу

Серносвинцовая реакция. К раствору уксуснокислого свинца приливают такое количество едкого натрия, которое необходимо, чтобы свежевыпавший осадок вновь растворился (образование Na-плюмбита). Пробу подогревают с этим раствором. Коричневое или черное окрашивание указывает на образование PbS.

Сульфгидрильная реакция. 2 *мл* пробы с 2 *мл* 1%-ного нитропруссида натрия и двумя каплями 40%-ного едкого натрия дают фиолетовое окрашивание.

Хроматография аминокислот на бумаге и тонких слоях

Вещество	Значение R_f в разных растворителях										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Аланин	0,55	0,09	0,59	0,50	0,38	0,24	0,20	0,16	0,13	0,51	0,17
β-Аланин	0,55	—	—	—	0,37	—	—	0,09	—	—	—
α-Аминомасляная кислота	0,65	—	—	0,54	0,45	0,34	0,30	0,42	0,18	0,69	—
β-Аминомасляная кислота	0,78	—	—	—	0,50	—	—	0,11	—	—	—
α-Аминокаприловая кислота	0,74	—	—	0,87	0,85	0,77	0,76	—	0,59	0,94	—
α-Аминоизомасляная кислота	0,68	—	—	—	0,48	—	—	0,44	—	—	—
Аргинин	0,41	0,05	0,54	0,36	0,20	0,10	0,08	0,04	0,05	0,25	0,09
Аспарагин	0,29	—	0,37	—	0,19	—	—	0,06	—	—	0,10
Аспарагиновая кислота	0,07	0,01	0,13	0,19	0,24	0,16	0,09	0,04	0,02	0,31	0,07
Цитруллин	0,56	—	—	—	0,25	0,16	—	0,08	—	—	—
Цистеин	0,19	—	—	0,25	0,07	0,08	0,03	—	0,02	0,07	—
Цистин	0,08	—	0,22	0,19	0,08	0,05	0,03	0,02	0,00	0,07	0,03
α, γ-Диаминомасляная кислота	0,25	—	—	—	0,12	—	—	0,05	—	—	—
2,3-Диоксифенилаланин	0,30	—	—	—	0,24	—	—	0,15	—	—	—
Глутаминовая кислота	0,16	0,01	0,29	0,25	0,30	0,17	0,17	0,04	0,03	0,42	0,07
Глютатион	0,25	—	—	—	0,05	—	—	—	—	—	—
Глицин	0,30	0,05	0,40	0,38	0,26	0,17	0,13	0,10	0,08	0,41	0,11

Продолжение

Вещество	Значение R_f в разных растворителях										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Гиппуровая кислота	0,75	—	—	—	0,93	—	—	0,81	—	—	—
Гистамин	0,52	—	—	—	0,22	—	—	0,18	—	—	—
Гистидин	0,55	0,09	0,66	0,43	0,20	0,10	0,08	0,08	0,13	0,16	0,14
Гомосерин	0,47	—	—	—	0,30	—	—	—	—	—	—
Оксипролин	0,59	0,05	—	0,42	0,30	0,19	0,13	0,09	0,08	0,39	—
Изолейцин	0,79	0,40	0,83	0,73	0,72	0,59	0,52	0,44	0,37	0,82	0,36
Лейцин	0,79	0,46	0,82	0,74	0,73	0,61	0,59	0,42	0,41	0,78	0,37
Лизин	0,39	0,02	0,46	0,36	0,14	0,08	0,06	0,04	0,03	0,22	0,07
Метионин	0,73	0,05	0,79	0,65	0,55	0,44	0,36	0,29	0,25	0,69	0,30
Норлейцин	0,84	0,51	—	0,72	0,74	0,63	0,58	—	0,43	0,87	—
Норвалин	0,73	0,31	—	0,64	0,65	0,49	0,44	0,42	0,29	0,80	—
Орнитин	0,27	0,03	—	0,32	0,15	0,09	0,07	0,05	0,04	0,16	—
Фенилаланин	0,78	0,46	0,84	0,73	0,68	0,53	0,49	0,30	0,34	0,76	0,39
Пролин	0,85	—	0,88	0,53	0,43	0,30	0,23	0,18	0,13	0,58	0,19
Серин	0,24	0,05	0,31	0,39	0,27	0,16	0,12	0,10	0,08	0,37	0,12
Треонин	0,39	0,08	0,49	0,47	0,35	0,17	0,15	0,14	0,13	0,44	0,16
Триптамин	0,85	—	—	—	0,73	—	—	0,55	—	—	—
Триптофан	0,66	—	0,75	0,64	0,50	0,43	0,35	0,29	0,17	0,59	0,40
Тирозин	0,52	0,14	0,58	0,56	0,45	0,24	0,30	0,19	0,24	0,59	0,36
Валин	0,64	0,22	0,79	0,67	0,60	0,45	0,37	0,29	0,24	0,73	0,27
Глутамин	—	—	—	—	0,11	—	—	—	—	—	—

Растворители

1. 100 *г* фенола; насыщенный раствор, который содержит 6,3% натрия лимоннокислого и 3,7% KH_2PO_4.
2. *н*-Бутанол, насыщенный 3%-ным водным аммиаком.
3. Фенол/вода (4 *г* : 1).
4. *н*-Пропанол/аммиак/вода (6 : 3 : 1).
5. *н*-Бутанол/уксусная кислота/вода (4 : 1 : 1).
6. *н*-Бутанол/уксусная кислота/вода (4 : 5 : 5), верхняя фаза.
7. *н*-Бутанол/уксусная кислота/вода (13 : 2 : 5).
8. *н*-Бутанол/этанол/вода (4 : 1 : 1).
9. *н*-Бутанол/этанол/вода (5 : 1 : 4).
10. *т*-Бутанол/88%-ная муравьиная кислота/вода (14 : 3 : 3).
11. Изоамиловый спирт/пиридин/вода (6 : 7 : 6).

Проявители

0,2%-ный спиртовой раствор нингидрина. Окраска пятен появляется при прогреве хроматограммы до 90° С. Кроме того, для опрыскивания хроматограмм применяют 0,1%-ный раствор нингидрина в водонасыщенном бутаноле или 0,5%-ный раствор нингидрина в смеси из 93 частей водонасыщенного бутанола и 7 частей ледяной уксусной кислоты. Для проявления хроматограмм, полученных в сильнокислом растворителе, применяют 0,5%-ный нингидрин на бутаноле, насыщенном смесью равных объемов 2-н. уксусной кислоты и 1-н. NaOH. Для последующего количественного определения опрыскивание производят более концентрированными растворами, например 2%-ным нингидрином в сухом перегнанном ацетоне, подкисленном уксусной кислотой. Чувствительность нингидринной реакции — от 0,2 *мкг* на пятно для аланина до 25 *мкг* для гистидина.

Приводим некоторые рецепты цветных проявителей на аминокислоты.

Нингидриновый реактив (по Барольеру): 75 *мг* $CdCl_2$ + 6 *мл* воды + + 0,3 *мл* ледяной уксусной кислоты + 100 *мл* ацетона + 2 *г* нингидрина (растворить в указанной последовательности).

Хроматограммы окунают в раствор и высушивают; пятна проявляются при нагревании до 60° С.

Реактив Фолина (по Крамеру): в 100 *мл* 0,5%-ного раствора Na_2CO_3 растворяют 0,2 *г* β-нафтохинон-4-сульфоновокислого Na. Хроматограммы после опрыскивания высушивают при комнатной температуре.

Реактив Паули (по Линскенсу): хроматограммы опрыскивают свежеприготовленным раствором диазотированной сульфаниловой кислоты (200 *мг*) в 0,5-%ном растворе соды. Высушивают при комнатной температуре.

Изатиновый реактив (по Барольеру и др.): 1 *г* изатина, 1,5 *г* уксуснокислого цинка и 1 *мл* ледяной уксусной кислоты растворяют в 5 *мл* воды. Водный раствор нагревают до 70—80° С, смешивают с 95 *мл* изопропанола и быстро охлаждают до комнатной температуры. Хроматограммы окунают в раствор и 30 *мин* нагревают при 80—90° С.

Реакция аминокислот и некоторых других соединений на нингидрин, изатин, нафтохинонсульфаниловую кислоту

Пятно	Нингидрин	
	окраска	чувствительность, мкг/пятно
Аланин	Фиолетовая	0,2
β-Аланин	Сине-фиолетовая	0,2
Аланинглицин	Красно-фиолетовая	3
Аргинин	Фиолетовая	4
Аспарагин	Оранжевая (зеленая, коричневая)	1
Цистеин	Фиолетовая	—
Цистин	Фиолетовая (серо-красно-фиолетовая)	—
Фенилаланин	Сине-фиолетовая (сине-серая)	5
Глутамин	Фиолетовая	2
Глутатион	Сине-фиолетовая	10
Глицин	Красно-фиолетовая	0,1
Гистамин	Коричнево-фиолетовая (желто-коричневая)	12
Гистидин	Коричнево-фиолетовая (фиолетовая)	25
Гидроксипролин	Оранжевая	1
Изолейцин	Фиолетовая	0,5
α-Аминомасляная кислота	Фиолетовая	0,5
γ-Аминомасляная кислота	Фиолетовая	0,2
Аспарагиновая кислота	Сине-фиолетовая (синяя)	0,4
Глутаминовая кислота	Фиолетовая	0,1
Лейцин	Фиолетовая	0,5
Лизин	Красно-фиолетовая (фиолетовая)	3
Метионин	Фиолетовая (серо-фиолетовая)	1
Орнитин	Фиолетовая	3
Пролин	Желтая	1
Серин	Фиолетовая (коричнево-красно-фиолетовая)	0,3
Треонин	Коричнево-фиолетовая (серо-красно-фиолетовая)	2
Триптофан	Фиолетовая (коричнево-фиолетовая, сине-серая, желто-коричневая)	2
Тирозин	Коричнево-фиолетовая (сине-серая, коричневая)	3
Валин	Фиолетовая	0,2

ФРАКЦИОНИРОВАНИЕ БЕЛКА С ПОМОЩЬЮ СУЛЬФАТА АММОНИЯ

Растворимость отдельных белков в концентрированных растворах солей существенно различается. Это свойство используется при фракционировании смеси белков. Добавлением определенного количества соли часть белков осаждают и отделяют их с помощью центрифугирова-

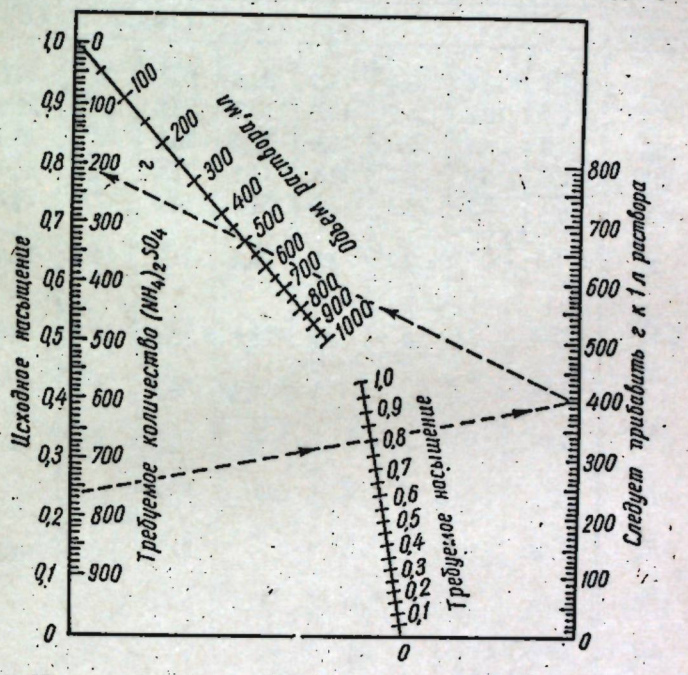


Рис. 26. Номограмма для определения количеств добавляемого в белковые растворы сульфата аммония для получения точных значений степени насыщения:

на шкале слева — величины исходного насыщения раствора; на нижней шкале в центре — величины требуемого насыщения; на шкале справа — количество *г* сульфата аммония, которое необходимо добавить к раствору, чтобы достичь требуемого процента насыщения. Зная объем раствора, можно получить количество *г* сульфата, необходимое для получения требуемой степени насыщения. Для этого нужно воспользоваться верхней внутренней шкалой и цифрами на левой шкале. Пунктиром показан пример расчета.

ния. После этого продолжают увеличивать концентрацию соли, добиваясь выпадения новой группы белков. С помощью солевого метода можно провести изолирование требуемой группы белков, осаждающихся при определенной концентрации соли в растворе. При таком способе фракционирования белка чаще всего используют сульфат аммония. Отдельные фракции белка характеризуются теми концентрациями соли, в пределах которых они осаждаются. Для расчета количества сульфата аммония, которое необходимо прибавлять к раствору для получения требуемой концентрации, пользуются специально составленными номограммами (рис. 26) и таблицами.

Определение количества г $(NH_4)_2SO_4$, которое необходимо прибавить к раствору известного исходного насыщения для получения нового % насыщения (при 0° С)

Начальная концентрация сульфата аммония, % насыщения	Конечная концентрация сульфата аммония, % насыщения								
	20	25	30	35	40	45	50	55	60
	г твердого сульфата аммония, прибавляемого к 100 мл раствора								
0	10,6	13,4	16,4	19,4	22,6	25,8	29,1	32,6	36,1
5	7,9	10,8	13,7	16,6	19,7	22,9	26,2	29,6	33,1
10	5,3	8,1	10,9	13,9	16,9	20,0	23,3	26,6	30,1
15	2,6	5,4	8,2	11,1	14,1	17,2	20,4	23,7	27,1
20	0	2,7	5,5	8,3	11,3	14,3	17,5	20,7	24,1
25		0	2,7	5,6	8,4	11,5	14,6	17,9	21,1
30			0	2,8	5,5	8,6	11,7	14,8	18,1
35				0	2,8	5,7	8,7	11,8	15,1
40					0	2,9	5,8	8,9	12,0
45						0	2,9	5,9	9,0
50							0	3,0	6,0
55								0	3,0
60	Область нулевой концентрации								0
65									
70									
75									
80									
85									
90									
95									
100									

Начальная концентрация сульфата аммония, % насыщения	Конечная концентрация сульфата аммония, % насыщения							
	65	70	75	80	85	90	95	100
	г твердого сульфата аммония, прибавляемого к 100 мл раствора							
0	39,8	43,6	47,6	51,6	55,9	60,3	65,0	68,7
5	36,8	40,5	44,4	48,4	52,6	57,0	61,5	66,2
10	33,7	37,4	41,2	45,2	49,3	53,6	58,1	62,7
15	30,6	34,3	38,1	42,0	46,0	50,3	54,7	59,2
20	27,6	31,2	34,9	38,7	42,7	46,9	51,2	55,7
25	24,9	28,0	31,7	35,5	39,5	43,5	47,8	52,2
30	21,4	24,9	28,5	32,3	36,2	40,2	44,5	48,8
35	18,4	21,8	25,4	29,1	32,9	36,9	41,0	45,3
40	15,3	18,7	22,2	25,8	29,6	33,5	37,6	41,8
45	12,3	15,6	19,0	22,6	26,3	30,2	34,2	38,3
50	9,2	12,5	15,9	19,4	23,0	26,8	30,8	34,8
55	6,1	9,3	12,7	16,1	19,7	23,5	27,3	31,3
60	3,1	6,2	9,5	12,9	16,4	20,1	23,9	27,9
65	0	3,1	6,3	9,7	13,2	16,8	20,5	24,4
70		0	3,2	6,5	9,9	13,4	17,1	20,9
75			0	3,2	6,6	10,1	13,7	17,4
80				0	3,3	6,7	10,3	13,9
85					0	3,4	6,8	10,5
90						0	3,4	7,0
95							0	3,5
100								0

Чтобы найти количество сульфата аммония, которое необходимо для добавления к 1 *л* раствора белка с данным, сделанным ранее насыщением, через значение начального и требуемого насыщения на соответствующих осях проводят прямую линию. Эта линия пересечет ось ординат в точке, обозначающей искомое количество сульфата аммония.

Если провести прямую линию через эту точку и цифру, соответствующую объему раствора на внутренней наклонной линии, то на оси ординат слева (внутренняя шкала) получим количество сульфата в *г*, которое необходимо прибавить к данному объему раствора, чтобы получить требуемое насыщение. Поскольку насыщение раствора сульфата аммония зависит от температуры, расчеты концентрации сульфата аммония проводятся с учетом температуры.

Насыщенные концентрации сульфата аммония в зависимости от температуры

Способ приготовления раствора	Температура, °С				
	0	10	20	25	30
$(NH_4)_2SO_4$ на 1 *л* воды, *моль*	5,36	5,53	5,73	5,82	5,91
$(NH_4)_2SO_4$ на 1 *л* воды, *г*	706,8	730,5	755,8	766,8	777,5
$(NH_4)_2SO_4$ на 1 *л* насыщенного раствора, *г*	514,8	525,2	536,5	541,2	545,9
Молярность насыщенного раствора	3,90	3,97	4,06	4,10	4,13

Нуклеиновые кислоты и синтез белков

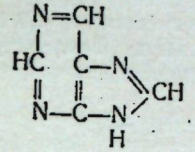
Образование белков из аминокислот происходит при участии рибонуклеиновой кислоты (РНК), являющейся как бы передатчиком структурной информации, заключенной в дезоксирибонуклеиновой кислоте (ДНК). Нуклеиновые кислоты представляют собой полимерные вещества, состоящие из пуриновых и пиримидиновых оснований.

Сокращения по нуклеиновым кислотам

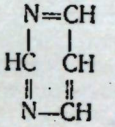
А — аденозин
АДФ — аденозиндифосфат
АМФ — аденозинмонофосфат
АО — акридиновый оранжевый
Г — гуанозин
ГДФ — гуанозиндифосфат
ГМФ — гуанозинмонофосфат
ГТФ — гуанозинтрифосфат
ДДС — додецилсульфат
ДНК — дезоксирибонуклеиновая кислота
ДНК-аза — дезоксирибонуклеаза
ДНП — дезоксирибонуклеопротеид
МА — метилированный альбумин
МАК — метилированный альбумин, сорбированный на кизельгуре или целите
м-РНК — информационная (матричная) РНК
НК — нуклеиновые кислоты
ПАСК — парааминосалицилат натрия
ПВС — поливинилсульфат натрия
РНК-аза — рибонуклеаза
РНП — рибонуклеопротеид
р-РНК — рибосомальная РНК
Т — рибозилтимин
т-РНК — транспортная РНК
ТХУ — трихлоруксусная кислота
У — уридин
УДФ — уридиндифосфат
УДФГ — уридиндифосфатглюкоза
УМФ — уридинмонофосфат
УТФ — уридинтрифосфат
Ц — цитидин
ЦДФ — цитидиндифосфат
ЦМФ — цитидинмонофосфат
ЦТФ — цитидинтрифосфат
ЭДТА — этилендиаминотетрауксусная кислота
5-МЦ — 5-метилцитозин

Структуры пуринов и пиримидинов

Пурин

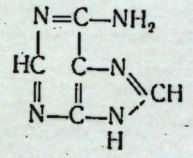


Пиримидин

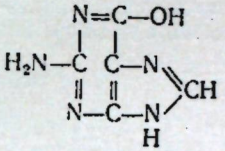


Производные пурина

Аденин

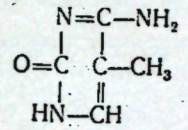


Гуанин

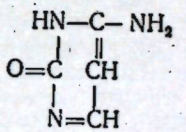


Производные пиримидина

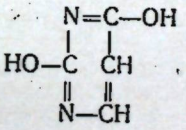
5-Метилцитозин



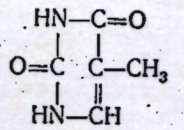
Цитозин



Урацил



Тимин



МОЛЕКУЛА ДНК

Молекула ДНК в нативном состоянии существует в виде двунитчатой правозакрученной спирали диаметром 20 Å и шагом спирали 34 Å. Полинуклеотидные нити обращены друг к другу азотистыми основаниями и удерживаются водородными связями и силами гидрофобного взаимодействия. Эти связи специфичны и возникают только в парах нуклеотидов: аденин — тимин (АТ-пара) и гуанин — цитозин (ГЦ-пара). Последовательность нуклеотидов в одной цепи определяет последовательность соответствующих нуклеотидов в другой цепи. Такое явление носит название *комплементарности цепей* ДНК.

Из правила комплементарности следует, что в нативной двойной спирали ДНК содержание дА всегда должно быть равным содержанию его пары дТ, соответственно содержание дГ равно содержанию дЦ. Соотношение (дА + дТ) : (дГ + дЦ) сравнительно сильно варьирует и является одним из показателей, характеризующих ДНК различных видов.

В одном витке спирали укладывается 10 пар нуклеотидов. В слабосолевом растворе молекула ДНК при температуре выше 70° С диссоциирует на две одиночные нити и из упорядоченного состояния переходит в неупорядоченное. Этот процесс получил название *плавления* ДНК. Температура плавления ДНК зависит от ее нуклеотидного состава: чем больше гуанино-цитозиновых пар, тем выше температура плавления. Температура плавления ДНК повышается под влиянием всех факторов, которые стабилизируют вторичную структуру ДНК,— полиамины, гистоны, некоторые металлы, красители. Температуру плавления ДНК понижают мочевина, растворы с низким значением ионной силы, кислые или щелочные растворы.

При плавлении ДНК происходит увеличение молярной экстинкции при 260 *нм*, что носит название *гиперхромизма*. Измерение гиперхромного эффекта позволяет судить о степени нативности ДНК. Если происходит медленное охлаждение денатурированной ДНК, нити ассоциируют и исходная структура молекулы восстанавливается. Восстановление молекулы сопровождается уменьшением молярного коэффициента экстинкции при 260 *нм*. Такое явление называется *гипохромизмом*.

МОЛЕКУЛА РНК

Молекулы РНК построены из одной полинуклеотидной нити. На протяжении такой нити имеется ряд комплементарных друг другу участков, которые ассоциируют и образуют спиральную двунитчатую структуру. Вследствие неполной комплементарности в таких спиралях имеются неспаренные нуклеотиды. Температура плавления РНК значительно ниже температуры плавления ДНК.

Известны такие виды РНК: рибосомальные, транспортные, информационные, ядерные, митохондриальные, хотя этим, быть может, и не исчерпывается разнообразие рибонуклеиновой кислоты.

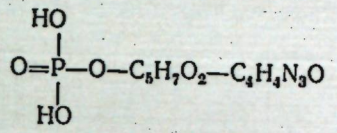
Рибосомальная РНК входит в состав рибосом. Рибосомы представляют собой органеллы клетки, осуществляющие синтез белка. Они характеризуются молекулярным весом порядка $4{,}1 \cdot 10^6$ дальтонов, коэффициентом седиментации 80 единиц Сведберга, отношением РНК/белок, равным 0,42 (для рибосом гороха).

При удалении магния из раствора, в котором взвешены рибосомы, происходит их диссоциация на две субъединицы, одна из них имеет константу седиментации 60, а другая — 40 единиц Сведберга. Рибосомальная РНК состоит из трех компонентов, различающихся по молекулярному весу и нуклеотидной последовательности. Функции рибосомальных РНК еще не установлены с достаточной надежностью. На долю этого вида РНК приходится основная часть РНК клетки.

Транспортные РНК имеют молекулярный вес около 25 000. Их роль состоит в переносе активированных аминокислот к рибосомам — месту синтеза белка. Известно свыше 30 видов т-РНК.

Информационная РНК несет в последовательности своих нуклеотидов запись первичной структуры белковых молекул. Поскольку в клетке синтезируется множество белковых молекул, а для каждой молекулы белка образуется специфическая молекула м-РНК, то группа информационных РНК отличается большой гетерогенностью. Молекулярный вес м-РНК колеблется от 0,5 до 4 млн. На долю м-РНК в клетке приходится, примерно, 2—5% от общей РНК.

Молекула нуклеиновых кислот состоит из нуклеотидных единиц, являющихся производными пуринового основания, дезоксирибозы и фосфорной кислоты либо пиримидинового основания, рибозы и фосфорной кислоты. Например,



Фосфорная кислота — Рибоза — Пиримидин (цитозин)

Местоположение аминокислотного остатка в молекуле белка определяется последовательностью трех нуклеотидов в молекуле РНК. Эти

Словарь генетических символов (состав триплетов)

Первый нуклеотид	Второй нуклеотид: У	Ц	А	Г	Третий нуклеотид
У	Фенилаланин	Серин	Тирозин	Цистеин	У
	—	—	—	—	Ц
	Лейцин	Серин	—	Сигнал окончания синтеза	А
	Лейцин	—	—	Триптофан	Г
Ц	Лейцин	Пролин	Гистидин	Аргинин	У
	—	—	—	—	Ц
	Лейцин	Пролин	Глутамин	Аргинин	А
	—	—	—	—	Г
А	Изолейцин	Треонин	Аспарагин	Серин	У
	—	—	—	—	Ц
	Изолейцин	Треонин	Лизин	Аргинин	А
	Метионин или сигнал начала синтеза	—	—	—	Г
Г	Валин	Аланин	Аспарагин	Глицин	У
	—	—	—	—	Ц
	Валин	Аланин	Глутаминовая кислота	Глицин	А
	Валин или метионин	—	—	—	Г

последовательности называются *триплетами*. Выше приводится состав триплетов, определяющих включение отдельных аминокислот в молекулу белка при его синтезе. Первые сведения такого рода были получены в 1962 году в лаборатории Очоа; затем они были уточнены.

Нуклеотидный состав ДНК некоторых растений (содержание нуклеотидов, *моль*-%)

Растение	Дезоксиадениловая кислота	Дезокситимидиловая кислота	Дезоксигуанозиловая кислота	Дезоксицитидиловая кислота	5-метилдезоксицитидин
Арахис подземный (*Arachis hypogaea* L.)	29,3	29,8	20.3	14,4	6,1
Горох посевной (*Pisum sativum* L.)	30,8	30,5	19,2	13,5	5,0
Лук репчатый (*Allium cepa* L.)	31,8	31,3	18,4	12,8	5,4
Мак снотворный (*Papaver somniferum* L.)	29,6	29,8	20,6	14,8	5,3
Пшеница мягкая (*Triticum vulgare* Vill.)	25,6	26,0	23,8	18,2	6,4
Сосна кедровая сибирская (*Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr.)	29,2	30,5	20,8	14,6	4,9
Табак настоящий (*Nicotiana tabacum* L.)	29,6	30,7	19,8	14,0	5,6
Тыква обыкновенная (*Cucurbita pepo* L.)	30,2	29,0	21,0	16,1	3,7
Фасоль обыкновенная (*Phaseolus vulgaris* L.)	29,7	29,6	20,6	14,9	5,2
Хлопчатник мохнатый (*Gossipium hirsutum* L.)	32,8	33,0	17,0	12,7	4,6

Определение степени очистки нуклеиновых кислот от белка

Для расчета содержания нуклеиновых кислот в белковых растворах определяют экстинкцию раствора при 260 и 280 *нм* и применяют формулу

$$P = Df\frac{1}{d},$$

где P — концентрация белка, *мг/мл*,
D — экстинкция при 280 *нм*,
f — фактор пропорциональности,
d — длина пути луча в препарате, *см*.

Коэффициенты f при различных соотношениях экстинкций в области 280 и 260 *нм*

E_{280}/E_{260}	Нуклеиновые кислоты, % от суммы белков и НК	Коэффициент	E_{280}/E_{260}	Нуклеиновые кислоты, % от суммы белков и НК	Коэффициент
1,75	0	1,118	0,86	5,2	0,671
1,60	0,30	1,078	0,84	5,6	0,650
1,50	0,56	1,047	0,82	6,1	0,628
1,40	0,87	1,011	0,80	6,6	0,605
1,30	1,26	0,969	0,78	7,1	0,581
1,25	1,49	0,946	0,76	7,8	0,555
1,20	1,75	0,921	0,74	8,5	0,528
1,15	2,05	0,893	0,72	9,3	0,500
1,10	2,4	0,863	0,70	10,3	0,470
1,05	2,8	0,831	0,68	11,4	0,438
1,00	3,3	0,794	0,66	12,8	0,404
0,96	3,7	0,763	0,64	14,5	0,368
0,92	4,3	0,728	0,62	16,6	0,330
0,90	4,6	0,710	0,60	19,2	0,289
0,88	4,9	0,691			

ХРОМАТОГРАФИЯ НУКЛЕИНОВЫХ КИСЛОТ И ИХ КОМПОНЕНТОВ

Хроматография компонентов нуклеиновых кислот в тонких слоях

Хроматография нуклеотидов на слое целлюлозы

Вещество	Значение R_f в растворителях			
	1	2	3	4
5-АМФ	0,38	0,35	0,52	0,41
АДФ	0,26	0,17	0,20	0,48
АТФ	0,16	0,08	0,16	0,56
5-ЦМФ	0,34	0,30	0,48	—
ЦДФ	0,22	0,13	0,27	—
ЦТФ	0,13	0,07	0,13	—
5-УМФ	0,37	0,30	0,47	—
УДФ	0,25	0,14	0,26	—
УТФ	0,17	0,08	0,13	—
2-АМФ	—	—	—	0,35
3-АМФ	—	—	—	0,28
2-ГМФ	—	—	—	0,56
3-ГМФ	—	—	—	0,49
2-ЦМФ + 3-ЦМФ	—	—	—	0,73
2-УМФ + 3-УМФ	—	—	—	0,73
УДФ-глюкоза	—	0,13	0,12	—

Растворители

1. *н*-Бутанол/ацетон/ледяная уксусная кислота/5%-ный NH_4OH/вода (4,5 : 1,5 : 1 : 2).
2. *н*-Бутанол/ацетон/ледяная уксусная кислота/5%-ный NH_4OH/вода (3,5 : 2,5 : 1,5 : 1,5 : 1).
3. *Трет*-амиловый спирт/муравьиная кислота/вода (3 : 2 : 1).
4. Насыщенный сульфат аммония/1-м. натрий уксуснокислый/изопропанол (80 : 18 : 2).

Хроматография нуклеотидов на DEAE-целлюлозе

Соединение	Значение R_f в растворителях			
	0,01-н. HCl	0,02-н. HCl	0,03-н HCl	0,04-н. HCl
5-АМФ	0,45	0,65	—	—
АДФ	0,24	0,48	0,68	—
АТФ	0,06	0,11	0,20	0,56
5-ГМФ	0,36	0,60	0,75	—
ГДФ	0,09	0,27	0,51	—
ГТФ	0,05	0,07	0,14	0,41
5-ЦМФ	0,46	0,65	—	—
ЦДФ	0,31	0,53	—	—
ЦТФ	0,09	0,13	0,31	0,64
5-УМФ	0,31	0,49	—	—
УДФ	0,07	0,15	0,25	—
УТФ	0,04	0,04	0,08	0,18

Тонкослойная хроматография оснований и нуклеозидов (растворитель — дистиллированная вода)

Вещество	Эктеола-целлюлоза, R_f	Нейтральная целлюлоза, R_f	Силикагель G, R_f
Аденин	0,29	0,30	0,57
Аденозин	0,56	0,53	0,75
Гуанин	0,33	0,37	0,66
Гуанозин	0,50	0,58	0,80
Гипоксантин	0,46	0,55	0,74
Инозин	0,61	0,70	0,82
Урацил	0,73	0,72	0,78
Уридин	0,84	0,81	0,85
Цитидин	0,82	0,80	0,76

Хроматография компонентов нуклеиновых кислот на бумаге

А. Хроматография свободных оснований нуклеиновых кислот

Вещество	Значение R_f в растворителях											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Аденин	0,37	0,28	0,28	0,38	—	0,32	0,38	0,08	—	0,33	—	0,29
Гуанин	0,40	0,05	0,07	0,15	0,26	0,22	0,24	0,17	—	0,13	—	0,06
Урацил	0,76	0,22	0,31	0,31	0,68	0,66	0,67	0,51	0,50	0,39	0,59	0,23
Цитозин	0,70	0,09	0,19	0,22	—	0,44	0,47	0,55	—	0,27	—	0,25
Тимин	0,74	0,40	0,48	0,45	—	0,76	0,79	0,33	0,58	0,57	0,72	0,48
5-Аминоурацил	—	—	—	0,14	—	—	0,30	0,55	—	—	—	—
2-Тиоурацил	—	—	0,50	—	—	—	—	0,44	—	—	—	0,15
5-Бромурацил	0,68	—	—	0,52	—	—	—	0,26	0,52	—	0,69	0,31
5-Метилцитозин	0,73	—	—	0,26	—	0,52	0,57	0,37	—	—	—	0,25
Пурин	—	—	—	0,48	—	—	—	0,23	—	—	—	—
Гипоксантин	0,63	0,15	0,17	0,25	—	0,29	0,32	0,28	—	0,30	—	—
Ксантин	0,62	0,10	0,07	0,18	—	0,21	0,24	—	—	0,23	—	—
Кофеин	—	0,56	—	0,63	—	—	—	—	—	0,71	—	—

Б. Хроматография нуклеозидов и дезоксинуклеозидов

Вещество	Значение R_f в растворителях													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Аденозин	0,49	0,11	0,14	0,20	—	0,34	0,09	—	0,12	—	—	0,55	0,30	0,42
Гуанозин	0,68	0,02	0,10	0,15	0,37	0,30	0,29	—	0,16	—	—	0,49	0,10	0,40
Уридин	0,84	0,05	0,21	0,19	0,70	0,64	0,58	—	0,25	—	—	0,64	0,25	—
Цитидин	0,76	0,02	0,16	0,12	—	0,45	0,58	—	0,19	—	—	0,52	0,24	0,52
Инозин	0,81	—	—	0,10	—	0,30	0,08	—	—	—	—	0,49	—	—
Ксантинрибозид	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,33	—	—
Адениндезоксирибозид	0,47	—	0,36	0,44	—	—	0,05	0,62	—	0,65	—	—	0,39	0,45
Гуаниндезоксирибозид	0,65	—	0,21	0,20	—	—	0,18	0,33	—	0,51	—	—	0,16	—
Урацилдезоксирибозид	1,83	—	0,39	0,38	—	—	0,42	0,46	—	0,60	—	—	—	—
Цитидилдезоксирибозид	0,80	—	0,23	0,23	—	—	0,40	0,59	—	0,56	—	—	0,33	—
Гипоксантиндезокирибозид	0,80	—	0,23	0,23	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Тимидин	0,85	—	0,50	0,51	—	0,81	0,31	0,62	—	0,64	—	0,50	0,65	—

Растворители к табл. А

1. Вода, доведенная разбавленным аммиаком до pH 10.
2. Амиловый спирт, насыщенный водой.
3. *н*-Бутанол, насыщенный водой.
4. *н*-Бутанол/вода (43 : 7).
5. Изопропанол/11,6-н. HCl (680 : 176) с добавленной до 1 *л* водой
6. Изопропанол/конц. HCl (70 : 41), добавить воды до 250 *мл*.
7. Изопропанол/2-н. HCl (13 : 7).
8. Изопропанол/насыщенный водный раствор $(NH_4)_2SO_4$/1-м Na-ацетат (1 : 40 : 9).
9. Изопропанол/аммиак/вода (7 : 2 : 1).
10. *н*-Бутанол/муравьиная кислота/вода (77 : 10 : 13)
11. *н*-Бутанол/уксусная кислота/вода (5 : 2 : 3).
12. *н*-Бутанол/аммиак/вода (86 : 1 : 13).

Проявление — наблюдение в ультрафиолетовых лучах (254 *нм*)

Растворители к табл. Б

1. Вода, доведенная разбавленным аммиаком до pH 10.
2. Амиловый спирт, насыщенный водой.
3. *н*-Бутанол, насыщенный водой.
4. *н*-Бутанол/вода (43 : 7).
5. Изопропанол/11,6-н. HCl (680 : 176), доведенные водой до 1 *л*.
6. Изопропанол/конц. HCl (170 : 41), доведенные водой до 250 *мл*
7. Изопропанол/насыщенный водный раствор $(NH_4)_2SO_4$/1-м. Na-ацетат (1 : 40 : 9).
8. Изопропанол/аммиак/вода (7 : 2 : 1).
9. *н*-Бутанол/муравьиная кислота/вода (77 : 10 : 13).
10. *н*-Бутанол/уксусная кислота/вода (5 : 2 : 3).
11. *н*-Бутанол/аммиак/вода (86 : 1 : 13).
12. Изоамиловый спирт/тетрагидрофурфурол/0,08-м. К-цитрат pH 7,9 (1 : 1 : 1).
13. *н*-Бутанол/ацетон/вода/конц. аммиак (40 : 50 : 15 : 3).
14. Метанол/2-н. аммиак (7 : 3).

Проявление — наблюдение в ультрафиолетовых лучах (254 *нм*).

В. Хроматография нуклеотидов и дезоксинуклеотидов

Вещество	Значение R_f в растворителях								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Аденозин-2′-монофосфат	0,74	—	—	0,48	—	—	0,56	—	—
Аденозин-3′-монофосфат	0,67	—	—	0,48	—	0,15	0,56	—	0,45
Аденозин-2′, 3′-циклический фосфат	—	—	—	—	—	—	—	0,31	

Продолжение

Вещество	Значение R_f в растворителях								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Аденозин-5'-монофосфат	0,69	0,29	0,15	0,43	0,29	—	0,45	0,20	0,47
Гуанозин-5'-монофосфат	0,79	0,28	—	0,43	—	0,45	0,21	—	—
Гуанозин-3'-монофосфат	0,79	0,28	—	0,43	—	0,36	0,21	0,42	0,36
Гуанозин-5'-монофосфат	—	—	0,09	—	0,50	0,16	0,31	—	—
Уридин-3'-монофосфат	0,85	0,40	—	0,77	—	0,62	—	0,39	0,38
Уридин-5'-монофосфат	—	—	0,18	—	0,64	—	0,23	—	—
Цитидин-3'-монофосфат	0,85	0,37	—	0,58	—	0,66	—	0,25	0,43
Цитидин-5'-монофосфат	—	—	0,13	—	0,67	—	0,28	—	—
Инозинмонофосфат	—	—	—	—	—	—	—	—	0,33
Аденилдифосфат	0,77	0,15	0,07	—	0,37	—	0,30	0,07	0,15
Гуанилдифосфат	—	—	0,06	—	0,58	—	0,24	—	—
Уридилдифосфат	—	—	0,09	—	0,71	—	0,13	—	—
Уридилдифосфатглюкоза	—	—	0,22	—	—	—	—	—	—
Цитидилдифосфат	—	—	0,07	—	0,71	—	0,13	—	—
Аденозинтрифосфат	0,83	0,11	0,04	—	0,48	—	0,20	0,70	0,08
Аденозинтрифосфат	—	—	0,02	—	—	—	0,24	—	—
Гуанозинтрифосфат	—	—	0,03	—	0,61	—	0,18	—	—
Уридинтрифосфат	—	—	0,04	—	0,77	—	0,08	—	—
Цитидинтрифосфат	—	—	0,04	—	0,77	—	0,07	—	—
Инозинтрифосфат	—	—	—	—	—	—	—	—	0,05
Аденилдезоксирибозид-5'-монофосфат	—	—	—	—	—	0,17	—	—	—
Гуанилдезоксирибозид-5'-монофосфат	—	—	—	—	—	0,37	—	—	—

Продолжение

Вещество	Значение R_f в растворителях								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Цитозиндезоксирибозид-5'-монофосфат	—	—	0,25	0,64	—	0,58	0,60	—	—
Тимидин-3'-монофосфат	—	—	—	0,81	—	0,50	—	—	—
Тимидин-5'-монофосфат	—	—	0,26	—	—	—	—	—	—
Дифосфопиридиннуклеотид	—	—	—	0,12	—	—	—	—	—
Тимидин	—	—	—	0,76	—	—	—	—	—
Тимин	—	—	—	0,70	—	—	—	—	—
Тимидинтрифосфат	—	—	—	0,11	—	—	—	—	—
Тимидиндифосфат	—	—	—	0,20	—	—	—	—	—
Ортофосфорная кислота	—	—	0,31	—	0,84	—	—	—	—
Полифосфат	—	—	0,12	—	—	—	—	—	—

Растворители к табл. В

1. 5%-ный водный раствор Na_2HPO_4, насыщенный амиловым спиртом (обе фазы заливают в ванночку).
2. Метанол/2-н. аммиак (7 : 3).
3. Этанол/1-м. аммоний-ацетат pH 7,5 (5 : 2).
4. Изопропанол/конц. HCl (170 : 41), доведенные водой до 250 *мл*.
5. *н*-Пропанол/$(NH_4)_2SO_4$/0,1-м. фосфатный буфер pH 6,8 (1 : 30 *г* : : 50).
6. Изопропанол/насыщенный водный раствор $(NH_4)_2SO_4$/Na-ацетат (1 : 40 : 9).
7. Изомасляная кислота/1-м. аммиак/вода (22 : 1 : 10).
8. Изоамиловый спирт/тетрагидрофурфурол/0,08-м. К-цитрат, pH 7,9 (1 : 1 : 1).
9. *н*-Бутанол/*н*-пропанол/ацетон/80%-ная муравьиная кислота/30%-ная ТХУ (8 : 4 : 5 : 5 : 15).

Проявители к табл. В

1. 5 *мл* 60%-ной перхлоратной кислоты, 10 *мл* 1-н. HCl и 25 *мл* 4%-ного молибдата аммония доводят водой до 100 *мл*. После опрыскивания сушат при комнатной температуре и 10 *мин* при 85° С. Восстановление происходит на прямом солнечном свету или в лучах ртутной лампы.
2. 2 *г* *р*-диметиламинобензальдегида в 100 *мл* 1,2-н. HCl (применяется для обнаружения ортофосфата и полифосфата).
3. Наблюдение в ультрафиолетовых лучах (видны темные пятна).

Углеводы

Углеводы — это класс соединений, которые содержат одновременно гидроксильные и карбонильные группы — альдегидоспирты и кетоспирты. Углеводы играют очень важную роль в жизни растений. Они являются основными промежуточными продуктами ряда биохимических циклов превращения веществ и входят в состав многих соединений, обнаруживаемых в растительных клетках.

Углеводы делятся на три подгруппы: простые моносахара (монозы), не способные гидролизоваться, олигосахара и сложные сахара (полисахариды, полиозы), способные гидролизоваться и образовывать простые углеводы.

Моносахара, содержащие альдегидную группу, называются *альдозами,* содержащие кетонную группу,— *кетозами*. Большинство природных моносахаридов содержит неразветвленную цепь углеродных атомов.

Моносахариды существуют как в виде нециклических форм, так и в виде двух циклических форм. Циклические формы можно рассматривать как производные гетероциклических соединений — фурана и пирана. Отсюда и следуют названия циклических форм моносахаров — *фуранозы* и *пиранозы*. Сахара являются оптически активными веществами, вращающими плоскость поляризации света влево или вправо. В связи с этим оптические изомеры отдельных сахаров характеризуют направлением вращения плоскости поляризации. Все моносахариды, у которых замещающие группы при углеродном атоме, ближайшем к первичной спиртовой группе CH_2OH, имеют такое же расположение, как у *d*-глицеринового альдегида, и относятся к *d*-ряду. Если расположение этих групп такое же, как у *l*-глицеринового альдегида, то моносахара относятся к *l*-ряду.

ВЫСШИЕ ПОЛИСАХАРИДЫ

Высшие полисахариды являются высокомолекулярными веществами, содержащими в составе своих молекул сотни и тысячи остатков моносахаридов.

По строению молекул высшие полисахариды делят на гомополисахариды и гетерополисахариды.

Гомополисахариды состоят из остатков одного какого-либо моносахарида.

Крахмал $(C_6H_{10}O_5)_n$ состоит из остатков глюкозы и является одним из основных продуктов фотосинтеза, выступая в роли запасного вещества. При распаде крахмала возникают более мелкие молекулы такого же состава, как и крахмал — декстрины. Полисахариды крахмала разделяются на амилозу и амилопектин. Амилоза представляет собой неразветвленную или малоразветвленную цепь глюкозных остатков, амилопектин — полимер с многократно разветвленными молекулами.

Целлюлоза $(C_6H_{10}O_5)_n$ так же, как и крахмал, состоит из остатков глюкозы; является основной частью клеточных стенок растений. В молекулу целлюлозы входит 1000—12 000 глюкозных остатков.

Инулин $(C_6H_{10}O_5)_n$ при гидролизе дает *d*-фруктозу; часто встречается в растениях семейств сложноцветных (топинамбур, лопух, георгин, артишок) и горечавковых, а также в некоторых водорослях. Под микроскопом в срезах, помещенных в крепкий спирт, можно обнаружить сферические кристаллы, светящиеся в поляризованном свете.

Лихенин $(C_6H_{10}O_5)_n$ — важная составная часть клеточных оболочек лишайников. При гидролизе образуется *d*-глюкоза. Молекулярная масса лихенина не очень велика; вещество растворимо в горячей воде.

Классификация основных углеводов

Монозы или простые сахара	Биозы		
	Триозы		
	Тетрозы	Альдозы	Ксилоза, Арабиноза, Рибоза
	Пентозы	Альдозы	Ксилоза, Арабиноза, Рибоза
		Кетозы	
	Гексозы	Альдозы	Глюкоза, Манноза, Галактоза
		Кетозы	Фруктоза, Сорбоза
	Гептозы		Седогептулоза
	Октозы		
	Нонозы		
	Декозы		
Олигосахара	Дисахариды		Сахароза, Мальтоза, Гентиобиоза, Трегалоза, Мелибиоза, Целлобиоза, Лактоза
	Трисахариды		Раффиноза, Гентианоза, Мелицитоза
	Тетрасахариды		Стахиоза
Полисахариды	Пентозаны		Арабан, Ксилан
	Глюкозаны		Крахмал, Гликоген, Целлюлоза, Лихенин
	Гексозаны	Фруктозаны, Маннаны, Галактаны	Инулин
	Пектины		Пектиновая кислота, Пектин, Протопектин
	Гумми, Клей		
	Аминогексозаны		Хитин

Углеводы растений

Название	Формула	В каких растениях встречается, в какие соединения входит
	Моносахара	
	Пентозы	
D-Рибоза	CHO — HCOH — — HCOH — HCOH — — CH_2OH	Как важный сахар во всякой растительной клетке; в составе РНК
D-Рибулоза	CH_2OH — CO — — HCHO — CH_2OH	Фосфорный эфир этой пентозы (рибулозодифосфат, РДФ) — акцептор углекислоты в фотосинтезе
L-Ксилулоза	CH_2OH — CO — — HCOH — HCOH — — CH_2OH	В составе гумми, гемицеллюлозы и ксиланов
L-Арабиноза	CHO — HCOH — — HCOH — HCOH — — CH_2OH	В составе гемицеллюлозы, арабанов, гумми
D-Ксилоза	CHO — HCOH — — HCOH — HCOH — — CH_2OH	В составе гемицеллюлозы, ксиланов и гумми
	Гексозы	
D-Глюкоза	CHO — HCOH — — HCOH — HCOH — — HCOH — CH_2OH	Во всех растениях; в составе многих полисахаридов и глюкозидов; в свободном виде — промежуточный продукт ряда реакций
D-Фруктоза	CH_2OH — CO — HCOH — — HCOH — HCOH — — CH_2OH	Во всех растениях; в составе многих полисахаридов и глюкозидов; в свободном виде — промежуточный продукт ряда реакций
D-Манноза	CHO — HCOH — — HOCH — HOCH — — HCOH — CH_2OH	В составе гемицеллюлоз и слизей
D-Галактоза	CHO — HCOH — — HOCH — HOCH — — HCOH — CH_2OH	В свободном виде в плодах плюща; в составе дисахаридов (лактозы, мелибиозы) и трисахарида (раффинозы)
L-Сорбоза	CH_2OH — CO — HOCH — — HCOH — HOCH — — CH_2OH	В сброженном бактериями соке рябины

Продолжение

Название	Формула	В каких растениях встречается, в какие соединения входит
	Гептозы	
D-Седогептулоза	CH_2OH — CO — HOCH — — HCOH — HCOH — — HCOH — CH_2OH	В свободном состоянии в больших количествах в листьях суккулентов; один из промежуточных продуктов цикла Кальвина
D-Манногептулоза	CH_2OH — CO — HOCH — — HOCH — HCOH — — HCOH — CH_2OH	В плодах авокадо
	Производные моносахаридов	
D-2-Дезоксирибоза	CHO — CH_2 — HCOH — — HCOH — CH_2OH	Во всех клетках; в составе ядерной нуклеиновой кислоты ДНК
L-Рамноза (метилпентоза)	CHO — HCOH — — HCOH — HOCH — — HOCH — CH_3	В составе гликозидов — нарингина и кверцетина, в гумми
L-Родеоза (*D*-фукоза)	CHO — HCOH — — HOCH — HCOH — — HOCH — CH_3	В растениях семейства вьюнковых; в составе глюкозида — джалапина
L-Фукоза	CHO — HOCH — — HCOH — HCOH — — OHCH — CH_3	В фукусе; в составе фукана
Дигитоксоза	CHO — CH_2 — HCOH — — HCOH — HCOH — CH_3	В составе гликозидов наперстянки
	Олигосахара	
	Дисахара	
Сахароза (тростниковый сахар)	2-(α-Глюкопиранозидо)-β-фруктофуранозид	Чрезвычайно широкое распространение; основная транспортная форма углеводов
Мальтоза (солодовый сахар)	4-(α-Глюкопиранозидо)-глюкоза	Широкое распространение как промежуточного продукта ферментативного распада крахмала
Целлобиоза	4-(β-Глюкозидо)-глюкоза	Промежуточный продукт ферментативного гидролиза клетчатки
Трегалоза (микоза)	1-(α-Глюкопиранозидо)-α-глюкопиранозид	В грибах, некоторых низших растениях, в селагинелле
Лактоза	4-(β-Галактопиранозидо)-глюкоза	В свободном виде в пыльцевых трубках некоторых растений

Продолжение

Название	Формула	В каких растениях встречается, в какие соединения входит
Гентиобиоза	6-(β-Глюкопиранозидо)-α-глюкопиранозид	В связанном виде в корнях горечавки; в составе многих глюкозидов
Мелибиоза	6-(α-Галактопиранозидо)-α-глюкопиранозид	В свободном виде в клеточном соке некоторых растений (например, в сахарной свекле)
	Трисахариды	
Раффиноза	1(6-α-Галактозидо-*D*-α-глюкопиранозидо)-β-*D*-фруктофуранозид	В корнях сахарной свеклы, в семенах хлопчатника
Гентианоза	6(β-Глюкозидо)-сахароза	В корнях горечавки
Мелицитоза	α-Глюкозидо-сахароза	В хвое лиственницы, псевдотсуги, дугласовой пихты и в выделениях тополя
Рамнноза	*D*-Галактоза-*D*-рамноза	В составе глюкозида крушины (ксанторамнина)
Робиноза	*L*-Рамноза-*L*-рамноза-*D*-галактоза	В цветках робинии; в составе глюкозида робинина
	Тетрозы	
Стахиоза (манеотетроза)	α-Галактозидо-α-галактозидо-сахароза	Наряду с мелицитозой в манне (листовых выделениях ясеня), семенах желтого люпина, сои и чечевицы

Содержание сахаров в съедобной части главнейших культур, % на сырое вещество

Растение	Общая сахаристость		Сахароза		Преобладающий тип сахара
	пределы колебаний	часто встречающееся значение	пределы колебаний	часто встречающееся значение	
Абрикос	5,9—22,9	—	3,7—15,8	—	Сахароза
Апельсин	4,3—11,5	7—8	1,0—6,0	4	»
Арбуз	6—11	6—11	1,2—3,2	2	Фруктоза

Продолжение

Растение	Общая сахаристость		Сахароза		Преобладающий тип сахара
	пределы колебаний	часто встречающееся значение	пределы колебаний	часто встречающееся значение	
Виноград	14,0—35,0	15—23	0—5	0—0,3	Моносахара
Вишня	6,5—14,5	—	0—0,8	0,2—0,3	»
Груша	7,2—21,0	10—12	0—5,1	4—7	Фруктоза
Дыня	6—18	8—11	1,3—11,0	3—7	Сахароза
Земляника	4,6—10,0	6—8	0—4,6	0—0,4	Моносахара
Инжир	5—15	—	0—2	1	»
Капуста	1,6—4,0	2,5—3,0	0—0,8	0,3—0,4	»
Клюква	2,2—4,5	—	—	—	Моносахара
Крыжовник	6,3—12,0	9—10	0,3—0,9	—	»
Лимон	0,5—3,1	—	0—0,8	—	»
Малина	3,9—10,8	6—8	0—2,7	0	»
Мандарин	4,7—11,7	8	2,4—6,8	5—6	Сахароза
Морковь	6—8	—	2—6	—	»
Огурец	1,2—3,1	—	0—0,3	—	Моносахара
Персик	6—15,3	10—11	2,7—12,0	7—10	Сахароза
Перец сладкий	2,0—4,9	2,0—3,0	0—0,5	—	Моносахара
Репчатый лук	6,5—10,5	—	4—9	—	Сахароза
Свекла сахарная	16—26	16—19	16—23	16—20	»
Слива	4,7—13,3	8—10	0,9—8,3	—	Сахароза, чаще моносахара
Смородина красная	4,1—8,9	6—7	0—0,4	0	Моносахара
черная	5,1—11,6	8	2—2,72	0	»
Томат	1,6—4,1	—	0,2—0,8	—	Моносахара
Тыква	2,7—8,3	3—6	0,6—6,0	1—3	»
Хурма	9—20	—	0—5	0	»
Черешня	7,4—16,8	—	0,15—2,15	0,5	»
Яблоня	6—14,8	10—11	0,3—6,6	2—3	»

Относительная сладость некоторых обычных сахаров и сахарина

Вещество	Относительная сладость, % к сладости сахарозы	Вещество	Относительная сладость, % к сладости сахарозы
Лактоза	16,0	Сахароза	100,0
Галактоза	32,1	Фруктоза	173,3
Мальтоза	32,5	Сахарин	55000,0
Глюкоза	74,3		

Арабаны, ксиланы, галактаны и маннаны — полисахариды, состоящие соответственно из арабинозы, ксилозы, галактозы и маннозы. Они образуют группу веществ под общим названием *гемицеллюлозы*, которые представляют собой высокомолекулярные гомополисахариды, не растворимые в воде, но растворимые в щелочных растворах. Гемицеллюлозы в значительном количестве содержатся в одревеснивших частях растений. Маннан обнаружен в дрожжевых клетках и древесине хвойных деревьев (2—7%). Галактаны найдены в соломе, древесине и многих семенах. Особенно много их содержится в семенах люпина. Ксиланы встречаются в соломе (до 28%) и дубовой древесине (до 25%).

Пектиновые вещества в основе своего строения имеют цепь из остатков *d*-галактуроновой кислоты, поэтому различают высокомолекулярные полигалактуроновые кислоты — пектиновые кислоты и пектины (это те же пектиновые кислоты, у которых карбоксильные группы в различной степени этерифицированы и нейтрализованы), а также протопектины — не растворимые в воде вещества растительного происхождения, которые при осторожном гидролизе дают пектиновые кислоты. Пектины в большом количестве содержатся в ягодах, стеблях и клубнях многих растений. Пектин, выделенный из плодов яблок, груш и слив, имеет молекулярный вес 25 000—35 000. Пектиновые вещества скрепляют клетки в ткани. Мацерация стеблей льна, например, происходит под влиянием ферментов, гидролизирующих пектиновые вещества.

Гетерополисахариды — полисахариды, состоящие из остатков различных моносахаридов. Примером гетерополисахаридов растений являются некоторые гемицеллюлозы, дающие при гидролизе остатки ксилозы, арабинозы и уроновых кислот, а также камеди. Камеди образуются на месте повреждения растения в виде прозрачных густых масс; представляют собой нейтральные соли кальция, магния, калия и высокомолекулярных кислот, состоящих из гексоз, пентоз, метилпентоз и уроновых кислот. Во всех камедях содержится *l*-арабиноза. Наиболее распространенная из уроновых кислот — *d*-глюкуроновая кислота.

Агар — сложный полисахарид, добываемый из морских водорослей; чаще всего используется как средство для получения твердых питательных сред в микробиологии и при культуре изолированных тканей; растворяется в воде при температуре 100° С; достаточно прочные среды получаются с 0,7—1,5%-ным содержанием агара. Сухой агар часто содержат загрязнения, которые удаляются промыванием агара холодной водой.

Ламинарин — запасной полисахарид бурых водорослей; является полимером из остатков глюкозы, соединенных с маннитом.

Флоридский крахмал — запасной углевод красных водорослей; представляет собой полисахарид типа амилопектина.

МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ УГЛЕВОДОВ

Общая качественная реакция на углеводы по Молишу

К 2—3 *мл* испытуемого раствора или суспензии (при нерастворимых углеводах) добавляют три капли 10%-ного спиртового раствора α-нафтола. В косо поставленную колбочку осторожно по стенке вливают концентрированную H_2SO_4. На границе раздела жидкостей при наличии углеводов и гликозидов образуется красно-фиолетовое кольцо.

Определение пентоз

1. 1 *мл* пробы смешивают с 3 *мл* орцинового реактива (0,02 *г* орцина в 10 *мл* 25%-ной HCl и добавляют две капли свежеприготовленного $FeCl_3$), в течение нескольких минут подогревают на водяной бане, а затем встряхивают с амиловым спиртом. В спиртовом слое появляется сине-зеленое окрашивание. Уроновые кислоты дают бледное окрашивание и то лишь после длительного кипячения.

2. 1 *мл* пробы смешивают с 1 *мл* HCl и добавляют на кончике ножа флороглюцина, взбалтывают и нагревают несколько минут на водяной бане. Фиолетово-красное окрашивание дают пентозы и уроновые кислоты. При встряхивании с амиловым спиртом окраска переходит в верхний слой, в котором проводят количественное колориметрическое или спектрофотометрическое определения.

Определение гексоз и редуцирующих сахаров

Проба Феллинга

Раствор 1—7%-ный $CuSO_4$; раствор 2—35%-ный раствор сегнетовой соли (K, Na-виннокислый) в 10%-ном NaOH. Непосредственно перед употреблением смешивают равные части растворов и подогревают на водяной бане. Нагретый до кипения пробный раствор смешивают с примерно равным объемом растворов *1* и *2* и продолжают нагревать. Выпадает красный осадок закиси меди.

Количественные анализы основаны на весовом, объемном или колориметрическом определении восстановленной меди (методы Бертрана, Починка, Бьерри).

Реакция серебряного зеркала

1%-ный раствор азотнокислого серебра смешивают с разбавленным нашатырным спиртом (NH_4OH) до тех пор, пока выпавший осадок не растворится вновь. Образуется сереброаммиачный комплекс, легко восстанавливаемый до металлического серебра. Смешивают равные части реактива и пробного раствора, затем осторожно нагревают до кипения. Выпадающее металлическое серебро образует зеркальный слой на внутренних стенках посуды.

Кетозы от альдоз можно отличить, применяя следующие пробы.

Резорциновая проба (по Селиванову)

К пробному раствору приливают крепкую HCl и прибавляют на кончике ножа сухого резорцина; раствор подогревают на кипящей водяной бане в течение 10 *мин*. Только с кетозами возникает ясное оранжево-красное окрашивание.

Дифениламиновая проба (по Церевитинову)

1 *мл* пробного раствора + 1 *мл* 25%-ной HCl + 1 *мл* 10%-ного спиртового раствора дифениламина нагревают в течение 10 *мин* на водяной бане. Кетосахара образуют интенсивную глубоко синюю окраску.

Количественное определение сахаров по Бертрану

В основе большинства методов определения сахаров лежит принцип, предложенный Бертраном.

Готовят следующие растворы:

1. 40 *г* кристаллического $CuSO_4$ в 1 *л* воды.
2. 200 *г* сегнетовой соли и 150 *г* NaOH в 1 *л* воды.
3. 50 *г* кристаллического $Fe_2(SO_4)_3$ и 200 *мл* концентрированной H_2SO_4 доводят водой до 1 *л*.
4. 0,1-н. $KMnO_4$.

10 *мл* прозрачного экстракта смешивают с 20 *мл* раствора *1* и 20 *мл* раствора *2* и нагревают точно 3 *мин* на кипящей водяной бане; при этом выпадает закись меди Cu_2O. Осадок смывают горячей водой, переносят на плотный стеклянный фильтр № 3 или № 4 и отфильтровывают над колбой Бунзена. Осадок можно также количественно отделить центрифугированием при одновременном промывании. Отмытый осадок растворяют в реактиве *3* и титруют 0,1-н. $KMnO_4$ до появления светло-розового цвета. 1 *мл* 0,1-н. $KMnO_4$ соответствует 6,36 *мг* восстановленной меди. Содержание восстанавливающих сахаров находят по стандартной кривой или по существующим таблицам.

Определение сахаров по их озазонам

Моносахариды при длительном кипячении с фенилгидразином, динитрофенилгидразином и другими гидразинами в уксусной кислоте образуют сначала гидразоны, затем озазоны, плохо растворимые и выпадающие в виде желтых метельчатых кристаллов. Эта реакция используется для определения сахаров по точкам плавления их озазонов и для микрохимических определений (срез покрывают каплей реактива, добавляют каплю глицерина, чтобы избежать высушивания, и нагревают в течение 2 *час* в чашечке, плавающей в кипящей водяной бане).

Для получения озазонов сахаров готовят следующие реактивы:

1. Смешивают 10 *г* фенилгидразина (дурно пахнущая ядовитая жидкость), 10 *мл* ледяной уксусной кислоты и 100 *мл* воды. Раствор должен быть светло-желтого цвета (ядовит!).
2. Растворяют 5 *г* твердого фенилгидразингидрохлорида и 7,5 *г* уксуснокислого натрия в 50 *мл* теплой воды.

Любой из этих растворов смешивают с равным объемом пробного раствора и либо оставляют на 24 *час* при комнатной температуре, либо кипятят в течение 0,5—1 *час* на водяной бане. При этом выпадают желтые хлопья озазонов.

Простейшие методы определения крахмала

Крахмал в клетках растений обнаруживают под микроскопом при среднем увеличении; в поляризованном свете его зерна различают по крестообразному затемнению. При введении раствора иода происходит окрашивание крахмальных зерен в темно-синий и фиолетовый цвета. В качестве реактива используют раствор иода в иодистом калии следующего состава: 2 *г* иодистого калия растворяют в 5 *мл* воды, затем добавляют 1 *г* металлического иода. Когда последний растворится, доливают 295 *мл* воды. Сохранять раствор следует в темной посуде.

Качественные реакции на клетчатку

1. Темно-фиолетовое окрашивание с хлор-цинк-иодом (1,3 *г* I и 6,5 KI растворяют в 10 *мл* H_2O, смешивают с 20 *г* $ZnCl_2$ и декантируют с кристаллического осадка). При поворачивании окрашенного препарата в поляризованном свете интенсивность окраски меняется — явление дихроизма, обусловленное ориентированным расположением атомов иода в мицеллах клетчатки.

2. Реактив Швейцера. При смешивании растворов $CuSO_4$ и NaOH выпадает осадок гидроокиси меди, который отфильтровывают, промывают водой и переносят в колбу, где насыщают водным аммиаком до полного растворения. Этот реактив растворяет клетчатку. Используется при изготовлении искусственного шелка.

Реакции на гемицеллюлозы

Пентозаны. При нагревании образцов (5 *г* с 70 *мл* 10%-ной HCl) до кипения пентозаны распадаются до пентоз (ксилоз, арабиноз), которые образуют летучий фурфурол. Для обнаружения фурфурола в пары вводят полоску фильтровальной бумаги, смоченную смесью равных частей ледяной уксусной кислоты и анилина (анилинацетата), отмечают вишнево-красное окрашивание.

Гексозаны дают с раствором иода синее окрашивание на срезах.

Поляриметрическое определение сахаров

Сахара отличаются наличием нескольких асимметрических атомов углерода. Благодаря этому их растворы поворачивают плоскость проходящего поляризованного света по часовой стрелке (+) или против часовой стрелки (—). Поляризационный метод чаще всего применяется при определении сахарозы в соке сахарной свеклы — в селекционном процессе и в заводском производстве сахара.

У водного экстракта, очищенного от оптически активных примесей (белка, аминокислот и пр.) добавлением уксуснокислого свинца, измеряют угол поляризации на поляриметре. Величина угла при прочих равных условиях зависит от концентрации сахара. При постоянной температуре (20° С) и определенной длине волны света (предпочтительно желтое пламя натриевой лампы *D* или сильный желтый светофильтр) удельное вращение $[\alpha]$ вычисляется по формуле

$$[\alpha]_D^{20} = \frac{v \cdot \alpha}{C \cdot l},$$

где α — измеренный угол вращения, *град*; v — объем раствора, *мл*; C — количество оптически активного вещества, *г/мл*; l — длина поляриметрической трубки, *дм* (толщина слоя).

Удельное вращение определяют при концентрации C=1 *г/мл*, l = 10 *см*, $t°$ = 20° С.

Примеры удельного вращения

Сахароза + 66,5°
Глюкоза + 52,8°
Фруктоза — 92,8°

Хроматография сахаров и сахароспиртов на бумаге

Вещество	Значение R_f в растворителях							
	1	2	3	4	5	6	7	8
D-Глюкоза	0,39	0,42	—	0,18	—	0,28	0,19	—
D-Галактоза	0,44	—	—	0,16	—	0,27	0,17	—
D-Манноза	0,45	—	—	0,20	—	—	0,24	—
L-Сорбоза	0,42	—	—	0,20	—	0,25	0,24	—
D-Фруктоза	0,51	—	—	0,23	—	0,23	0,24	—
D-Ксилоза	0,44	—	—	0,28	—	0,23	0,28	—
D-Арабиноза	0,54	—	—	0,21	—	0,22	0,23	—
D-Рибоза	0,59	—	—	0,31	—	—	0,33	—
D-Ликсоза	0,45	—	—	—	—	—	0,30	—
L-Рамноза	0,59	—	—	0,37	—	0,50	—	—
D-Дезоксирибоза	0,73	—	—	—	—	—	—	—
L-Фукоза	0,63	—	—	0,27	—	0,40	—	—
Лактоза	0,38	—	—	0,09	—	—	—	—
Мальтоза	0,36	—	—	0,11	—	—	—	—
Сахароза	0,39	0,36	—	0,14	0,03	0,42	—	—
Целлобиоза	—	—	—	—	—	0,35	—	—
Раффиноза	0,27	—	—	0,05	—	0,25	—	—
D-Галактуроновая кислота	0,13	—	—	0,14	—	—	0,13	—
D-Глюконовая кислота	—	—	—	0,24	—	—	—	0,18
Аскорбиновая кислота	0,24	—	—	0,38	—	0,28	—	—
Дегидроаскорбиновая кислота	0,16	—	—	0,27	—	—	—	—
Инозит	0,23	—	0,11	0,09	0,60	0,24	—	—
Гликоль	—	—	—	0,64	0,61	—	—	0,69
Трегалоза	—	—	—	—	—	—	—	0,03
Гулоза	—	—	—	—	—	—	0,23	—
Аллометилоза	—	—	—	—	—	—	0,36	—
Гулометилоза	—	—	—	—	—	—	0,36	—
Идометилоза	—	—	—	—	—	—	0,51	—
Талометилоза	—	—	—	—	—	—	0,48	—
Тагатоза	—	—	—	—	—	—	0,27	—
Маннуроновая кислота	—	—	—	—	—	—	0,18	—
Альтроза	—	—	—	—	—	—	0,27	—
Идоза	—	—	—	—	—	—	0,31	—
Талоза	—	—	—	—	—	—	0,28	—
Альтрометилоза	—	—	—	—	—	—	0,45	—
Маннолметилоза	—	—	—	—	—	—	0,38	—
Галактометилоза	—	—	—	—	—	—	0,26	—
Алмолоза	—	—	—	—	—	—	0,30	—
Глюкуроновая кислота	0,12	—	—	0,12	—	—	0,15	—

Продолжение

Вещество	Значение R_f в растворителях							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Маннит	—	—	0,34	0,21	0,20	0,30	—	0,26
Арабит	—	—	0,44	—	0,26	—	—	—
Эритрит	—	—	0,49	—	0,31	0,27	—	—
Пинит	—	—	0,36	—	—	—	—	—
Сорбит	—	—	0,31	0,19	0,16	0,29	—	0,25
Дульцит	—	—	0,31	—	0,16	—	—	—
Ксилит	—	—	—	—	0,24	—	—	—
Адонит	—	—	0,40	—	0,28	—	—	—
Волемит	—	—	0,28	—	—	—	—	—
Глицерин	—	—	0,59	0,48	0,37	—	—	0,52
2-Дезоксирибоза	0,73	—	—	—	0,50	—	—	—
3-Дезоксирибоза	—	—	—	—	0,60	—	—	—
4-Дезоксирибоза	—	—	—	—	0,53	—	—	—

Растворители

1. Фенол, насыщенный 1%-ным аммиаком.
2. *н*-Пропанол/*трет*-пентанол/вода (2 : 8 : 3).
3. *н*-Пропанол/этилацетат/вода (7 : 1 : 2).
4. *н*-Бутанол/уксусная кислота/вода (4 : 1 : 5), верхняя фаза.
5. *н*-Бутанол/этанол/вода (4 : 1 : 5), верхняя фаза.
6. *н*-Бутанол/этанол/боратный буфер (1 : 1 : 1), бумага насыщается тем же буфером (9,54 *г* натрия тетраборнокислого на 1 *л* воды).
7. Этилацетат/пиридин/вода (2 : 1 : 2).
8. *н*-Бутанол/уксусная кислота/концентрированная HCl/вода (20 : : 5 : 1 : 25).

Кроме того, используют такие растворители:

9. *н*-Бутанол/уксусная кислота/вода (6 : 1 : 1 или 4 : 1 : 1), для быстрого разделения олигосахаридов.
10. *н*-Бутанол/этиловый спирт/вода/аммиак (40 : 10 : 49 : 1).
11. *н*-Бутанол/этанол/вода (10 : 1 : 2).
12. *н*-Бутанол/пиридин/вода (6 : 4 : 3), хорошее разделение смеси моно-, ди- и олигосахаридов.
13. Этилацетат/уксусная кислота/вода (3 : 1 : 3).
14. *н*-Пропанол/уксусная кислота/вода (7 : 1 : 2).

Проявители

Опрыскивание аммиачным раствором соли серебра. Смешивают равные части 0,1-н. нитрата серебра и 5-н. аммиака и добавляют одну часть 2-н. NaOH. После опрыскивания проявляют над паровой баней. Фиксируют свежеприготовленным 10—15%-ным раствором Na-тиосульфата в течение 10 *мин*, затем споласкивают в дистиллированной воде.

Опрыскивание смесью 2%-ного трифенилтетразолиумхлорида в воде и 1-н. NaOH (1 : 1). На короткое время помещают в темноту при повышенной температуре. Появляются красные пятна.

Резорцинфосфат. Перед проявлением смешивают 10 объемов 0,2% раствора резорцина в этиловом спирте с 1 объемом H_3PO_4 ($d = 1{,}75$—1,82). Обработанная хроматограмма, нагретая в течение 3—4 *мин* до 85—95° С, дает интенсивно розовые пятна фруктозы, раффинозы и олигосахаридов, содержащих фруктозу, на слабо-розовом фоне.

Раствор мочевины. 5 *г* мочевины растворяют в 100 *мл* спирта и добавляют 20 *мл* 2-н. HCl. При нагревании хроматограммы в течение 5 *мин* при 105° С выступают синие пятна кетоз. Если концентрация высокая, проявляется и глюкоза (пятна голубовато-зеленого цвета).

Анилинфталат. 1,66 *г* фталевой кислоты растворяют в 35 *мл* водонасыщенного *н*-бутанола, добавляют 0,93 *г* перегнанного анилина и доводят до 100 *мл*. Глюкоза и галактоза проявляются после 5 *мин* нагревания при 105° С в виде желто-коричневых пятен. Пентозы дают вишнево-красное окрашивание. Дисахариды — мальтоза, лактоза, изомальтоза проявляются в виде желто-коричневых пятен после 20 *мин* нагревания.

Анилиноксалат. 0,93 *г* анилина растворяют в 50 *мл* спирта и смешивают с равным объемом 0,2-м. щавелевой кислоты в спирте (можно в воде). При нагревании хроматограмм в течение нескольких минут при 110° С альдозы проявляются в виде коричневых пятен.

Орцин (для гептулоз). 0,5 *г* орцина и 15 *г* трихлоруксусной кислоты растворяют в 100 *мл* водонасыщенного *н*-бутанола. Хранится неделю. После 20 *мин* нагревания при 105° С проявляются синие пятна гептулоз.

Анилиндифениламинфосфат. Смешивают 4%-ный раствор анилина в спирте, 2—4%-ный раствор дифениламина в спирте и концентрированную H_3PO_4 в соотношении 5 : 5 : 1. После опрыскивания, легкого просушивания на воздухе и 10 *мин* нагревания при 80° С проявляются сахара в виде синих и коричневых пятен.

***п*-Анизидин.** К 100 *мл* 3%-ного анизидина в спирте прибавляют 1,5 *мл* концентрированной HCl. 10 *мин* нагревания при 120—150° С (или проглаживание утюгом) дает с восстанавливающими сахарами и уроновыми кислотами желтые, коричневые и красные пятна на коричневатом фоне.

Калий марганцевокислый. Опрыскивают 1%-ным водным раствором $KMnO_4$, содержащим 2% Na_2CO_3. После высушивания появляются желтые пятна на пурпурном фоне.

Периодат — $KMnO_4$. Хроматограммы опрыскивают 2%-ным водным раствором метапериодата, смешанным с 1% *п*-анизидина в 2%-ном водном растворе $KMnO_4$ в соотношении 4 : 1. После появления пятен хроматограмму промывают в воде. Возникают коричневые пятна на белом фоне. Чувствительность для глюкозы — 3 *мкг*/пятно.

Бензидин. Опрыскивают хроматограмму раствором бензидина (0,5 *г* в 20 *мл* ледяной уксусной кислоты и 80 *мл* этанола). Нагревают в течение 15 *мин* при 100—105° С. Пентозы образуют шоколадно-коричневые пятна после 5 *мин* нагревания; позже развиваются темно-коричневые пятна мальтозы, галактозы, глюкозы и фруктозы.

***п*-Анизидин-дифениламин.** Смешивают равные объемы 2%-ного дифениламина и 2%-ного *п*-анизидина, причем оба раствора сделаны на ацетоне, содержащем 10% концентрированной H_3PO_4. После опрыскивания хроматограммы 2—3 *мин* нагревают при 90—95° С. Альдопентозы и альдогексозы развивают зеленую или сине-зеленую окраску, кетогексозы — желто-коричневую.

Фталевая кислота. Хроматограммы опрыскивают 3%-ной фталевой кислотой. Определяют до 0,25 *мкг* глюкозы и 1 *мкг* фруктозы по флуоресценции в ультрафиолетовых лучах.

Нафторезорцин. Хроматограммы опрыскивают 0,2%-ным нафторезорцином в свежеприготовленной смеси этанола и 2%-ного водного раствора ТХУ (1 : 1). Нагревают 5—10 *мин* при 100° С. Фруктоза, сорбоза, сахароза, раффиноза дают красные пятна; пентозы, уроновые кислоты — синие; альдозы — неактивны.

Флороглюцин. Хроматограммы опрыскивают раствором 0,2 *г* флороглюцина в 80 *мл* 90%-ного этанола и 20 *мл* 25%-ной ТХУ. Нагревают при 110° С. Кетозы образуют оранжево-коричневые пятна, пентозы — зелено-синие после продолжительного нагревания.

Антрон. Хроматограммы опрыскивают раствором антрона (300 *мг* антрона в смеси 10 *мл* нагретой ледяной уксусной кислоты, 20 *мл* этанола, 3 *мл* H_3PO_4, уд. вес 1,6, и 1 *мл* воды) и нагревают 5—6 *мин* при 108° С. Моно-, ди-, три- и полисахариды, содержащие кетогексозы, образуют желтые пятна, кетопентозы — пурпурные, кетогептозы — оранжево-желтые. В ультрафиолетовых лучах кетозы видны как коричневые пятна, альдозы — слегка флуоресцируют синим светом.

Спирты

В случае замещения водорода при углеродном атоме радикалом гидроксила —ОН образуются *спирты*. В растениях содержится много соединений со спиртовыми (гидроксильными) группами, например углеводы, оксикислоты и др. Из собственно спиртов, т. е. веществ, содержащих в молекуле только гидроксильные группы в качестве замещающих радикалов, наиболее часто встречаются следующие.

Сорбит ($CH_2OH—HCOH—HOCH—HCOH—HCOH—CH_2OH$) — многоатомный спирт, встречающийся во многих фруктах и ягодах (особенно в рябине). При окислении сорбита могут образовываться глюкоза, фруктоза или сорбоза.

Маннит ($CH_2OH—HOCH—HOCH—HCOH—HCOH—CH_2OH$) широко распространен в растениях, например в моркови, луке, ананасах, в бурых водорослях.

Дульцит ($CH_2HCOH—HOCH—HOCH—HCOH—CH_2OH$) содержится во многих растениях; часто выделяется на поверхности коры или листьев.

Этиловый спирт является конечным продуктом спиртового брожения, поэтому он очень широко распространен в тех субстратах, где имеет место брожение. В анаэробных условиях этиловый спирт накопляется в тканях растений в результате интрамолекулярного дыхания, напоминающего брожение.

В растении может происходить циклизация молекулы глюкозы с образованием *инозита* — циклического шестиатомного спирта $C_6H_{12}O_6$. Через инозит, по-видимому, происходит образование гидроароматических и ароматических соединений. Инозит в растениях встречается в виде ряда изомеров. Кроме этого спирта, в растениях обнаружены полифенолы — гидрохинон, пирокатехин, флороглюцин и пирогаллол, которые входят в состав ряда глюкозидов и дубильных веществ.

Из ароматических веществ, где спиртовая группа находится в боковой цепи, наиболее часто в растениях встречаются: бензиловый, коричный, конифериловый спирты и салигенин.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ СПИРТОВ

Для качественного определения спиртов используют следующие свойства: летучесть (горит голубоватым пламенем), реакцию с иодоформом (проба Либена). Несколько кубических сантиметров спирта

смешивают со щелочью и добавляют раствор иода в иодистом калии до тех пор, пока он обесцвечивается. При этом сразу же и после легкого подогревания образуется желтоватый мутный осадок и появляется запах иодоформа.

Спирты можно обнаружить также по образованию эфиров. К нескольким кубическим сантиметрам раствора добавляют на кончике ножа натрий-бензоат и одну-две капли концентрированной H_2SO_4. При осторожном подогревании ощущается своеобразный запах эфира бензойной кислоты.

Концентрацию спирта можно определить также ареометром, для чего спирт наливают в высокий цилиндр и погружают в него ареометр. При этом необходимо учитывать температуру раствора.

Весьма чувствительным является колориметрический метод, состоящий в том, что 0,5—1,0 *мл* раствора смешивают с 5 *мл* хромпика (смесь 5 частей насыщенного раствора двухромовокислого калия с 1 частью концентрированной H_2SO_4), нагревают в течение 1 *мин* на кипящей водяной бане и колориметрируют. Хром, переходя из шестивалентной в трехвалентную форму, дает зеленую окраску. Реакция очень чувствительна.

Лигнин

Лигнин — вещество ароматической природы, которым пропитаны одревесневшие стенки растительных клеток. Поэтому наибольшее количество лигнина содержится в древесине (например, в древесине хвойных деревьев — около 50%).

Лигнин представляет собой аморфное вещество, состоящее из 62—65% углерода и 5—6% водорода. В состав лигнина входит много метоксильных групп — OCH_3 и свободных гидроксильных групп. Основным структурным элементом лигнина является оксигидроконифериловый спирт. Лигнин с большим трудом разрушается микроорганизмами; отдельные части его молекул конденсируются, присоединяют аминогруппы, образуя стойкий почвенный гумус.

ЦВЕТНЫЕ РЕАКЦИИ НА ЛИГНИН

Объект пропитывается спиртовым раствором флороглюцина и смачивается концентрированной HCl; одревесневшие части становятся вишнево-красными.

Раствор анилин-сульфата дает с лигнином красивое золотисто-желтое окрашивание, усиливающееся при последующей обработке разбавленной H_2SO_4.

Соляная кислота, разбавленная (1 : 5), насыщается сероводородом, который можно получить в аппарате Киппа при реакции $FeS + HCl$. Капля этого раствора придает одревесневшей ткани зеленое окрашивание.

Образец помещают в 1%-ный $KMnO_4$ на несколько минут (пока он не станет коричневым), затем слегка споласкивают и переносят в разбавленную HCl до его посветления, вновь споласкивают и держат в парах аммиака. Древесина лиственных пород становится ярко-красной; у хвойных окраска в большинстве случаев совсем бледная.

Липиды

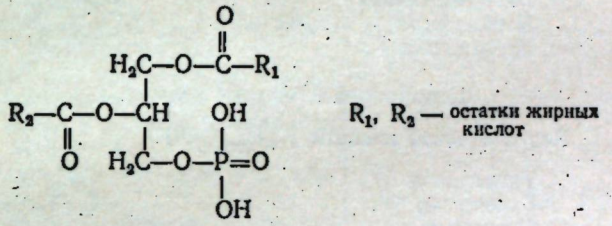
Липиды — гетерогенная группа веществ, которые содержатся во всех живых клетках организмов. Они не растворимы в воде, но растворяются в неполярных органических растворителях (хлороформе, CCl_4, бензоле, бензине, CS_2, петролейном эфире и т. п.). В структурном отношении липиды бывают простыми углеводородными цепями и сложными циклическими молекулами.

КЛАССИФИКАЦИЯ ЛИПИДОВ

Жирные кислоты — насыщенные и ненасыщенные.

Нейтральные жиры — эфиры глицерина и трех жирных кислот (различают жиры, твердые при комнатной температуре, и масла, жидкие при комнатной температуре).

Фосфолипиды (фосфатиды) состоят из двух групп соединений: производных фосфатидиловой кислоты и фосфорных эфиров сфингозина. Эфиры фосфатидиловой кислоты структурно относятся к нейтральным жирам, поскольку они являются эфирами глицерина:



Приведенное соединение может образовывать эфиры с разными молекулами, в частности, с азотсодержащими спиртами — холином, этаноламином, *L*-серином. Эта группа липидов является компонентом мембран.

Производные сфингозина называют *сфингомиэлинами*.

Гликолипиды — группа разнообразных веществ, при гидролизе которых образуется остаток сахара. Чаще всего в гликолипиды входит галактоза (галактолипиды), реже — глюкоза, инозит. Иногда гликолипиды содержат фосфорную кислоту. Гликолипиды являются компонентами мембран.

Алифатические спирты и воска. При образовании эфиров жирных кислот со спиртами, отличающимися длинными цепями, возникают воска.

Терпены. Соединения, принадлежащие к этому классу, характеризуются наличием в их молекулах повторяющихся пятиуглеродных единиц, конфигурация которых близка к изопрену. Группа этих веществ довольно пестрая. К терпенам относится витамин A_1.

Стероиды. Липиды, обладающие сложной циклической структурой, возникают в результате конденсации веществ типа терпенов. Среди стероидов имеются очень важные в биологическом отношении вещества — половые гормоны, холестерол.

Таким образом, физиологические функции липидов очень разнообразны. Среди липидов растений встречаются неотъемлемые компоненты любых мембран, запасные вещества высокой калорийности, воска, играющие защитную роль, и кофакторы реакций.

В природных жирах встречаются только кислоты с четным числом углеродных атомов. Природные кислоты с двумя или тремя двойными связями встречаются в молекулах с 18 углеродными атомами.

Жирные кислоты семян и плодов

Кислоты	Суммарная формула
Насыщенные жирные кислоты ($C_nH_{2n}O_2$)	
Уксусная	$C_2H_4O_2$
Масляная	$C_4H_8O_2$
Капроновая	$C_6H_{12}O_2$
Каприловая	$C_8H_{16}O_2$
Каприновая	$C_{10}H_{20}O_2$
Лауриновая	$C_{12}H_{24}O_2$
Миристиновая	$C_{14}H_{28}O_2$
Пальмитиновая	$C_{16}H_{32}O_2$
Стеариновая	$C_{18}H_{36}O_2$
Арахиновая	$C_{20}H_{40}O_2$
Бегеновая	$C_{22}H_{44}O_2$
Лигноцериновая	$C_{24}H_{48}O_2$
Карнаубовая	$C_{24}H_{48}O_2$
Церотиновая	$C_{26}H_{52}O_2$
Ненасыщенные жирные кислоты	
Ряд олеиновой кислоты ($C_nH_{2n-2}O_2$)	
Тиглиновая	$C_5H_8O_2$
Гипогеевая	$C_{16}H_{30}O_2$
Олеиновая	$C_{18}H_{34}O_2$
Эруковая	$C_{22}H_{42}O_2$
Ряд линолевой кислоты ($C_nH_{2n-4}O_2$)	
Линолевая	$C_{18}H_{32}O_2$
Тариреновая	$C_{18}H_{32}O_2$
Эломаргариновая	$C_{18}H_{32}O_2$
Ряд линоленовой кислоты ($C_nH_{2n-6}O_2$)	
Линоленовая	$C_{18}H_{30}O_2$
Ненасыщенные монооксикислоты ($C_nH_{2n-2}O_3$)	
Рицинолевая	$C_{18}H_{34}O_3$
Ненасыщенные диоксикислоты ($C_nH_{2n}O_4$)	
Диоксистеариновая	$C_{18}H_{36}O_4$
Насыщенные двухосновные кислоты ($C_nH_{2n-2}O_4$)	
«Японская» (из японского воска)	$C_{22}H_{42}O_4$
Ряд хаульмугровых кислот (циклические кислоты с одной двойной связью $C_nH_{2n-4}O_2$)	
Гиднокарповая	$C_{16}H_{28}O_2$
Хаульмугровая	$C_{18}H_{32}O_2$

Содержание масла в семенах и ядрах различных растений

Растение	Часть растения	Содержание масла, % на сухое вещество
Анис обыкновенный (*Anisum vulgare* Gaertn.)	Семена	10,0—28,0
Арахис подземный (*Arachis hypogaea* L.)	Ядра	40,2—60,7
Вика посевная (*Vicia sativa* L.)	Семена	0,9—3,3
Горох посевной (*Pisum sativum* L.)	»	0,7—1,9
Горчица белая (*Sinapis alba* L.)	»	16,5—32,5
Горчица сарептская (*Brassica juncea* (L.) Czern.)	»	35,0—46,0
Каштан съедобный (*Castanea sativa* Mill.)	Ядра	4,5
Клещевина обыкновенная (*Ricinus communis* L.)	Семена Ядра	45,1—58,5 50,7—72,0
Конопля обыкновенная (*Cannabis sativa* L.)	Семена	30,0—38,9
Кориандр посевной (*Coriandrum sativum* L.)	»	14,0—28,0
Кукуруза обыкновенная (*Zea mays* L.)	Зерно	3,0—9,0
Кунжут восточный (*Sesamum orientale* L.)	Семена	46,2—61,0
Лен (посевной)-долгунец (*Linum usitatissimum L.*)	»	32,9—39,7
Лен (низкий)-кудряш (*Linum humile* Mill.)	»	36,8—49,5
Люпин белый (*Lupinus albus* L.)	»	8,6—14,0
Люпин синий; Л. желтый (*Lupinus angustifolius* L.; *L. luteus* L.)	»	4,7—6,0
Люпин разноцветный (*Lupinus varius* L.)	»	12,6—21,0
Мак снотворный (*Papaver somniferum* L.)	»	42,5—57,0
Маслина европейская (*Olea europaea* L.)	Мякоть плодов	40,0—74,0
Нут, бараний горох (*Cicer arietinum* L.)	Семена	1,3—4,1
Облепиха крушиновидная (*Hippophäe rhamnoides* L.)	Мякоть плодов	8,0—10,0
Овес посевной (*Avena sativa* L.)	Зерно	3,5—8,0
Орех грецкий (*Juglans regia* L.)	Ядра	60,0—74,0
Перилла базиликовая (*Perilla ocimoides* L.)	Семена	43,4—48,7

Продолжение

Вещество	Часть растения	Содержание масла, % на сухое вещество
Подсолнечник однолетний (*Helianthus annuus* L.)	Семена	23,5—45,0
	Ядра	40,0—67,0
Просо посевное (*Panicum miliaceum* L.)	Зерно	3,1—3,9
Пшеница (*Triticum* sp.)	»	1,6—2,6
Рапс (*Brassica napus* L. var. *oleifera* Metzg.)	Семена	38,0—49,5
Рис посевной (*Oryza sativa* L.)	Зерно	3,1—3,9
Рожь посевная (*Secale cereale* L.)	Зерно	1,6—2,8
Соя щетинистая (*Soja hispida* Moench.)	Семена	10,0—25,0
Табак (махорка) (*Nicotiana rustica* L.)	»	24,3—36,9
Тунг (*Aleurites* sp.)	Ядра	47,8—68,9
Фасоль обыкновенная (*Phaseolus vulgaris* L.)	Семена	0,7—3,7
Фундук, лещина крупная (*Corylus maxima* Mill.)	Ядра	60,0—74,0
Хлопчатник мохнатый (*Gossipium hirsutum* L.)	Семена	17,2—28,3
Чечевица пищевая (*Lens culinaris* Medic.)	Семена	0,6—2,1
Чуфа клубненосная (*Cyperus esculentus* L.)	Клубеньки	14,0—26,0
Ячмень (*Hordeum* sp.)	Зерно	1,7—4,6

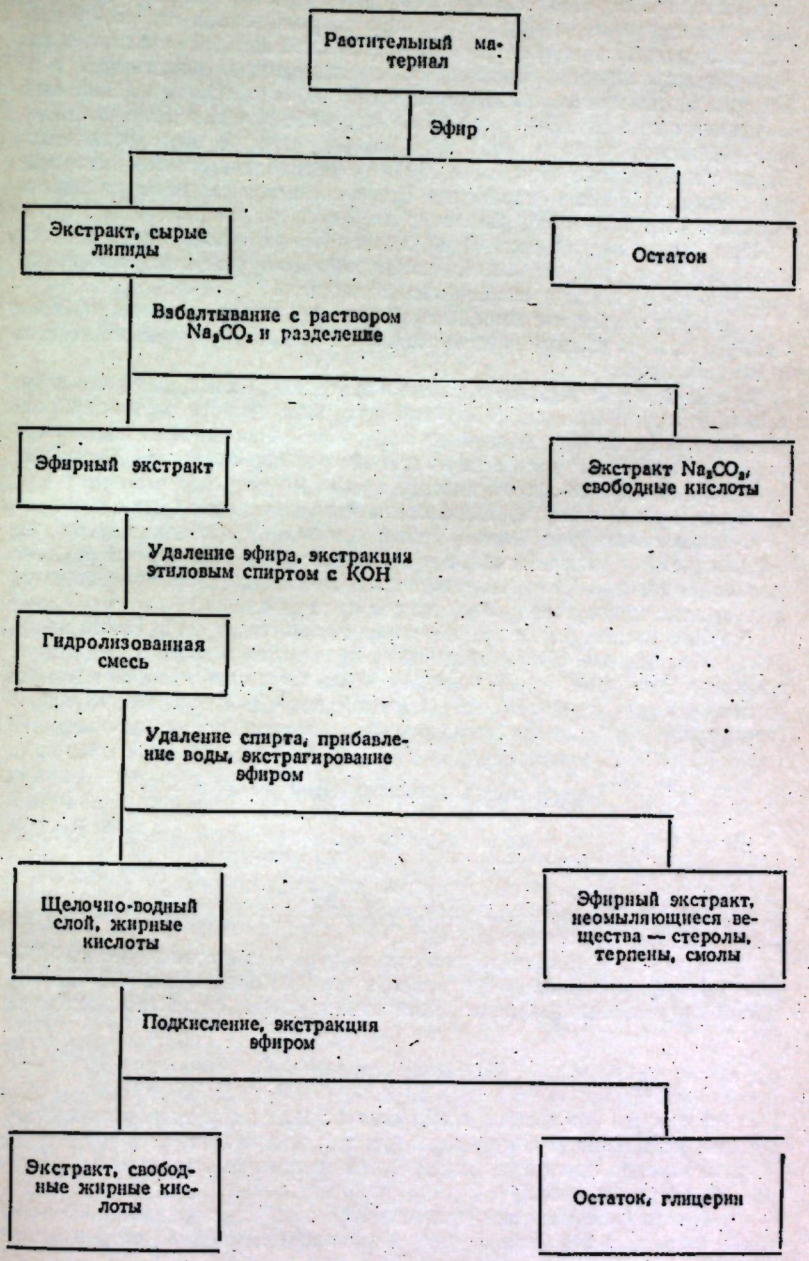
Иодное число льняного масла в зависимости от места выращивания

Происхождение льна	Широта местности в градусах	Иодное число
Архангельск	64	195—204
Ленинград	59	185—190
Москва	55	178—182
Воронеж	51	170
Кубань — Одесса	45	163
Ташкент	41	154—158

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЖИРОВ

Для определения жиров используют следующие их свойства: растворимость в воде и липофильных органических растворителях и акролеиновую реакцию. В результате реакции освобождающийся при нагревании

Общая схема выделения липидов из растительного материала



жира глицерин теряет воду и образует дурно пахнущий акролеин, который обнаруживается по почернению бумажки, смоченной раствором азотнокислого серебра. Кроме того, используют реакцию омыления. Фильтровальную бумажку, смоченную жиром, помещают на 16 *час* в водный раствор препарата из панкреатической железы (липазы). В отличие от жироподобных парафинов настоящие жиры разлагаются ферментом. Можно применять и другую пробу: 10 *мл* жира на водяной бане нагревают в течение 0,5—1 *час* с 25 *мл* 10%-ного NaOH. После охлаждения добавляют раствор NaCl или Na_2SO_4, твердое мыло всплывает. Жидкость нейтрализуют слабой H_2SO_4 и упаривают, остаток экстрагируют спиртом. После упаривания спирта остается сладковатая маслянистая жидкость — глицерин.

При сгорании глицерин-борнокислого эфира пламя окрашивается в зеленый цвет. Для реакции сплавляют немного буры в перл, смачивают глицерином и вносят в пламя газовой горелки.

Глицерин растворяет выпадающий при смешивании слабого раствора $CuSO_4$ и щелочи светло-голубой осадок $Cu(OH)_2$. При этом образуется синий комплекс.

Ненасыщенные жирные кислоты в растительных жирах можно определить по галогенизации. В ледяной уксусной кислоте растворяют несколько капель брома или щепотку иода. Смешивают равные части жира и уксусной кислоты, добавляя по каплям раствор галогена. Обесцвечивание брома происходит на холоду, а иода — при подогревании.

Олеиновую кислоту определяют по ее превращению в элаидиновую. Осторожно помешивая чистой медной проволокой, соединяют равные части жирной и азотной кислот и оставляют на 2 часа под тягой. Жир становится твердым, поскольку жидкая олеиновая кислота превращается в стереоизомерную твердую элаидиновую кислоту.

Чтобы отличить растительные жиры от животных, применяют пробу Белье. Смешивают 4 *мл* насыщенного известью раствора резорцина в бензоле, 5 *мл* жира, 3 *мл* концентрированной азотной кислоты в толстостенной посуде с пробкой и взбалтывают в течение 10 *сек*. Растительные жиры сразу образуют красную, фиолетовую или зеленую окраску.

Тонкослойная хроматография липидов

Для распределения липидов используют слои силикагеля G, импрегнированные 15%-ным раствором ундекана либо 5%-ным раствором тетрадекана в легкокипящей фракции петролейного эфира (40—60° С); используют также импрегнирование 1%-ным раствором парафина в петролейном эфире (фракция 35—40° С).

Удобно также применять слой кизельгура G, импрегнированный 7%-ным раствором силиконового масла в петролейном эфире (50—70° С). Возможно также применение неимпрегнированных слоев силикагеля G.

Растворители

1. Уксусная кислота/ацетонитрил (1 : 1), для разделения незамещенных насыщенных и ненасыщенных жирных кислот.
2. Уксусная кислота/вода (9 : 1), для разделения замещенных жирных кислот и лактонов.
3. Хлороформ/уксусная кислота (99,5 : 0,5), для разделения глицеридов на слое силикагеля G, импрегнированном $AgNO_3$. При изготовлении слоя вместо воды берут 12,5%-ный раствор $AgNO_3$ либо готовые слои опрыскивают раствором нитрата серебра.
4. Ацетон/ацетонитрил (8 : 2), для слоя кизельгура G.
5. Хлороформ/метанол/вода (65 : 25 : 4), для разделения фосфолипидов на слое силикагеля G.
6. Редистиллированный ди-изобутилкетон/муравьиная кислота/вода (40 : 15 : 2), для разделения фосфолипидов на слое силикагеля G.
7. *н*-Гептан.
8. Четыреххлористый углерод.
9. Двухлористый этилен.
10. Хлороформ.
11. Двухлористый этилен/метанол (98 : 2).
12. Петролейный эфир, фракция 40—70° С/серный эфир (70 : 30).
13. Хлороформ/уксусная кислота (95 : 5).
14. *н*-Пропанол/12,5%-ный аммиак (8 : 2).
15. *н*-Пропанол/17%-ный аммиак (7 : 3).
16. Хлороформ/96%-ная уксусная кислота (95 : 5).

Проявители

При использовании проявителей 1—7 пластинки отмыть невозможно, не повреждая слоя адсорбента, что затрудняет количественное определение липидов. Поэтому рекомендуют закреплять слой с помощью дихлордиметилсилана. Для этого высушенные после растворителя пластинки помещают в вакуум-эксикатор, содержащий 3—5 *мл* дихлордиметилсилана, создают разрежение до 300 *мм рт. ст.* и в этих условиях выдерживают пластинки около 30 *мин*. Слой закрепляется в такой степени, что можно применять сравнительно жесткие обработки хроматограмм.

1. Обугливание пятен в 50—100%-ной серной кислоте. Метод используется как количественный.
2. Ненасыщенные соединения идентифицируются путем опрыскивания пластинок 1%-ным раствором иода в метаноле либо выдерживания пластинок в парах иода. При этом ненасыщенные липиды и насыщенные липиды, содержащие азот (за исключением четвертичных аммониевых солей), а также эфиры жирных кислот образуют коричневые пятна на желтом фоне.
3. Бо́льшая часть насыщенных и ненасыщенных липидов в ультрафиолетовых лучах флуоресцирует желто-зеленым светом при опрыскивании хроматограмм 0,2%-ным раствором 2,7-дихлорфлуоресцеина в спирте. Метод нельзя применять для слоев, импрегнированных силиконовым маслом.
4. Ненасыщенные липиды образуют светло-коричневые пятна на белом фоне после обработки бихроматом калия в концентрированной H_2SO_4. При нагревании пятна некоторых соединений принимают характерную окраску.
5. Опрыскивание хроматограмм 1%-ным раствором α-декстрина в 30%-ном спирте, высушивание их на воздухе и выдерживание в течение 1 часа в атмосфере, насыщенной парами воды. Затем хроматограммы выдерживают в парах иода. Насыщенные соединения образуют белые пятна, а ненасыщенные — пятна, медленно изменяющие окраску от желтой и коричневой на синем или пурпурном фоне. Реактив пригоден для выявления *п*-углеводородов, эфиров, моноглицеридов и веществ, содержащих карбоксигруппы.

6. Родамин В в виде 0,05%-ного раствора в спирте при опрыскивании хроматограмм позволяет наблюдать красную флуоресценцию пятен липидов в ультрафиолетовых лучах. Опрыскивание водным 0,2%-ным раствором родамина В позволяет видеть пятна липидов, кетокислот, лактонов и гидроксикислот.

7. Опрыскивание хроматограмм 10%-ным раствором фосфорномолибденовой кислоты в этаноле и последующее нагревание при 120° С. Предельная концентрация определяемых соединений — 0,5 *мкг* для ненасыщенных и 1 *мкг* — для насыщенных.

8. Намачивание хроматограмм в растворе ацетата меди (20 *мл* насыщенного водного ацетата меди в 1000 *мл* воды), промывают дистиллированной водой в течение 5 *мин*. Образуются зеленые пятна на белом фоне. Чувствительность проявления — до 0,5 *мкг*.

9. Импрегнированные дихлордиметилсиликоном хроматограммы намачивают в течение 1 *час* в водном 2%-ном растворе уксуснокислой ртути, к которой добавляют 1% уксусной кислоты для предотвращения гидролиза. Избыток реактива удаляют трехчасовой промывкой в. проточной воде. Фиолетовые пятна на слабо-розовом фоне выступают после опрыскивания хроматограммы 0,1%-ным спиртовым раствором дифенилкарбазона.

10. Универсальный реактив для липидов: 50 *мл* бромтимолового синего, 1,25 *г* борной кислоты, 8 *мл* 1-н. NaOH и 112 *мл* дистиллированной воды или 40 *мг* бромтимолового синего и 100 *мл* 0,01-н. NaOH. При опрыскивании хроматограмм пятна липидов имеют охровую окраску на синем, быстро переходящем в желтый цвет фоне. Чувствительность проявления до 0,1—1 *мкг*. Применяется при качественной оценке липидов.

11. Опрыскивание пластинок смесью концентрированной серной и уксусной кислот (1 : 1) или 10%-ным (весо-объемным) раствором фосфорно-вольфрамовой кислоты в 90%-ном этаноле с последующим нагреванием до 90° С в течение 15 *мин*.

12. Хроматограмму последовательно обрабатывают следующими реактивами:

а) слегка увлажняют 0,5%-ной периодатной кислотой в 90%-ной уксусной кислоте;

б) опрыскивают 30%-ным раствором метабисульфита Na, смешанным с 3-н. HCl (1 : 1) и охлажденным до 0° С;

в) опрыскивают фуксин-серной кислотой. Реактив готовят так: к 5 *мл* 10%-ного раствора метабисульфита натрия доливают 85 *мл* воды и добавляют 0,2 *г* фуксина. Раствор должен постоять около 12 *час*, затем его обрабатывают активированным углем и отфильтровывают. После этого раствор готов к употреблению. Обработанные хроматограммы нагревают в течение 15 *мин* при 90° С.

13. Фосфолипиды можно выявлять, опрыскивая хроматограмму царской водкой. Хроматограмму после этого накрывают стеклом и нагревают при 100° С в течение 15 *мин*. Кислоту удаляют, высушивая пластинку, после чего фосфаты проявляются с помощью реактива Розенберга, который состоит из таких растворов:

а) 3 *мл* 5%-ного (весо-объемного) раствора молибдата аммония и 7 *мл* 5-н. HCl доводят до 100 *мл* ацетоном. Раствор перед использованием выдерживают неделю;

б) 2 *г* пятиокиси ванадия растворяют при кипячении с 20 *мл* концентрированной HCl. Доводят до объема 37 *мл* при помощи 6-н. HCl и доливают водой до 400 *мл*;

в) 20 *мл* раствора *б* доводят до 100 *мл* ацетоном. Полученный зеленый раствор взбалтывают с 250 *мг* цинковой пыли, пока цвет не изменится на коричневый. Раствор декантируют и сразу же используют.

Хроматограмму опрыскивают раствором *а*, высушивают на воздухе и снова опрыскивают реактивом *в*.

14. Смешивают 20 *мл* 10%-ного спиртового раствора дифениламина, 100 *мл* концентрированной HCl и 80 *мл* уксусной кислоты. Хроматограмму опрыскивают этим реактивом, накрывают стеклянной пластинкой и нагревают в течение 30 *мин* при 105° С. Появляются сине-серые пятна на почти бесцветном фоне.

Органические фосфаты

В растение фосфор поступает в виде аниона ортофосфорной кислоты и в процессе обмена веществ образует различные фосфорорганические соединения. Эфирные связи фосфорной кислоты играют очень важную роль во многих циклах превращения веществ в растениях.

К фосфорорганическим веществам относятся: фосфатиды, некоторые белки (фосфопротеиды), нуклеопротеиды, эфиры фосфорной кислоты и сахаров, многие коферменты углеводного, белкового и жирового обмена (кокарбоксилаза, кодегидразы и пр.).

В эту группу включаются очень важные вещества, содержащие остатки фосфорной кислоты, которые соединены пирофосфатными связями. Пирофосфатные связи являются макроэргическими, т. е. отличаются большим запасом свободной энергии. Основными веществами, запасающими энергию в виде пирофосфатных макроэргических связей, являются аденозиндифосфат (АДФ) и аденозинтрифосфат (АТФ). Переход АТФ в АДФ является источником энергии для многих процессов растительного организма; при обратном превращении запасается энергия, накапливающаяся при фотосинтетическом и окислительном фосфорилировании.

В растительных тканях обнаружены и другие вещества с макроэргическим фосфатом, сходные с АТФ и АДФ. К ним относятся гуанозиндифосфат и гуанозинтрифосфат (ГДФ и ГТФ), инозиндифосфат и инозинтрифосфат (ИДФ и ИТФ), цитифендифосфат и цитидинтрифосфат (ЦДФ и ЦТФ), а также уридиндифосфат и уридинтрифосфат (УДФ и УТФ).

Содержание фосфорилированных гексоз в растениях составляет 0,034—0,077% на сырое вещество листьев гороха, сахарной свеклы, овса; 0,14—4,50% — на сухое вещество семян гороха или клубней картофеля в зависимости от уровня снабжения фосфором.

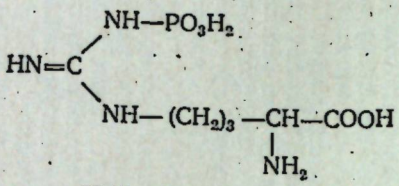
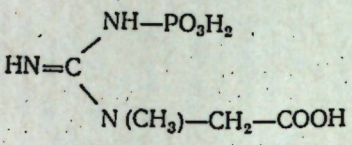
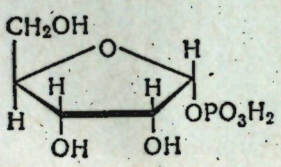
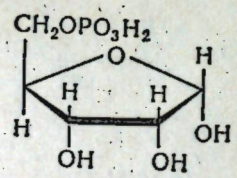
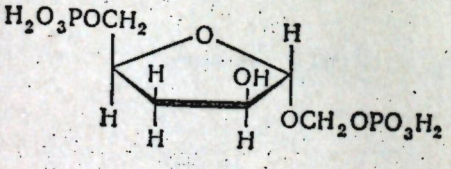
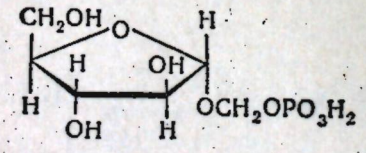
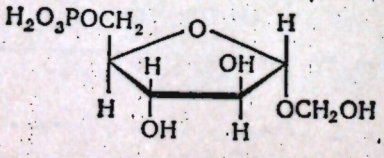
Многие фосфорные эфиры нестабильны в кислых и щелочных растворах; добавление в растворы соединений диоксана, бария или циклогексиламмония повышает их устойчивость.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ОРГАНИЧЕСКИХ ФОСФАТОВ

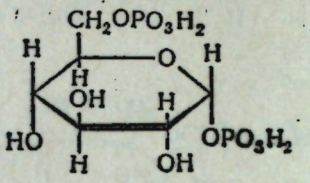
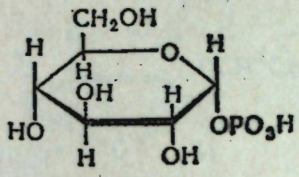
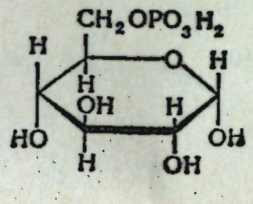
Для определения органических фосфатов в растениях используют фракционирование, которое основано на различной растворимости в липофильных и полярных растворителях. Полученные фракции озоляют и определяют фосфор одним из существующих колориметрических методов.

Для идентификации фосфорных эфиров, сахаров, нуклеотидов и т. д. широко используют хроматографию на бумаге. Для определения фосфора

Фосфорные эфиры

Наименование (синоним)	Формула	Молекулярный вес	Условия гидролиза
Ацетилфосфат	$CH_3CO—O—PO_3H_2$	140,0	20%-ный гидролиз за 30 *мин* при pH 7 и при комнатной температуре 45%-ный гидролиз в 0,5-н.HCl за 10 *мин*
Аргининфосфат (фосфоаргинин)		254,2	100%-ный гидролиз за 1 *мин* при 100° C в 0,1-н. HCl
Карбамилфосфат	$H_2N—CO—O—PO_3H_2$	141	100%-ный гидролиз литиевой соли за 2 *мин* в воде при 100° C; 50%-ный гидролиз в воде при 30° C
Креатинфосфат (фосфокреатин)		211,1	100%-ный гидролиз за 1 *мин* при 100° C в 1-н. HCl; 50%-ный гидролиз за 4 *мин* при 25° C в 0,5-н. HCl
2-Дезоксирибозо-1-фосфат		214,1	50%-ный гидролиз за 10—15 *мин* при pH 4 и 23° C
2-Дезоксирибозо-5-фосфат		214,1	45%-ный гидролиз за 7 *мин* при 100° C в 1-н. HCl
D-Фруктозо-1,6-дифосфат		340,1	26,5%-ный гидролиз за 7 *мин* при 100° C в 1-н. HCl
D-Фруктозо-1-фосфат		260,1	100%-ный гидролиз за 30 *мин* при 100° C в 1-н. HCl; 50%-ный — за 2,8 *мин*
D-Фруктозо-6-фосфат		260,1	50%-ный гидролиз за 2,1 *мин* при 100° C в 1-н. HCl

Продолжение

Наименование (синонимы)	Формула	Молекулярный вес	Условия гидролиза
Глюкозо-1,6-дифосфат		340,1	9%-ный гидролиз за 2 *час* при 30° С в 1-н. H_2SO_4
L-D-Глюкозо-1-фосфат (эфир Кори)		260,1	100%-ный гидролиз за 10 *мин* при 100° С в 1-н. H_2SO_4
D-Глюкозо-6-фосфат (эфир Робинсона)		260,1	50%-ный гидролиз при 100° С в 1-н. HCl за 21,7 *час*; 60%-ный гидролиз в 1-н. KOH при 100° С за 3 *мин*
D-Глицеральдегид-3-фосфат (фосфоглицеральдегидфосфат)	$CHO—CHOH—CH_2—O—PO_3H_2$	170,1	50%-ный гидролиз за 8,1 *мин* при 100° С в 1-н. HCl
D-Глицериновой кислоты 1,3-дифосфат (1,3-дифосфоглицериновая кислота)	$CH_2(O—PO_3H_2)—CHOH—CO—O—PO_3H_2$	266,0	50%-ный гидролиз за 27 *мин* при 38° С и pH 7,2
D-Глицериновой кислоты 2,3-дифосфат	$CH_2(O—PO_3H_2)—CH(O—PO_3H_2)—COOH$	266,0	Чрезвычайно устойчив к гидролизу
D (+)-Глицериновой кислоты 2-фосфат (2-фосфоглицериновая кислота)	$CH_2OH—CH(O—PO_3H_2)—COOH$	186,1	——
D (—)-Глицериновой кислоты 3-фосфат (3-фосфоглицериновая кислота, эфир Нильсона — Ломана)	$CH_2(O—PO_3H_2)—CH(OH)—COOH$	186,1	50%-ный гидролиз за 35,7 *час* при 100° С в 1-н. HCl
Фосфоенолпировиноградная кислота (ФЕП)	$CH_2=C(O—PO_3H_2)—COOH$	168,0	50%-ный гидролиз за 8,3 *мин* при 100° С в 1-н. HCl

Продолжение

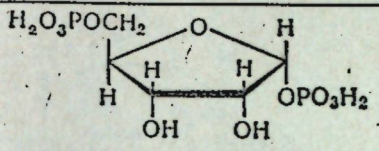
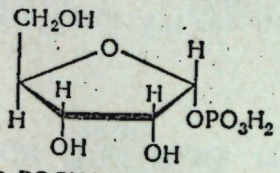
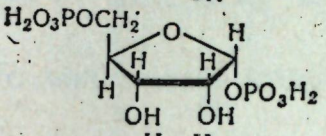
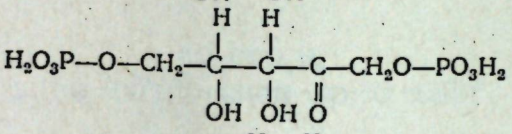
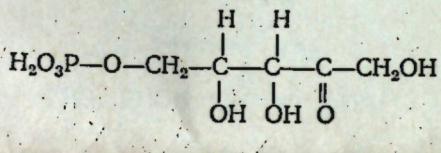
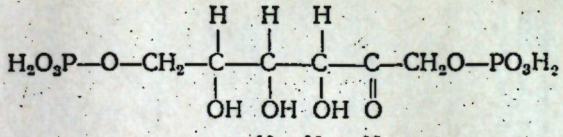
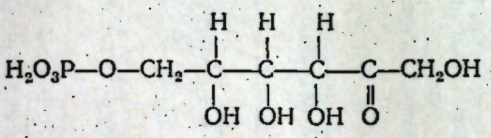
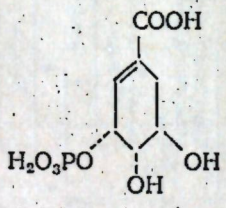
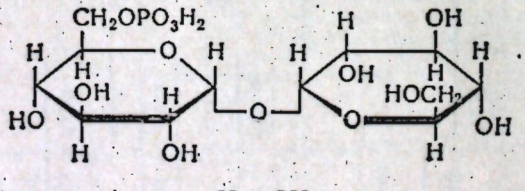
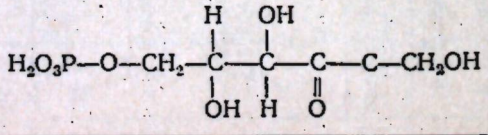
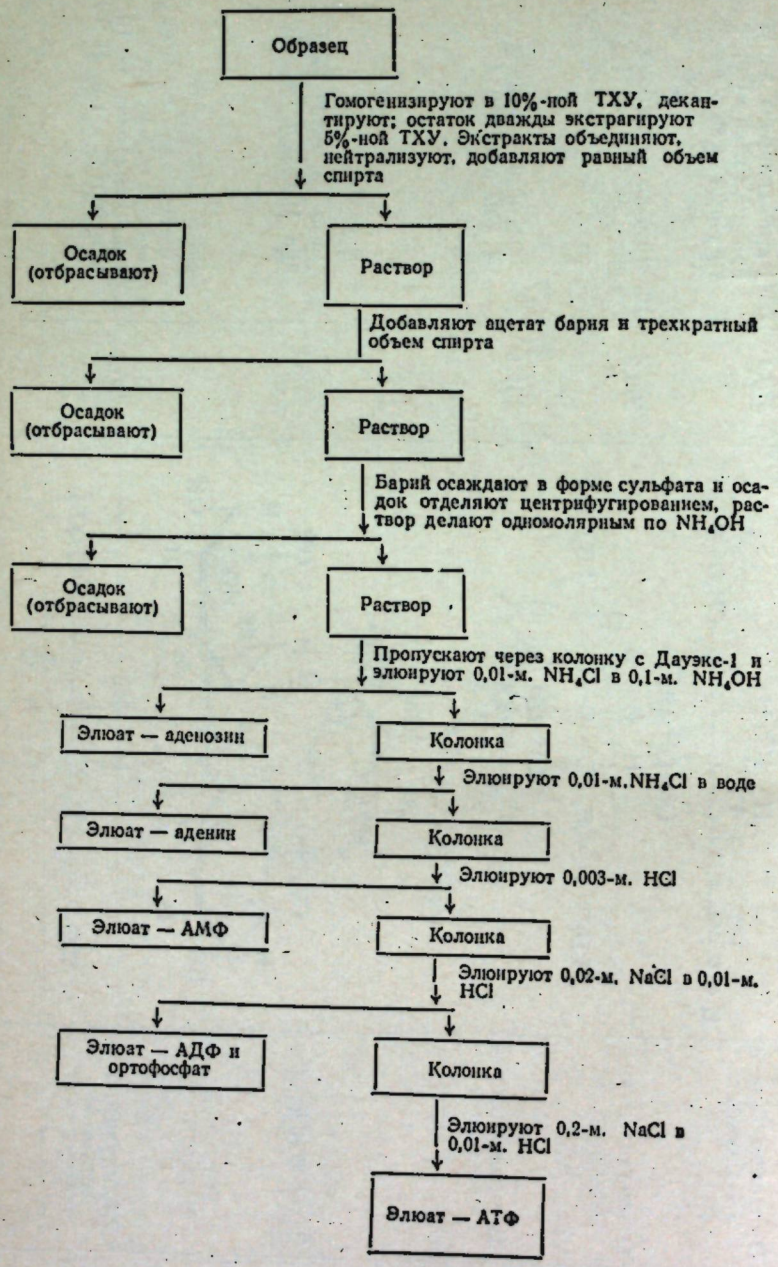
Наименование (синоним)	Формула	Молекулярный вес	Условия гидролиза
Рибозо-1,5-дифосфат (*L*-*D*-рибофуранозо-1,5-дифосфат)		310,1	50%-ный гидролиз за 5 *мин* в условиях определения Р по Фиске — Суббароу
Рибозо-1-фосфат (*D*-рибофуранозо-1-фосфат)		230,1	Быстро гидролизуется в сильных кислотах. 50%-ный гидролиз за 3,5 *час* при 20° С в 0,01-н. HCl
D-Рибозо-5-фосфат		230,1	50%-ный гидролиз за 2 *час* при 100° С в 1-н. HCl
D-Рибулозо-1,5-дифосфат		310,1	50%-ный гидролиз за 20 *мин* при 100° С в 1-н. H_2SO_4
D-Рибулозо-5-фосфат		230,1	50%-ный гидролиз за 40 *мин* при 100° С в 1-н. H_2SO_4
D-Седогептулозо-1,7-дифосфат		370,1	50%-ный гидролиз за 30 *мин* при 100° С в 1-н. H_2SO_4, 70%-ный — за 3 *час*
D-Седогептулозо-7-фосфат		290,2	10—15%-ный гидролиз за 1 *час* при 100° С в 1-н. H_2SO_4
Шикимовой кислоты 5-фосфат		254,1	25—30%-ный гидролиз за 30 *мин* при 120° С в 0,1-н. HCl
Сахарозо-6-фосфат		422,3	25%-ный гидролиз за 60 *мин* при 100° С в 1-н. H_2SO_4
D-Ксилулозо-5-фосфат		230,1	55%-ный гидролиз за 10 *мин* при 100° С в 1-н. H_2SO_4

Схема выделения АТФ из растительной ткани



применяют чувствительные микрометоды. Для повышения чувствительности методов используют радиоактивный изотоп фосфора. Еще более чувствительным является радиоактивационный метод определения фосфора на бумажных хроматограммах.

Гомогенизированный свежий или лиофилизированный материал обрабатывают на холоду трихлоруксусной кислотой (ТХУ) и далее поступают в соответствии с избранной схемой фракционирования.

ХРОМАТОГРАФИЯ ОРГАНИЧЕСКИХ ФОСФАТОВ НА БУМАГЕ И В ТОНКИХ СЛОЯХ

Полученные путем фракционирования и очистки растворы наносят на хроматографическую бумагу или тонкослойную хроматограмму.

Хроматография фосфорных эфиров

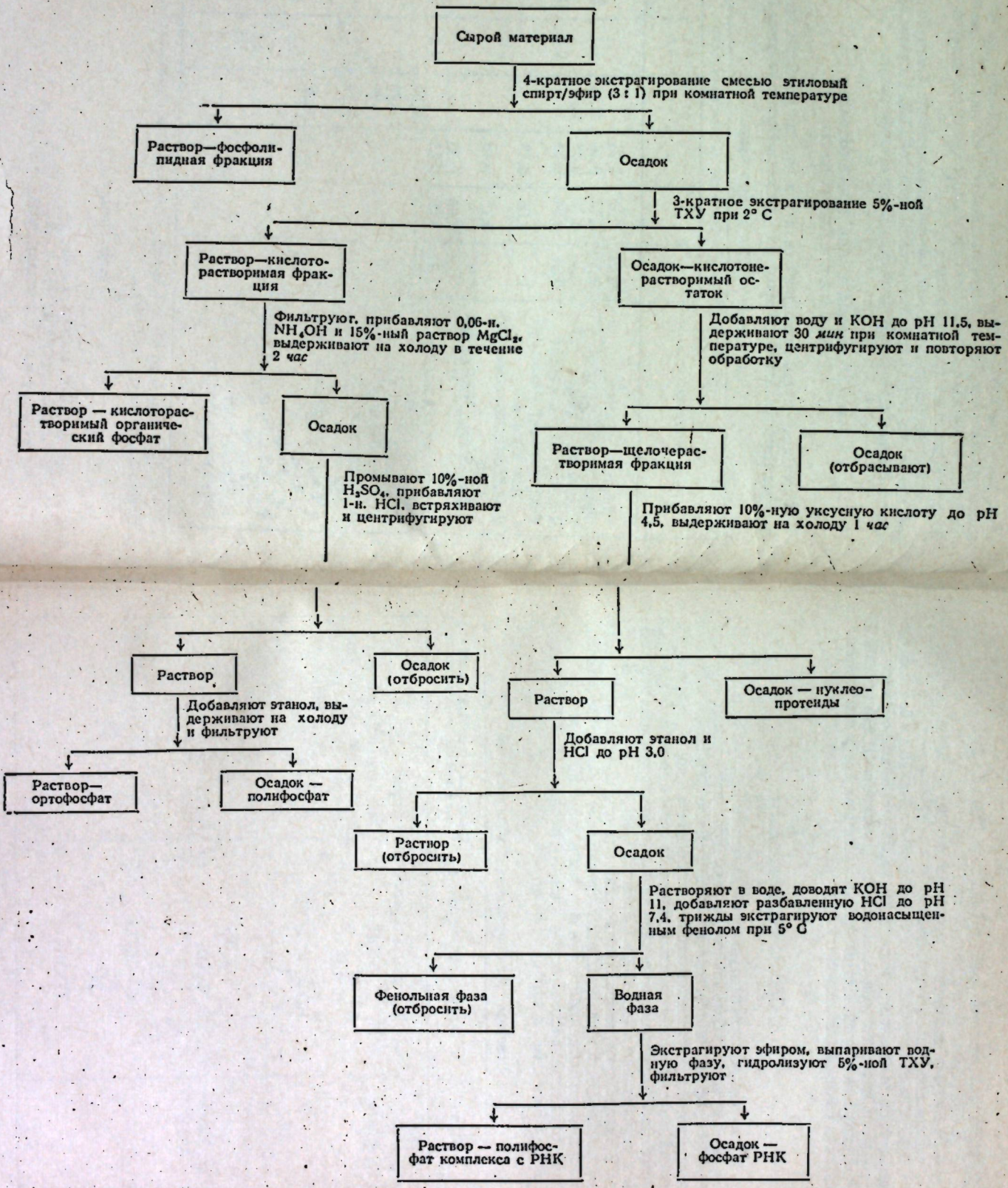
Вещество	Значение R_f в растворителях					
	1	2	3	4	5*	6*
Глюкозо-1-фосфат	0,42	0,60	0,26			
Фруктозо-6-фосфат	0,37	0,43	0,34	0,38	1,3	0,67
Глюкозо-6-фосфат		0,48	0,38	0,35		
Фруктозо-1,6-дифосфат	0,31	0,24	0,40		0,5	0,67
Фосфоенолпировиноградная кислота		0,05	0,46			
2-Фосфоглицериновая кислота		0,18	0,46			
3-Фосфоглицериновая кислота		0,35	0,50			
Ортофосфорная кислота	0,31	0,28	0,63		1,0	1,0
Рибозо-5-фосфат	0,36			0,50		
Ксилозо-3-фосфат				0,53		
Ксилозо-5-фосфат				0,57		
3-Фосфоглицериновый альдегид				0,74		
6-Фосфоглюконовая кислота				0,88		
Пирофосфат	0,12				0,6	0,48
2,3-Дифосфоглицериновая кислота					0,5	0,75
Креатинфосфат					1,5	0,56
Этаноламинофосфат					1,4	0,62

* Для растворителей 5 и 6 R_f выражено по отношению к расположению пятна ортофосфата на хроматограмме.

Растворители

1. Метанол/2-н. аммиак (7 : 3).
2. Метанол/аммиак/вода (6 : 1 : 3).
3. Метанол/муравьиная кислота/вода (16 : 3 : 1).

Схема фракционирования фосфорных соединений (по И. С. Кулаеву)



4. Этанол/ацетатный буфер pH 3,5/вода (100 : 1 : 24).
5. *н.*-Пропанол/аммиак/вода (6 : 3 : 1).
6. *т*-Бутанол/пикриновая кислота/вода (20 : 1 : 5, *мл* : *г* : *мл*).

Состав проявителя следующий:

5 *мл* 60%-ной перхлоратной кислоты, 10 *мл* 1-н. HCl и 25 *мл* молибденовокислого аммония доводят водой до 100 *мл*. После опрыскивания хроматограмму сушат при комнатной температуре и 10 *мин* при 85° С. Восстановление производят на прямом солнечном свету или 1 *мин* на сильном ультрафиолетовом свету.

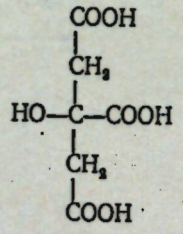
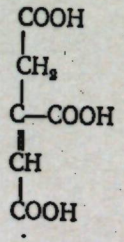
Органические кислоты

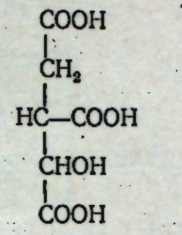
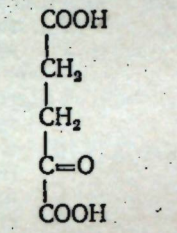
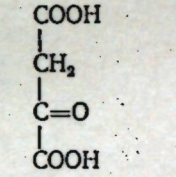
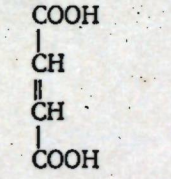
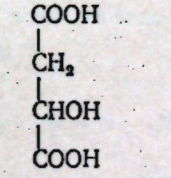
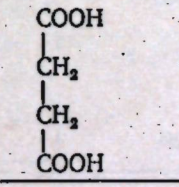
Органические кислоты играют исключительно важную роль в обмене веществ, участвуя в большинстве реакций фотосинтетического и окислительного циклов; они обусловливают необходимое соотношение катионов и анионов при поступлении питательных веществ в корни, а также способствуют выработке у растений защитных свойств в неблагоприятных условиях. Благодаря органическим кислотам поддерживается необходимая реакция внутренней среды растений.

В тканях суккулентов органические кислоты выполняют функцию запасания CO_2, которая выделяется при дыхании в ночное время; кислоты связывают также избыточные катионы в форме цистолитов.

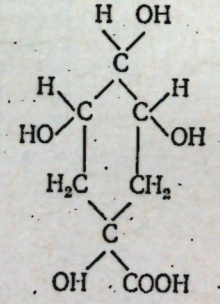
Органические кислоты встречаются в свободном виде в клеточном соке и в виде солей и эфиров со спиртами.

Основные органические кислоты растений

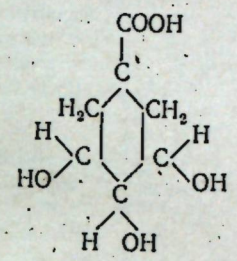
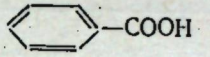
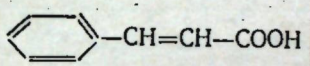
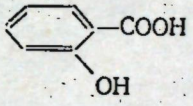
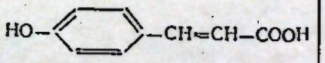
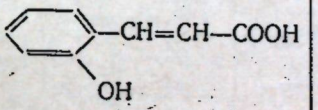
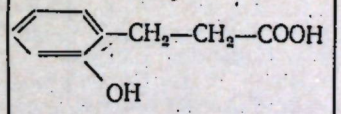
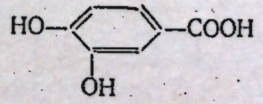
Название	Структурная формула	В каких растениях встречается в больших количествах
	Кислоты алифатического ряда	
Лимонная		Очень широкое распространение. Особенно много в лимоне, листьях и стеблях махорки
цис-Аконитовая		В аконите

Название	Структурная формула	В каких растениях встречается в больших количествах
Изолимонная		Широкое распространение. Особенно много в суккулентных растениях
α-Кетоглутаровая		Во многих растениях
Щавелевоуксусная		Во многих растениях
Фумаровая		В растениях из семейства маковых, в лишайниках и многих грибах
L-Яблочная (оксиянтарная)		Чрезвычайно широкое распространение. Особенно много в ягодах кизила, барбариса и рябины, в листьях табака, махорки, молодила
Янтарная		Во многих растениях

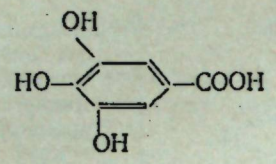
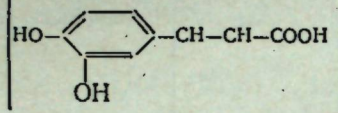
Продолжение

Название	Структурная формула	В каких растениях встречается в больших количествах
Муравьиная	H—COOH	В яблоках, малине
Уксусная	CH_3—COOH	В яблоках, зерне пшеницы, кукурузы, в растительных соках
Молочная	CH_3—CHOH—COOH	Во многих растениях — продукт анаэробного дыхания растений
Пировиноградная	CH_3—C(=O)—COOH	Важнейший промежуточный продукт дыхания
Щавелевая	COOH–COOH	Широкое распространение. В свободном состоянии и в виде солей (не найдена только у представителей семейства крестоцветных)
Малоновая	COOH–CH_2–COOH	В листьях бобовых растений, пшеницы, овса и ячменя
Винная (диоксиянтарная)	COOH–CHOH–CHOH–COOH	В винограде
Циклические кислоты		
Хинная		В молодых побегах ели, табаке, коре хинного дерева, в чернике и клюкве

Продолжение

Название	Структурная формула	В каких растениях встречается в больших количествах
Шикимовая		В плодах бадьяна (*Illicium anisatum* L.), в камбиальном соке ели. Является важнейшим промежуточным продуктом в синтезе фенольных соединений
Бензойная		В бруснике, чернике; в составе смол гаультерии, стиракса и гваюлы
Коричная		В маслах ликвидамбара, в смолах мироксилона и других бобовых, в смолах стиракса, каяпутового дерева и ликвидамбара; в жирах у представителей семейства тутовых и в гваюле
Салициловая		В листьях лебеды, камелии, гаультерии, в плодах земляники, крыжовника, сливы, винограда; в цветках фиалок
p-Кумаровая		В листьях алоэ, донника, клевера и хедихиума
o-Кумаровая		В листьях донника
Мелилотовая		В листьях донника
Протокатеховая		В листьях лука, гринделии; в цветках гибискуса и алтея; в коре дуба и квебрахо; в плодах катальпы

Продолжение

Название	Структурная формула	В каких растениях встречается в больших количествах
Галловая		В таннинах галлов дуба, в листьях гороха и многих других видах растений
Кофейная		В таннинах зерен кофе, в коре хинного дерева, в листьях наперстянки, кофейного дерева

Активная кислотность клеточного сока листьев и плодов

Растение	pH	Растение	pH
Листья		Сахарная свекла	6,3—6,6
Гречиха	4,4—6,0	Кочанная капуста	6,0—6,3
Кукуруза	5,0—5,7	Плоды	
Пшеница	5,3—6,0	Томаты зрелые	4,1—4,6
Подсолнечник	5,8—7,2	» незрелые	4,8
Горох	5,7—6,4	Огурцы	5,8—6,9
Соя	5,6—6,8	Тыква	5,9
Фасоль	5,6—6,2	Столовые арбузы	4,6—5,4 (6,3)
Свекла	5,4—6,6	Цукатные арбузы	4,4—4,8
Картофель	5,5—6,6	Дыни	6,0—6,9
Томат	5,4—6,7	Яблоки северных районов	2,5—3,7
Капуста	5,5—5,9	Яблоки южных районов	3,6—4,6
Тыква	6,4—6,7	Груша	4,0—4,7
Люцерна	5,6—6,4	Слива Мирабель	3,3—4,1
Клевер красный	5,7—6,2		
Донник	6,2—7,3		
Корнеклубнеплоды			
Столовая свекла	5,9—6,3		
Морковь	5,8—6,3 (6,8)		
Брюква, репа	6,0—6,2		
Редис	6,5—6,7		
Редька	5,3		
Лук (репка)	5,4—5,9		
Картофель	5,8—6,2		

Продолжение

Растение	pH	Растение	pH
Слива Венгерка и др.	3,2—4,1	Земляника	3,4—3,8
Алыча	2,8—3,4 (3,8)	Виноград	3,0—3,5
Вишня	3,0—3,9	Лимоны	2,1—3,2
Черешня	3,7—3,8	Лесные ягоды (черника, морошка, земляника, малина, голубика)	3,0—3,4
Черная смородина	3,0—3,6	Клюква	2,4
Красная смородина	3,0		
Малина	3,1—3,5		

Растения с необычно кислым соком

Растение	pH
Пеларгония (*Pelargonium* sp.)	0,73—1,70
Бегония (*Begonia* sp.)	0,9 —1,7
Кислица (*Oxalis* sp.)	1,5—2,2
Лимон, плоды (*Citrus limon* (L.) Burm.)	2,2—2,3
Щавель (*Rumex* sp.)	2,5—5,2
Бриофиллум (*Briophyllum* sp.)	3,3—5,3
Ревень (*Rheum* sp.)	3,1—4,6

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ОРГАНИЧЕСКИХ КИСЛОТ

Общее определение органических кислот основано на титровании раствора, очищенного от катионов. Для этого вытяжку готовят на каком-либо липофильном растворителе, например эфире, или же фильтруют водный экстракт через колонку с катионитом. Идентификацию отдельных кислот производят методом хроматографии.

Хроматография органических кислот на бумаге

Выжатый из ткани сок или водную вытяжку (1 *г* сухого материала в 20—50 *мл* воды, подкисленной HCl) пропускают через колонку с анионитом. При этом анионы кислот поглощаются, а нейтральные вещества и катионы уходят в фильтрат. Кислоты элюируют 0,1—0,5-н. $(NH_4)_2CO_3$ и пропускают через колонку с катионитом. Здесь поглощается ион аммония, углекислота удаляется и в фильтрате остается смесь органических и минеральных кислот, которую наносят на хроматограмму.

Хроматография органических кислот на бумаге

Кислота	Значение R_f в растворителях						
	1	2	3	4	5	6	7
Молочная	—	0,77	0,47	0,49	0,85	0,69	—
Пировиноградная	—	—	—	—	0,39	—	—
Фенилпировиноградная	—	—	—	—	0,86	0,56	—
Щавелевая	—	0,67	0,17	0,10	0,30	0,14	—
Малоновая	—	0,76	0,20	0,26	0,72	0,36	—
Янтарная	—	0,79	0,23	0,29	0,83	0,68	—
Глутаровая	—	0,82	0,27	0,32	—	—	—
Адипиновая	—	0,84	0,30	0,41	0,91	0,83	—
Пимелиновая	—	0,87	0,35	0,44	—	—	—
Малеиновая	—	0,78	0,25	0,31	—	—	—
Фумаровая	—	0,86	0,27	—	0,87	—	—
Яблочная	—	0,70	0,20	0,25	0,65	0,29	—
Винная	—	0,56	0,18	0,19	0,25	0,15	—
Лимонная	—	0,69	0,11	0,11	0,40	0,45	—
Аконитовая	—	0,86	0,14	0,16	—	—	—
Бензойная	—	0,91	0,64	0,58	—	—	—
Салициловая	—	—	—	0,73	—	—	—
Коричная	—	—	—	0,68	—	—	—
Муравьиная	0,10	—	0,47	—	—	—	—
Уксусная	0,11	—	0,48	—	—	—	—
Пропионовая	0,19	—	0,56	—	—	—	—
Масляная	0,29	—	0,62	—	—	—	—
Валериановая	0,41	—	0,67	—	—	—	0,84
Капроновая	0,53	0,90	0,73	—	—	—	0,72
Энантовая	0,62	0,91	0,76	—	—	—	0,64
Каприловая	—	0,65	0,92	0,79	—	—	0,57
Пеларгоновая	—	0,67	0,92	0,80	—	—	0,51
Каприновая	—	—	0,93	0,81	—	—	0,46
Додециловая	—	—	—	—	—	—	0,40
Лауриновая	—	—	0,93	0,81	—	—	0,38
Миристиновая	—	—	0,93	0,81	—	—	0,34
Пальмитиновая	—	—	—	—	—	—	0,30
Олеиновая	—	—	—	—	—	—	0,30
Стеариновая	—	—	—	—	—	—	0,24
Эруковая	—	—	—	—	—	—	0,22
Изомасляная	—	—	—	0,61	—	—	—
Изовалериановая	—	—	—	0,66	—	—	—
Гликолевая	—	—	0,69	0,38	—	—	—
Глицериновая	—	—	0,62	0,37	—	—	—
Трихлоруксусная	0,45	0,84	0,74	—	—	—	—
Фенилуксусная	—	0,91	0,66	—	—	—	—
Азелаиновая	—	0,90	0,47	—	—	—	—
Себациновая	—	0,91	0,53	—	—	—	—
Фталевая	—	0,86	0,39	—	—	—	—
Изофталевая	—	0,86	0,33	0,28	—	—	—
Нитроэтановая	—	0,85	0,27	—	—	—	—

Растворители

1. *н*-Бутанол, насыщенный 3%-ным водным аммиаком.
2. *н*-Пропанол/вода, насыщенная SO_2 (7 : 3).
3. *н*-Пропанол/2-н. водный аммиак (7 : 3).
4. 4%-ная муравьиная кислота/метилизобутилкетон (1 : 10).
5. 2%-ная муравьиная кислота /бензол (1 : 10).
6. Этанол/аммиак/вода (20 : 1 : 4).
7. *н*-Бутанол/уксусная кислота/вода (4 : 1 : 1).

Кроме того, используют такие растворители:

8. *н*-Бутанол/этанол/вода (4 : 1 : 1).
9. Этилацетат/тетрагидрофуран/вода (6 : 35 : 47). Применяется целлюлозоацетатная бумага с содержанием 22—26% ацетильных остатков.
10. Этилметилкетон/диэтиламин/вода (921 : 2 : 77).
11. *н*-Бутанол/этанол/пиридин/вода (3 : 1 : 1: 1).
12. Ацетон/этилметилкетон/муравьиная кислота/ вода (2 : 40 : 1 : 6).
13. Эфир/уксусная кислота/вода (18 : 9 : 5 или 13 : 3 : 1).
14. Ксилол/фенол/85%-ная муравьиная кислота (5 : 5 : 2 или 7 : 3 : 1, *г* : *г* : *мл*).

Проявители для органических кислот

Кислоты можно обнаружить при опрыскивании тщательно высушенной бумаги растворами индикаторов с определенным pH.

1. **Бромфеноловый синий.** 40 *мг* растворяют в 100 *мл* 95%-ного спирта и добавляют 0,1-н. NaOH по каплям до синей окраски (pH 6,7). После проявления возникают темно-синие пятна аммонийных солей на светло-синем фоне. В случае разделения чистых кислот и в кислых растворителях индикатор подщелачивают до pH 5 (пурпурная окраска). Кислоты в этом случае проявляются в виде желтых пятен на пурпурном или голубом фоне.

2. **Бромкрезоловый зеленый.** 40 *мг* растворяют в 100 *мл* спирта или воды, подщелачивают до синей окраски. Аммонийные соли дают желтоватые пятна на светло-синем фоне; можно опрыскивать и непросушенные хроматограммы, которые становятся синими, а после высыхания светлеют; только в местах содержания кислот остаются темно-синие пятна.

3. **Бромкрезоловый пурпур.** 50 *мг* растворяют в смеси 20 *мл* формалина и 100 *мл* спирта (pH 5). Аммиачные соли проявляются в виде желтых пятен на пурпурном фоне. Эти пятна быстро выцветают.

4. **Бромтимоловый синий.** 40 *мг* растворяют в 100 *мл* спирта (pH 10). Аммонийные соли проявляются как желтые пятна на зеленом фоне.

5. Можно применять, кроме того, хлорфеноловый красный, универсальный индикатор и т. п.

6. Высушенную хроматограмму опрыскивают 1%-ным раствором глюкозы, затем 0,1-н. $AgNO_3$ и 0,1-н. аммиаком. После нагревания до 105° С в течение 5 *мин* кислоты проявляются как белые пятна на темном фоне. Хроматограммы хорошо сохраняются.

7. Хроматограмму опрыскивают следующим раствором: 2 *г* глюкозы и 2 *мл* анилина растворяют в 20 *мл* воды, 20 *мл* спирта и 60 *мл н*-бутанола. Хроматограмму высушивают на протяжении 10 *мин* при 115° С. На месте кислот появляются темно-коричневые пятна на белом фоне. Хроматограммы сохраняются в течение длительного времени.

8. Хроматограммы опрыскивают 1%-ным водным раствором $FeCl_3$ или 2%-ным $FeCl_3$ в смеси этанол/*н*-бутанол (1 : 4).

Гликозиды

Гликозиды образуются из сахара, который соединяется при помощи кислородного мостика с несахаром (агликоном или генином). В зависимости от типа сахарного остатка различают глюко-, фрукто-, рамно-, галактозиды и т. д. В качестве агликона в гликозид могут входить различные соединения: ароматические циклы (салицин, фраксин, эскулин, арбутин, амигдалин), горчичные масла, содержащие серу, стераны (дигиталин, сапонин), полифенолы или пигменты. Кроме таких жизненно важных соединений, как рибозиды аденозинфосфорной кислоты, витамин B_2, нуклеиновые кислоты, гликозиды являются резервными веществами, продуктами обезвреживания ядовитых метаболитов. Гликозиды, несомненно, играют роль в естественном иммунитете растений, влияют на взаимодействие растений с микрофлорой.

Гликозиды встречаются во многих растениях: эскулин — в конском каштане, фраксин — в корне ясеня, салицин — в коре разных видов ивы. Очень токсичны цианогенные гликозиды, образующие при гидролизе синильную кислоту: амигдалин — в семенах, листьях, коре горького миндаля, черемухи и в других розоцветных; линамарин — во льне.

Сапонины (группа гликозидов) встречаются преимущественно у представителей семейств гвоздичных и аронниковых; поверхностно активны, образуют пену, подобно мылу, сильно влияют на проницаемость клеток, растворяют красные кровяные тельца.

Содержание гликозидов определяют по изменению количества агликона до и после гидролиза.

Содержание гликозидов в растениях

Растение	Часть растения	Главный гликозид	Среднее содержание гликозида, % на сухое вещество
Белый клевер	Листья	Цианогенный гликозид	0,0005—0,013 (на сырое вещество)
Сорго	»	То же	0,00—0,518
Миндаль	Ядра	» »	2,50—3,00
Фасоль (лимская)	Семена	» »	0,0009—0,28
Вика	»	» »	0,00—0,07
Наперстянка	Листья	Дигитоксин	0,25—0,55
Строфант	Семена	Строфантин	3,00—7,70
Рыжик	»	Сапонины	0,05—10,00
Куколь	»	»	6,17

Алкалоиды

Алкалоиды — азотсодержащие растительные основания, возникающие в ходе белкового обмена веществ, а также в других звеньях метаболизма, и оказывающие большое влияние на нервную систему человека и животных. В чистом виде алкалоиды плохо растворимы в воде; в кле-

Основные алкалоиды

Алкалоид	Растение
Алкалоиды, содержащие экзоциклический азот	
L-Эфедрин	Растения рода эфедра
Псевдоэфедрин	» » »
Колхицин	Безвременник осенний
Алкалоиды, производные пиррола	
Пирролидин	Табак и листья сахарной свеклы
N-Метилпирролидин	Черный перец
Алкалоид, производный 1-метил-пирролизидина	
Платифиллин	Крестовник широколистный
Алкалоиды, производные пиридина и пиперидина	
Конин, *d-x*-пропилпиперицин	Болиголов (*Conium maculatum*)
Пелотьерин	Корка граната
Рицинин	Касторовое семя (*Ricinus communis*)
Лобелин	Лобелия (*Lobelia inflata*)
Пиперин	Перец
Алкалоид, содержащий неконденсированные пяти- и шестичленный азотные циклы	
Никотин	Табаки и махорка
Алкалоид, содержащий два неконденсированных шестичленных азотистых цикла	
Анабазин	Среднеазиатский ежовник (*Anabasis aphylla*)
Алкалоиды, содержащие конденсированные пяти- и шестичленный азотистые циклы	
Атропин	Белладонна (*Atropa belladonna*)
Гиосциамин (форма атропина)	Белена (*Hyoscyamus niger*)
Кокаин	Листья южноамериканского растения кока (*Erythroxylon coca*)
Алкалоиды, производные хинолина	
Хинин, цинхонин, купреин, гидрохинон	Кора хинного дерева

Продолжение

Алкалоид	Растение
Алкалоиды, производные изохинолина	
Сальсолин	Солянка (*Salsola* L.)
Папаверин, морфин, кодеин, наркотин	Незрелые головки мака (*Papaver somniferum* L.)
Алкалоиды, производные индола	
Гармин	Гармала обыкновенная (*Peganum harmala* L.)
Резерпин	Раувольфия змеиная (*Rauvolfia*)
Стрихнин, бруцин	Семена (*Strychnos*) (на Филиппинах и в Индонезии)
Стероидный алкалоид	
Иервин	Чемерица (*Veratrum album*)

точном соке они присутствуют в виде солей органических кислот. Встречаются главным образом у представителей некоторых семейств двудольных (пасленовых, лютиковых, маковых, кутровых и др.). Они вряд ли встречаются у растений, богатых эфирными маслами (семейства губоцветных, сложноцветных). По некоторым данным, алкалоиды образуются в корнях и передвигаются в надземные части (например, никотин у табака), что характерно не для всех алкалоидов.

По химическим свойствам алкалоиды очень разнообразны. Часто в растении, кроме основного для него алкалоида, встречается несколько соединений иной, но аналогичной структуры. Для обнаружения алкалоидов существует ряд групповых реакций (раствор иода в калий-иоде, калий-висмут-иод, фосфорномолибденовая кислота и др.) и множество специфических для отдельных алкалоидов и их групп. Эти реакции основаны на появлении окраски при смешивании вытяжки с серной и азотной кислотами, флуоресценции, способности алкалоидов возгоняться, давать кристаллические осадки. В литературе описано свыше 2000 алкалоидов.

ХРОМАТОГРАФИЯ АЛКАЛОИДОВ НА БУМАГЕ

Растворители

1. Хлороформ. Бумага импрегнирована 5%-ным формамидом в этаноле.

2. Хлороформ. Бумага импрегнирована 50%-ным формамидом в этаноле, содержащем 5% аммония муравьиновокислого.

3. *н*-Бутанол, насыщенный ацетатным буфером pH 5,6, бумага импрегнирована ацетатным буфером pH 5,6 (95 *мл* 0,2-м. уксусной кислоты +905 *мл* 0,2-м. Na-ацетата),

Хроматография алкалоидов

Вещество	Значение R_f в растворителях													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Амфетамин									0,58	0,47			0,86	
Эфедрин									0,47	0,26			0,76	
Гордении									0,27	0,11			0,60	
Катин									0,22	0,06			0,71	
Капсанцин				0,86					0,10	0,04			0,77	
Спартеин				—					1,00	1,00			1,00	
Апоатропин									1,00	0,92			1,00	
Тропакокаин									1,00	0,81			1,00	
Никотин			0,75	0,06					1,00	0,78			1,00	
Кокаин			—	0,88					0,71	0,70			1,00	
Прокаин				—					0,25	0,17			0,67	
Гоматропин									0,27	0,11			0,76	0,47
Атропин				0,88			0,00		0,33	0,10		0,91	0,78	
Скополамин				—					0,11	0,07		—	0,46	
Скополин				0,66					0,12	0,03			0,54	
Цинхонин				—		0,42			0,51	0,23		0,76	1,00	0,13
Хинидин						0,58	0,00		0,47	0,22		—	0,00	
Хинин				0,94		0,51			0,40	0,19			0,00	
Цинхонидин				—		0,34			—	—			—	
Купреин									0,00	0,00			0,12	
Эметин									0,37	0,25			1,00	
Бульбокапнин									0,13	0,13			0,76	
Кефелин									0,05	0,04			0,93	
Апоморфин	0,03								0,00	0,00	0,62		0,27	
Берберин									0,04	0,00			0,13	
Глорастинин									0,01	0,00			0,12	

Продолжение

Вещество	Значение R_f в растворителях													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Болдин	—	—	—	—	—	—	—	—	0,00	0,00	—	—	0,08	—
Тебаин	0,85	—	—	0,86	0,40	—	—	—	0,35	0,31	—	—	—	—
Наркотин	0,98	—	—	0,94	0,87	—	—	—	0,38	0,24	—	—	—	—
Этилморфин	0,43	—	—	—	—	—	—	—	0,28	0,17	—	—	0,85	—
Эукодал	—	—	—	—	—	—	—	—	0,23	0,17	—	—	0,91	—
Дигидрокодеин	—	—	—	—	—	—	—	—	0,20	0,09	—	—	0,65	—
Кодеин	0,22	—	—	0,61	0,10	—	—	—	0,13	0,06	—	—	0,56	—
Папаверин	0,98	—	—	0,94	0,77	—	—	—	0,09	0,07	—	—	0,89	—
Дигидрокодеинон	0,60	—	—	—	—	—	—	—	0,09	0,05	—	—	0,54	—
Дигидроморфинон	0,00	—	—	—	—	—	—	—	0,03	0,00	—	—	0,10	—
Котарнин	—	—	—	—	—	—	—	—	0,03	0,00	—	—	0,14	—
Морфин	0,00	—	—	0,49	0,04	—	0,00	—	0,01	0,00	—	0,77	0,05	0,12
Нарцеин	—	—	—	—	0,48	—	—	—	0,00	0,00	—	—	0,00	—
Раубазин	—	—	—	—	—	—	—	—	1,00	0,73	—	—	1,00	—
Резерпинин	—	—	—	—	—	—	—	0,80	0,95	0,72	—	—	1,00	—
Раувольфин	—	—	—	—	—	—	—	—	0,43	0,20	—	—	0,80	—
Резерпин	—	0,96	—	—	—	—	0,44	0,44	0,22	0,10	—	0,95	1,00	0,86
Аймалин	—	—	—	—	—	—	—	0,10	0,21	0,09	—	—	0,60	—
Серпентинин	—	—	—	—	—	—	—	—	0,00	0,00	—	—	0,37	—
Серпентин	—	—	—	—	—	—	—	0,00	0,00	0,00	—	—	0,01	—
Неоаймалин	—	—	—	—	—	—	—	—	0,00	0,00	—	—	0,00	—
Ресциннамин	—	—	—	—	—	—	—	0,30	—	—	—	—	—	—
Десерпидин	—	—	—	—	—	—	—	0,60	—	—	—	—	—	—
Аймалицин	—	—	—	—	—	—	—	0,78	—	—	—	—	—	—
Сарпагин	—	—	—	—	—	—	—	—	0,00	0,00	—	—	0,00	—
Аспидоспермин	—	—	—	—	—	—	—	—	0,95	0,71	—	—	1,00	—
Иохимбин	—	0,56	—	—	—	—	0,02	—	0,19	0,07	—	0,85	0,56	0,57
Иохимбиновый спирт	—	0,05	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Иохимбол	—	0,15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
16-Метилиохимбон	—	0,86	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Стрихнин	—	—	—	—	—	—	0,02	—	0,09	0,09	—	0,83	0,65	0,43
Физостигмин	—	—	—	—	—	—	0,03	—	0,08	0,04	—	0,92	0,80	0,48
Бруцин	—	—	—	—	—	—	0,02	—	0,02	0,02	—	0,57	0,53	0,32
Мескалин	—	—	—	—	—	—	0,00	—	—	—	—	0,02	—	0,08
Амид лизергиновой кислоты	—	—	—	—	—	—	0,07	—	—	—	—	0,88	—	0,71
Гиббереллловая кислота	—	—	—	—	—	—	0,73	—	—	—	—	0,06	—	0,88
Криптопин	—	—	—	—	0,16	—	—	—	0,84	0,64	—	—	1,00	—
Цевадин	0,10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Аконитин	—	—	—	—	—	—	—	—	0,54	0,28	—	—	0,00	—
Гельсеминин	—	—	—	—	—	—	—	—	0,26	0,08	—	—	0,70	—
Вератридин	0,25	—	—	—	—	—	—	—	0,03	0,02	—	—	0,19	—
Колхицин	—	—	—	—	—	—	—	—	0,00	0,00	—	—	0,04	—

Продолжение

Вещество	Значение R_f в растворителях													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Пилокарпин				0,44					0,00	0,00			0,02	
Героин				0,84										
Тропин				0,32										
Никотиновая кислота			0,15											
N-Метиланиозмин											0,46			
Оксиникотин			0,31								0,80			
Норникотин			0,36											
Анабазин			0,42								0,79			
Оксацин			0,55								0,53			
Ниацин (амид никотиновой кислоты)			0,90								0,43			
Никотирин			0,65								0,49			
Диацетилморфин			0,93								0,50			
Коптизин	0,92										0,65			
Тетрагидроберберин											—			
Тетрагидроконтизин														
Хелирубин														
Сангвинарин														
Мекарпин														
Хелеритрин														
Хельютин														
Алкамин	0,00													
Севацин	0,03													

4. *н*-Бутанол, насыщенный водой/конц. HCl (49 : 1). Бумага импрегнирована раствором 0,5-м. KCl.

5. Вторичный бутанол/толуол (1 : 1), насыщенные водой. Бумага импрегнирована боратным буфером pH 3,5 : 0,05-м. бура/0,05-м. пировиноградная кислота (98 : 8).

6. Циклогексанол/8,5-н. HCl (3 : 10).

7. 4%-ная муравьиная кислота/метилизобутилкетон (1 : 10).

8. CCl_4/гептан (2 : 3). Бумага импрегнирована 20%-ным формамидом в этаноле.

9. Циклогексан/диэтиламин (9 : 1). Бумага импрегнирована раствором формамид/ацетон (1 : 4).

10. Петролейный эфир/диэтиламин (9 : 1). Бумага импрегнирована раствором формамид/ацетон (1 : 4).

11. *н*-Бутанол/уксусная кислота/вода (10 : 1 : 3).

12. Этилметилкетон/диэтиламин/вода (921 : 2 : 77).

13. Циклогексан/хлороформ/диэтиламин (7 : 2 : 1). Бумага импрегнирована раствором формамид/ацетон (1 : 4).

14. Ацетон/этилметилкетон/муравьиная кислота/вода (2 : 40 : 1 : 6).

Проявители

1. Флуоресценция в ультрафиолетовых лучах (254 *нм*).

2. Проявитель Драгендорфа (модифицированный):

Раствор 1. 17 *г* основного нитрата висмута, 200 *г* винной кислоты растворяют в 800 *мл* воды.

Раствор 2. 160 *г* KI в 400 *мл* воды.

К смеси растворов 1 и 2 добавляют 100 *г* винной кислоты и 500 *мл* воды. Пятна алкалоидов выступают красным цветом на желтом фоне.

3. 0,2%-ный раствор нингидрина в этаноле. Проявляют при нагревании до 90° С.

4. 0,05%-ный раствор бромфенолового синего (или бромтимолового синего, бромфенолового зеленого) в этаноле. Раствор доводят до pH 7 щелочью. Пятна алкалоидов — желтые на синем или зеленом фоне.

5. Опрыскивание 1%-ным раствором *р*-аминобензойной кислоты в этаноле, высушивание в атмосфере BrCN.

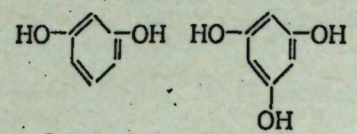
6. Хроматограмму опрыскивают 5%-ной трихлоруксусной кислотой и 0,025%-ным нитропруссидом натрия в этиловом спирте и рассматривают в ультрафиолетовых лучах.

Фенольные соединения

Фенольные соединения представляют собой группу разнообразных веществ, широко распространенных в растительном мире. Общим для них является наличие в молекуле ароматического (бензольного) ядра, несущего одну гидроксильную, или фенольную оксигруппу OH. Фенольные оксигруппы являются основными реактивными группами полифенолов. В зависимости от их числа и взаимного расположения свойства фенольных соединений могут сильно изменяться.

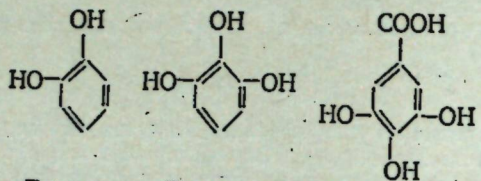
По числу гидроксильных групп различают одно-, двух-, трех- и многоатомные фенолы (полифенолы). Простейшим представителем является собственно фенол (C_6H_5OH); к двухатомным фенолам относятся пирокатехин, резорцин и гидрохинон; к трехатомным — пирогаллол, оксигидрохинон и флороглюцин.

Реактивность оксигрупп зависит от их взаимного расположения у бензольного кольца. Полифенолы с мета-расположенными гидроксилами, т. е. находящиеся на удалении одного атома углерода, способны к образованию эфирных связей с другими веществами, но весьма пассивны в окислительно-восстановительных реакциях:



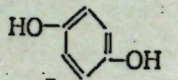
Резорцин Флороглюцин

Полифенолы с гидроксилами, расположенными у соседних атомов углерода (ортофенолы), легко превращаются при участии полифенолаз в соответствующие хиноны.



Пирокатехин Пирогаллол Галловая кислота

Пара-расположение (через два углеродных атома) в растительных фенолах встречается сравнительно редко.



Гидрохинон

Достаточно четкое деление фенольных соединений осуществляется по биогенетическому принципу. При этом полифенолы делятся на мономерные и полимерные, состоящие из многих мономерных остатков.

К простым мономерным фенолам ряда $C_6 - C_1$ (C_6 — шестиуглеродное бензольное ядро, C_1 — боковая цепь из одного углеродного атома) относятся оксибензойные кислоты и их производные. К более сложному ряду $C_6 - C_3$ относятся подгруппы оксикоричных кислот и кумаринов. Соединения $C_6 - C_3 - C_6$-ряда называются *флавоноидами* и делятся на подгруппы катехинов, лейкоантоцианов, флавонов и флавонолов (желтые красящие вещества цветков), антоцианов (синие, красные и фиолетовые пигменты). В растениях встречаются также полифенолы более сложного строения.

Полимерные фенольные соединения делятся на подгруппы дубильных веществ, лигнина, меланинов и гуминовых кислот. Фенольные соединения легко образуются во всех органах растений из продуктов гликолиза и пентозного цикла через шикимовую кислоту или же по ацетатно-малонатному пути через ацетил-SKoA. В биосинтезе флавоноидов участвуют оба пути. Ряд водорастворимых фенольных соединений синтезируется в хлоропластах.

Фенольные соединения участвуют в процессах дыхания в качестве переносчиков водорода, а также могут действовать как разобщители

окислительного фосфорилирования. Содержащиеся в хлоропластах пластохиноны участвуют в переносе водорода при фотосинтетическом фосфорилировании. Полифенолы образуют водородные связи с белками и ферментами, изменяя активность последних в качестве аллостерических эффекторов. Доказано, что фенолы, накопляющиеся в растениях в большом количестве, используются как резервные вещества.

Фенольные соединения обладают сильным действием на ростовые процессы, выступая в качестве активаторов ИУК-оксидазы, или участвуя в ее биосинтезе, или действуя как неспецифические ингибиторы. Полагают, что комплекс фенольных ингибиторов уравновешивает и регулирует действие системы ростовых стимуляторов в растении в процессе онтогенеза.

Полифенольные соединения обладают фитонцидными свойствами и обеспечивают иммунитет растений к грибным и, особенно, к бактериальным заболеваниям. Нередко защитные фенолы у здорового растения отсутствуют и образуются как ответная реакция на поражение возбудителем (фитоалексины). Фенольные соединения играют важную роль при заживлении механических повреждений растения и регенерации, а также в защите клеток от действия проникающей радиации, свободных радикалов, мутагенов, окислителей. Антоцианы и флавонолы регулируют распределение поглощаемой листом световой энергии, но в фотосинтезе непосредственно не участвуют.

Флавоноидные пигменты, обусловливающие естественную окраску цветков, плодов, листьев, коры, кроющих чешуй и т. д., обеспечивают привлечение животных-опылителей.

Наконец, фенольные соединения, выделяющиеся в среду из отмерших остатков растений или с корневыми и листовыми экстретами, имеют очень большое значение в аллелопатии.

Содержание полифенолов в растениях колеблется в больших пределах. Такие вещества, как оксибензойные кислоты и кумарины, встречаются во многих растениях, некоторые же полифенолы узко видоспецифичны. Содержание полифенолов зависит от внешних условий. Так, например, без ультрафиолетового освещения количество хлорогеновой кислоты сильно уменьшается. Произрастание в холодных местностях, высоко в горах способствует накоплению синих и фиолетовых антоцианов. Содержание антоцианов в окрашенных плодах колеблется в пределах от 15 до 920 *мг* на 100 *г* сырого вещества.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ

Мономерные фенольные соединения хорошо извлекаются водой (особенно горячей). Флавоноиды извлекают также метанолом, подкисленным HCl. Наиболее полное извлечение дубильных веществ достигается тем, что образец помещают в тигель с сетчатым дном над кипящей водой в колбе с обратным холодильником, причем стекающий горячий конденсат промывает образец.

Меланины, меланоидины, гуминовые кислоты не растворимы в воде и обычных органических растворителях. Они растворяются, точнее, переходят в состояние золя, в водных щелочных растворах. Из этих растворов их можно осадить минеральными кислотами.

Перед извлечением фенолов растительный материал обрабатывается неполярными растворителями (например, петролейным эфиром, четыреххлористым углеродом, хлороформом или бензолом) для удаления

веществ, являющихся помехой при хроматографировании (хлорофиллы, воска, смолы, жиры). При этом нужно иметь в виду, что петролейный эфир и хлороформ очень хорошо извлекают кумарин.

Фенольные вещества затем экстрагируют водой, бутанолом, метанолом, этанолом, ацетоном, эфиром. Применяя различные растворители, можно фракционировать фенолы, что значительно облегчает их хроматографирование и идентификацию. Например, многие фенольные гликозиды растворимы в воде, а соответствующие аглюконы — не растворимы. В сухом ацетоне хорошо растворяются только агликоны, гликозиды же растворяются плохо или совсем не растворяются.

Феноликарбоновые кислоты и некоторые флавоноиды можно извлечь этилацетатом или эфиром из подкисленной до pH 3—4 водной вытяжки. Флавоноидные соединения можно избирательно осадить из спиртовых растворов с помощью среднего и основного ацетата свинца. Сначала средним ацетатом свинца осаждают флавоноиды, содержащие две свободные оксигруппы в орто-положении в кольце B, затем добавляют основной ацетат. При насыщении суспензии свинцового осадка сероводородом выпадает осадок PbS, а флавоноиды поступают в раствор. Осадок PbS удаляют центрифугированием, а фильтрат упаривают и хроматографируют. Из концентрированного раствора флавоноиды выкристаллизовываются.

ХРОМАТОГРАФИЯ ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ НА БУМАГЕ

Значения R_f для флавонов

Соединение	60%-ная уксусная кислота	Фенол, насыщенный водой	Этилацетат, насыщенный водой	н-Бутанол/уксусная кислота/вода (4 : 1 : 5)	Уксусная кислота/HCl/вода (30 : 3 : 10)
Акацетин	0,71	0,88	0,94	0,91	0,91
Апигенин	0,66	0,88	0,87	0,89	0,83
Диосметин	—	0,86	—	0,85	0,80
Лютеонин	—	0,66	—	0,78	0,66
Трицин	—	0,87	—	0,73	0,72
Сапонаретин	—	0,80	—	0,56	0,86
Витексин	—	0,63	—	0,43	0,82
Флавон	—	—	—	0,96	—
4′-Гидроксифлавон	—	—	—	0,95	—
5-Гидроксифлавон	—	—	—	0,96	—
7-Гидроксифлавон	—	—	—	0,96	—
3′,4′-Дигидроксифлавон	—	—	—	0,90	—
Ауренатин	0,90	—	0,92	0,92	—
Байкалеин	0,79	—	0,97	0,91	—

Продолжение

Соединение	60%-ная уксусная кислота	Фенол, насыщенный водой	Этилацетат, насыщенный водой	н-Бутанол/уксусная кислота/вода (4 : 1 : 5)	Уксусная кислота/HCl/вода (30 : 3 : 10)
Хризин	0,75	—	0,86	0,94	—
Генкванин	0,72	—	0,93	0,92	—
Изовогонин	0,81	—	0,92	0,91	—
Норвогонин	0,73	—	0,85	0,89	—
Ороксилин А	0,84	—	0,97	0,95	—
Тектохризин	0,89	—	0,98	0,97	—
Вогонин	0,79	—	0,94	0,93	—

Значения R_f для флавон-гликозидов

Соединение	Вода	60%-ная уксусная кислота	15%-ная уксусная кислота	Фенол, насыщенный водой	Этилацетат, насыщенный водой	н-Бутанол /уксусная кислота/ вода (4 : 1 : 5)	т-Крезол /уксусная кислота/ вода (24 : 1 : 25)
Апигенин-7-моногликозид	0,04	—	0,25	0,78	—	0,65	0,73
Апигенин-7-рамногликозид	0,09	—	0,46	0,74	—	0,58	0,61
Апигенин-7-апиозогликозид	0,06	—	0,42	0,75	—	0,57	—
Апигенин-7-глюкуронид	0,13	—	0,29	0,46	—	0,57	—
Сапонарин	0,31	—	0,64	0,65	—	0,42	—
Диосмин	—	—	—	—	0,07	0,56	—
Рейфолин	—	0,87	—	—	0,08	0,70	—
Лютеолин-7-моногликозид	0,01	—	0,15	0,56	—	0,44	—
Лютеолин-7-апиозогликозид	0,03	—	0,23	0,50	—	0,42	—
Лютеолин-7-дигликозид	0,05	—	0,29	0,54	—	0,40	—
Галютеолин	0,00	—	0,07	0,65	—	0,82	—
Линарин	0,14	—	0,60	0,55	—	0,61	—

Значения R_f для флавонолов

Соединение	60%-ная уксусная кислота	15%-ная уксусная кислота	Фенол, насыщенный водой	Этилацетат, насыщенный водой	Изобутанол, насыщенный водой	н-Бутанол/уксусная кислота/, вода (4 : 1 : 5)	Уксусная кислота /HCl/ (30 : 3 : 10)	т-Крезол /уксусная кислота/ вода (24 : 1 : 25)
Кампферол	0,50	0,10	0,58	0,90	—	0,83	0,55	0,53
Морин	0,68	0,27	0,34	0,71	—	0,79	0,73	—
Изорамнетин	—	—	0,66	—	—	0,74	0,53	—
Физетин	0,60	0,08	0,66	0,92	—	0,72	0,53	0,69
Кверцетин	0,40	0,05	0,29	0,81	0,74	0,64	0,41	0,23
Азалеатин	—	—	0,50	—	—	0,48	0,49	—
Мирицетин	0,31	0,12	0,13	0,78	0,65	0,43	0,28	—
Робинетин	0,32	0,08	0,18	0,41	0,59	0,40	0,36	—
Флавонол	0,86	—	—	0,98	—	0,96	—	0,99
Галангин	0,75	0,15	—	0,98	—	0,97	—	—
Госсипетин	0,43	0,12	—	0,59	—	0,42	—	—
Гиперин	—	—	—	—	—	0,70	—	0,38
Нортангеритин	0,54	0,10	—	0,79	—	0,76	—	—
Патулетин	0,50	0,10	—	0,81	—	0,78	—	—
Кверцетагенин	0,63	0,19	—	0,17	—	0,45	—	0,07

Значения R_f для флавонол-гликозидов

Соединение	Вода	60%-ная уксусная кислота	15%-ная уксусная кислота	Фенол, насыщенный водой	Этилацетат, насыщенный водой	н-Бутанол /уксусная кислота/ вода (4 : 1 : 5)	т-Крезол /уксусная кислота/ вода (24 : 1 : 25)
Астрагалин	0,13	—	0,43	0,74	—	0,70	—
Никотинфлорин	0,23	—	0,54	0,64	—	0,54	—
Кампферол-2-дигликозид	0,27	—	0,54	0,55	—	0,43	—
Кампферол-3-гликозид	0,33	—	0,51	0,45	—	0,31	—
Кампферол-3-рамнодигликозид	0,34	—	0,61	0,54	—	0,41	—
Робинин	0,54	0,84	0,75	0,73	0,21	0,40	0,43

Продолжение

Соединение	Вода	60%-ная уксусная кислота	15%-ная уксусная кислота	Фенол, насыщенный водой	Этилацетат, насыщенный водой	н-Бутанол /уксусная кислота/ вода (4 : 1 : 5)	т-Крезол /уксусная кислота/ вода (24 : 1 : 25)
Кампферол-3-рамногликозидо-7-гликозид	0,54	—	0,74	0,52	—	0,40	—
Кампферол-7-моногликозид	0,02	—	0,17	0,62	—	0,54	—
Кампферол-7-монорамногликозид	0,02	—	0,18	0,76	—	0,75	—
Кампферол-3-ксилогликозид	0,29	—	0,65	0,68	—	0,53	—
Кемпферитрин	0,86	0,77	—	0,26	0,79	—	
Авикуларин	0,07	—	0,31	0,61	—	0,70	—
Рейноутрин	0,06	—	0,32	—	—	0,65	—
Изокверцитрин	0,08	0,74	0,37	0,54	0,40	0,58	0,21
Гиперин	0,09	—	0,35	0,56	—	0,55	—
Кверцитрин	0,19	0,74	0,49	0,58	0,50	0,72	0,38
Рутин	0,23	0,75	0,51	0,46	0,15	0,45	0,18
Кверцетин-3-дигликозид	0,19	—	0,45	0,36	—	0,37	—
Кверцетин-3-тригликозид	0,18	—	0,41	0,26	—	0,23	—
Кверцетин-3-рамнодигликозид	0,26	—	0,54	0,35	—	0,36	—
Кверцетин-3-рамногликозидо-7-гликозид	0,46	—	0,71	0,31	—	0,36	—
Кверцимеритрин	0,00	0,73	0,47	0,40	0,50	0,37	0,19
Спиреозид	0,01	—	0,13	0,33	—	0,48	—
Дактилин	0,27	—	0,62	0,63	—	0,38	—
Каннабистрин	0,05	—	0,25	0,32	—	0,47	—
Мирицитрин	0,15	0,72	0,44	0,39	0,35	0,60	—
Госсипин	—	—	—	—	0,02	0,87	—
Госсипитрин	—	0,44	0,14	—	0,11	0,59	—
Ксанторамнин	—	0,82	0,68	—	0,02	0,62	0,35

Значения R_f для флаванов

Соединение	Вода	30%-ная уксусная кислота	15%-ная уксусная кислота	Фенол, насыщенный водой	*н*-Бутанол /27%-ная уксусная кислота (1 : 1)	*н*-Бутанол /уксусная кислота/вода (4 : 1 : 5)
D-Катехин	0,31	0,64	0,41	0,35	0,69	0,64
L-Галлокатехин		—	—	—	—	0,47
DL-Галлокатехин		—	—	—	—	0,57
L-Епикатехин		—	0,55	0,59	—	0,66
Галловая кислота	—	—	—	—	—	0,68
Галлокатехин-*L*-галлат	—	—	—	—	—	0,71
L-Епикатехин-галлат	—	—	—	—	—	0,87
Пирокатехин	—	—	—	—	—	0,91

Значения R_f для изофлавонов

Соединение	Вода	30%-ная уксусная кислота	*н*-Бутанол/уксусная кислота/вода (4 : 1 : 5)
Дайдзеин	0,08	0,62	0,92
Формононетин	0,07	0,67	0,94
Псевдобантигенин	0,07	0,66	0,94
Генистеин	0,04	0,59	0,94
Прунетин	0,03	0,67	0,94
5,7,4′-Тригидрокси-8-метоксиизофлавон	0,11	0,70	0,91
5,7,8,4′-Триметоксиизофлавон	0,29	0,84	0,93
Тектиригерин	0,09	0,70	0,90
Иригенин	0,16	0,79	0,91
Иригенол	0,02	0,06	0,54
Помиферин	0,00	0,06	0,94
Осаин	0,00	0,00	0,95
Генистин	0,25	0,75	0,67
Тектиризин	0,38	0,83	0,67
Иридин	0,48	0,87	0,66

Значения R_f для флаванонов

Соединение	Вода	60%-ная уксусная кислота	30%-ная уксусная кислота	15%-ная уксусная кислота	Этилацетат, насыщенный водой	*н*-Бутанол/27%-ная уксусная кислота (1 : 1)	*н*-Бутанол/уксусная кислота/вода (4 : 1 : 5)	*т*-Крезол/уксусная кислота/вода (24 : 1 : 25)
7,8,3′,4′-Тетрагидроксифлаванон	—	—	0,55	—	—	0,72	—	—
7-Метокси-8,3′,4′-тригидроксифлаванон	—	—	0,63	—	—	0,76	—	—
8-Метокси-7,3′,4′-тригидроксифлаванон	—	—	0,65	—	—	0,82	—	—
7,8,4′-Тригидроксифлаванон	—	—	0,62	—	—	0,81	—	—
6,7,3′,4′-Тетрагидроксифлаванон	—	—	0,46	—	—	0,72	—	—
Бутин	0,20	0,81	0,64	0,55	0,98	0,84	0,91	0,73
Эриодиктиол	—	—	0,56	—	—	0,85	0,61	0,16
Нарингенин	0,16	—	0,66	—	—	0,69	0,89	0,88
Сакуранетин	0,09	—	0,65	—	—	—	0,90	—
7,4′-Диметокси-5-гидроксифлаванон	0,06	—	0,66	—	—	—	0,91	—
Гомоэриодиктиол	0,14	0,80	0,67	0,55	0,97	—	0,88	0,96
Гесперитин	0,11	—	0,67	0,50	0,97	—	0,89	0,95
Катцуранин	—	0,82	—	0,63	0,97	—	0,90	—
Ликвиритигенин	—	0,86	—	0,62	0,97	—	0,95	0,90
Пинобанксин	—	0,87	—	0,68	0,98	—	0,96	—
Пиноцембрин 3,3′,4′,5,7-Пентагидроксифлаванон	—	0,88	—	0,58	0,99	—	0,97	—
7-гидроксифлаванон	—	0,73	—	0,13	0,79	—	0,78	—
	—	—	—	—	—	—	0,95	0,99

Значения R_f для флаванон-гликозидов

Соединение	Вода	60%-ная уксусная кислота	30%-ная уксусная кислота	15%-ная уксусная кислота	Этилацетат, насыщенный водой	*н*-Бутанол/уксусная кислота/вода (4 : 1 : 5)	*т*-Крезол/уксусная кислота/вода (25 : 1 : 25)
Нарингенин	0,62	0,88	0,87	0,80	0,51	0,59	0,56
Нарингенин-7-гликозид	0,44	—	0,80	—	—	0,64	0,72
Сакуралетин-7-гликозид	0,48	—	0,81	—	—	0,69	—
Гесперитин-7-рамногликозид	0,50	—	0,85	—	—	0,48	—
Гесперитин-7-гликозид	0,33	—	0,79	—	—	0,60	—
Гесперидин	—	0,88	—	0,80	0,12	0,58	0,67
Неогесперидин	—	0,90	—	0,81	0,38	0,59	0,64

Значения R_f для флавонолов

Соединение	Вода	30%-ная уксусная кислота	*н*-Бутанол/уксусная кислота/вода (4 : 1 : 5)
Дигидрокампферол	0,30	0,72	0,82
Дигидрокверцетин	0,28	0,67	0,78
Дигидрокампферол-7-гликозид	0,64	0,84	0,57

Значения R_f для халконов и близких соединений

Соединение	Вода	60%-ная уксусная кислота	15%-ная уксусная кислота	Этилацетат, насыщенный водой	*н*-Бутанол/уксусная кислота/вода (4 : 1 : 5)	*т*-Крезол/уксусная кислота/вода (24 : 1 : 25)
Бутеин	—	—	—	—	0,83	0,65
Кореопсин	—	—	—	—	0,67	0,39
Гесперидинметилхалкон	—	0,89	0,98	0,79	0,81	—
2′,3,4-Тригидроксихалкон	—	0,68	0,19	0,93	0,85	—

Продолжение

Соединение	Вода	60%-ная уксусная кислота	15%-ная уксусная кислота	Этилацетат, насыщенный водой	*н*-Бутанол/уксусная кислота/вода (4 : 1 : 5)	*т*-Крезол/уксусная кислота/вода (24 : 1 : 25)
Флоретин	—	0,73	0,42	—	0,93	—
Флоризин	—	—	—	0,58	0,78	—
Псевдобантизин	0,51	—	—	0,75	0,75	—
Бензокумарон	0,00	—	—	0,99	0,99	—
4,4′,6-Тригидроксибензокумаронон	0,01	—	—	0,52	0,82	—
Сульфуретин	0,01	—	—	0,65	0,87	—
Сульфуреин	0,03	—	—	0,48	0,60	—
Лентозидин	0,01	—	—	0,79	0,80	0,83
Лентозин	0,03	—	—	0,54	0,55	—
3′,4′,6,7-Тетраметоксиаурон	0,01	—	—	0,99	0,87	—

Значения R_f для флавиновых пигментов

Соединение	0,5-н. HCl	2-н. HCl	*н*-Бутанол/2-н. HCl (1 : 1)	*н*-Бутанол/уксусная кислота/вода (4 : 1 : 5)	Уксусная кислота/12-н. HCl/вода (15 : 3 : 82)	*т*-Крезол/уксусная кислота/вода (24 : 1 : 25)
Каллистефин	0,14	0,52	0,38	0,44	0,35	0,67
Пеларгонидин-3-моногалактозид	0,13	—	0,37	0,39	0,33	—
Пеларгонидин-3-рамногликозид	0,22	—	0,30	0,37	0,44	—
Пеларгонидин-3-дигликозид	0,50	—	0,26	0,36	0,62	—
Пеларгонидин-3-тригликозид	0,21	—	0,17	0,30	0,47	—
Пеларгонидин-3,5-дигликозид (пеларгонин)	0,23	0,20	0,14	0,31	0,45	0,42
Пеларгонидин-3-рамногликозидо-5-гликозид	0,40	—	0,13	0,29	0,58	—
Пеларгонидин-3-дигликозидо-5-гликозид	0,60	—	0,10	0,25	0,68	—
Пеларгонидин-3-дигликозидо-7 (или 4′)-гликозид	0,73	—	0,04	0,18	0,73	—

Продолжение

Соединение	0,5-н. HCl	2-н/ HCl	н-Бутанол,/2-н. HCl (1 : 1)	н-Бутанол/уксусная кислота/вода (4 : 1 : 5)	Уксусная кислота /12-н. HCl/ вода (15 : 3 : 82)	т-Крезол/уксусная кислота/вода (24 : 1 : 25)
Хризантелин	0,07	0,27	0,25	0,38	0,26	—
Идеин	0,07	—	0,24	0,37	0,26	—
Космоцианин	0,19	0,28	0,25	0,37	0,43	0,25
Ликоцианин	0,24	—	0,24	0,36	0,51	—
Цианидин-3-дигликозид	0,34	—	0,22	0,33	0,61	—
Цианин	0,16	0,08	0,06	0,28	0,40	0,19
Цианидин-3-рамногликозид-5-гликозид	0,36	—	0,08	0,25	0,59	—
Мекоцианин	—	0,22	—	0,29	—	0,18
Пеонидин-3-моногликозид	0,09	0,31	0,30	0,41	0,33	0,72
Пеонин	0,17	0,10	0,10	0,31	0,44	0,48
Пеонидин-3-рамногликозид-5-гликозид	0,37	—	0,12	0,29	0,60	—
Гиацин	0,03	—	0,11	0,26	0,18	—
Дельфинидин-3-рамногликозид	0,11	—	0,15	0,30	0,37	—
Дельфинидин	0,08	0,06	0,03	0,15	0,32	0,03
Петунидин-3-моногликозид	0,04	—	0,14	0,35	0,22	—
Петунидин-3-рамногликозид	0,13	—	0,16	0,35	0,42	—
Петунидин-3,5-дигликозид	0,08	—	0,04	0,24	0,32	—
Петунидин-3-рамногликозид-5-гликозид	0,37	—	0,06	0,23	0,61	—
Эмпетрин	—	—	—	0,14	—	—
Мальвидин-3-моногликозид	0,06	0,23	0,15	0,38	0,29	0,75
Мальвин	0,13	0,07	0,03	0,31	0,42	0,54
Примулин	—	0,24	—	0,40	—	0,76
Мальвидин-3-рамногликозид-5-гликозид	0,40	—	0,05	0,30	0,63	—
Гирзутидин-3-гликозид	—	—	—	0,61	—	—
Гирзутин	—	0,07	—	0,38	—	0,69
Цианидин	—	0,69	—	—	—	—
Дельфинидин	—	0,35	—	—	—	—
Гирзутидин	—	0,72	—	—	—	—
Мальвидин	—	0,53	—	—	—	—
Пеларгонидин	—	0,80	—	—	—	—
Пеонидин	—	0,72	—	—	—	—

Хроматография фенольных соединений на бумаге в некоторых растворителях

Соединение	Значения R_f в растворителях		
	1	2	3
Фенол	0,97	—	—
п-Оксибензойная кислота	0,85	0,90	0,72
м-Оксибензойная кислота	0,74	0,91	0,72
Салициловая кислота	0,65	0,95	0,84
Протокатеховая кислота	0,74	0,85	0,35
Резорцин	0,97	0,91	0,63
β-Резорциноловая кислота	0,55	0,93	0,54
Гидрохинон	0,96	—	—
Гентизиновая кислота	0,51	—	—
Пирогаллол	0,94	0,77	0,38
Пирогаллолкарбоновая кислота	0,71	—	—
Галловая кислота	0,43	0,68	0,08
Оксихинон	0,48	0,88	—
Оксихинонкарбоновая кислота	0,45	—	—
Флороглюцин	0,96	0,76	0,16
Таниновая кислота	0,99	—	—
Гваякол	0,95	—	—
Тимол	0,95	—	—
α-Нафтол	0,95	0,95	—
β-Нафтол	0,95	0,96	—
Ванилиновая кислота	0,92	0,81	—
Коричная кислота	0,94	0,92	—
о-Кумаровая кислота	0,94	0,82	—
Пикриновая кислота	0,61	—	—
о-Нитрофенол	—	—	—
Пирокатехин	0,90	—	—
Орцин	0,91	0,75	—
Хинон	0,88	0,69	—

Растворители

1. н-Бутанол/пиридин/насыщенный водный раствор NaCl (1 : 1 : 2). Для хроматографии применяют верхнюю (органическую) фазу.
2. н-Бутанол/уксусная кислота/вода (40 : 12 : 12), однофазный.
3. т-Крезол/уксусная кислота/вода (50 : 2 : 48).

Кроме того, используют растворители такого состава:

4. н-Бутанол/уксусная кислота/вода (4 : 1 : 5), органическая фаза.
5. 2—15%-ная уксусная кислота.
6. н-Амиловый спирт, насыщенный водой.
7. н-Бутанол/бензин/вода (1 : 19 : 20 или 1 : 9 : 10).

Тонкослойная хроматография природных фенолов

Разделение фенолов осуществляется на слоях силикагеля G, высушенных при 105° С в течение 30 *мин*.

Тонкослойная хроматография фенолов на силикагеле

Вещество	Значение R_f в растворителях		Окраска в тетразолиевом бензидине
	Бензол/диоксан/уксусная кислота (90 : 25 : 4)	Бензол/метанол/уксусная кислота (45 : 8 : 4)	
Фенол	0,76	0,60	Желтая
Бензальдегид	0,68	0,62	Палево-желтая
Бензойная кислота	0,74	—	Проявляется с помощью $KMnO_4$
Катехол	0,58	0,54	Серо-зеленая
Резорцин	0,56	0,52	Красновато-коричневая
Гидрохинон	0,54	0,46	Желтая
Бензохинон	0,65	0,69	Желтая (собственный цвет)
Флороглюцин	0,34	0,36	Фиолетовая
Пирогаллол	0,32	0,45	Темно-коричневая
о-Гидроксибензойная кислота	0,49	0,51	Светло-желтая
п-Гидроксибензойная кислота	0,55	0,60	Желтая
Гентизиновая кислота	0,30	0,40	Оранжевая
Протокатеховый альдегид	0,32	0,45	Серо-коричневая
Протокатеховая кислота	0,32	0,39	Коричневая
Галловая кислота	0,18	0,23	Светло-коричневая
Этилгаллат	0,36	0,38	Серо-коричневая
Коричная кислота	0,63	0,65	Окрашивание
п-Кумаровая кислота	0,49	0,52	Серо-коричневая
о-Кумаровая кислота	0,47	0,62	Красновато-коричневая
Кофейная кислота	0,24	0,43	Желтовато-коричневая
Гваякол	0,83	0,72	Красновато-коричневая

Продолжение

Вещество	Значение R_f в растворителях		Окраска в тетразолиевом бензидине
	Бензол/диоксан/уксусная кислота (90 : 25 : 4)	Бензол/метанол/уксусная кислота (45 : 8 : 4)	
Анисовый альдегид	0,79	0,66	Оранжевая
Анисовая кислота	0,84	0,69	—
о-Ванилин	0,74	0,59	Коричневая
Изованилин	0,56	0,47	Желтовато-коричневая
Ванилин	0,70	0,64	Желтая
Ванилиновая кислота	0,54	0,61	Красновато-коричневая
Вератровой кислоты альдегид	0,80	0,72	Красновато-фиолетовая
Вератровая кислота	0,73	0,70	—
Сиреневой кислоты альдегид	0,60	0,57	Оранжевая
Сиреневая кислота	0,48	0,60	Оранжевая
Феруловая кислота	0,50	0,58	Серо-коричневая
Изоферуловая (гесперинновая) кислота	0,43	0,66	Карминовая
Коевая кислота	0,06	0,06	Светло-красная

Растворители

1. Бензол.
2. Бензол/метанол (95 : 5).

Проявители

Проявители пригодны для обоих типов хроматограмм.

1. Некоторые фенолы можно наблюдать в ультрафиолетовых лучах по их собственной флуоресценции, а также если к адсорбенту прибавлять вещества, флуоресцирующие в этой области спектра (силикат цинка + + сульфат цинка и кадмия и т. п.).

2. Опрыскивание реактивом Паули, который готовят следующим образом: 25 *г* сульфаниловой кислоты растворяют в 125 *мл* 10%-ного KOH или NaOH. Раствор охлаждают и смешивают со 100 *мл* 10%-ного раствора $NaNO_2$. Затем по каплям прибавляют охлажденную до 0° С смесь 40 *мл* HCl (уд. в. 1,19) и 20 *мл* воды и выдерживают при температуре ниже 8° С. Образовавшуюся соль диазония отфильтровывают, промывают холодной водой, этанолом и эфиром и высушивают на воздухе. Растворы для опрыскивания: 0,1 *г* соли диазония растворяют в 20 *мл* водного 10%-ного раствора карбоната натрия либо готовят 0,5%-ный

раствор в 50%-ном спирте. Пятна в этом случае появляются в парах аммиака.

3. Опрыскивание тетразолиевым бензидином. Готовят раствор *а*: 5 *г* бензидина растворяют в 14 *мл* концентрированной HCl и доводят водой до 1 *л*; раствор *б*: водный 10%-ный раствор нитрита натрия; перед опрыскиванием смешивают равные объемы растворов *а* и *б*. После обработки пластинки высушивают при 105° С в течение нескольких минут, пока не станут отчетливо видны пятна фенолов.

4. Опрыскивание хроматограмм 0,5%-ным водным раствором прочного синего *В* и 0,1-н. NaOH.

5. Опрыскивание пластинок 0,1%-ным раствором прочного синего *ВВ* в метаноле и нагревание при 80—100° С.

6. Фенолы, которые восстанавливают Fe^{+++} до Fe^{++}, окрашиваются при опрыскивании хроматограмм 5—10%-ным раствором $FeCl_3$ и 5%-ным раствором феррицианида калия. Получаются ярко-синие пятна.

7. При опрыскивании 0,1-н. $KMnO_4$ в растворе соды получаются желтые пятна на красновато-коричневом фоне.

8. Аммиачный раствор нитрата серебра. Бумагу опрыскивают смесью равных частей 0,1-н. $AgNO_3$ и 5-н. NH_4OH с двумя частями 2-н. NaOH. После опрыскивания хроматограмму выдерживают на паровой бане, фиксируют свежеприготовленным 10—15%-ным раствором гипосульфита Na и промывают в дистиллированной воде. Хроматограммы очень хорошо сохраняются, но этот реактив проявляет не только фенолы, но любые восстанавливающие вещества.

9. 2%-ная фосфорно-молибденовая кислота. После опрыскивания бумагу помещают в пары аммиака.

10. Реактив Ру. 2 *г* сахарозы растворяют в 10 *мл* конц. HCl и 90 *мл* абсолютного этанола. После опрыскивания хроматограммы 40—60 *сек* нагревают до 85—95° С.

11. 0,4%-ный раствор 2,4-динитрофенилгидразина в 2-н. HCl.

12. Многие фенолы при опрыскивании 1%-ным спиртовым раствором хлористого алюминия и краткого нагревания до 100° С дают фиолетовое и желто-оранжевое окрашивание пятен.

13. Фенольные пигменты хорошо видны благодаря собственной окраске пятен на хроматограммах, которую можно усилить, помещая хроматограмму в пары аммиака.

14. Реактив Бенедикта. При подогревании растворяют 173 *г* лимоннокислого натрия и 117 *г* кристаллического карбоната натрия в 700 *мл* воды и фильтруют. 17,3 *г* кристаллической сернокислой меди растворяют в 100 *мл* воды и вливают в первый раствор. После охлаждения объем доводят до 1 *л*. С помощью этого реактива обнаруживают соединения, содержащие орто-диокси группы, а также фенолы с одной гидроксильной группой.

15. Ванилиновый реактив. Готовят 1%-ный раствор ванилина в концентрированной HCl. Он дает характерное красное окрашивание с фенольными соединениями, содержащими свободную OH-группу в мета-положении.

16. 1—2%-ный раствор хлорного железа ($FeCl_3$) в спирте.

17. Диазотированный *п*-нитроанилин. 25 *мл* свежеприготовленного охлажденного 5%-ного раствора $NaNO_2$ смешивают при температуре 0° С с раствором *п*-нитроанилина, который готовят так: 6,5 *г п*-нитроанилина растворяют в 6,5 *мл* 12-н. HCl и доливают водой до 100 *мл*. После легкого опрыскивания этим раствором хроматограммы опрыскивают 5%-ным Na_2CO_3.

Спектры поглощения в ультрафиолетовой области являются хорошей характеристикой фенольных соединений. Они могут быть использованы для установления различий между отдельными группами фенолов, определения числа и пополнения гидроксильных групп и для идентификации (при наличии стандартов). Спектры обычно снимают в спиртовом растворе.

Одной из качественных реакций, которая широко используется при обнаружении и идентификации фенолов, является свечение в ультрафиолетовом свете. Свечение можно усилить или изменить обработкой хроматограмм парами аммиака и растворами $AlCl_3$ и NaOH. Например, флавонол-3-гликозиды проявляются в ультрафиолетовом свете в виде коричневых пятен, а после обработки их аммиаком наблюдается яркое зеленовато-желтое свечение. Агликонам этих гликозидов свойственна зеленовато-желтая флуоресценция, которая усиливается после обработки парами аммиака. Такая реакция дает возможность отличить агликоны от гликозидов.

Пятна хлорогеновой кислоты на хроматограммах при дневном свете не заметны, а в ультрафиолетовом свете их обнаруживают по голубому свечению. После обработки парами аммиака хлорогеновая кислота проявляется на хроматограммах при дневном свете в виде ярко-желтых пятен, которые в ультрафиолетовом свете дают яркую желто-зеленую флуоресценцию.

Дубильные вещества (танниды)

Дубильные вещества представляют собой довольно неоднородную группу веществ, широко распространенных в растительном мире. Они отличаются терпким вкусом и осаждают белки. Цветные реакции с железными солями в нейтральной среде и окисление в щелочной среде до коричневых слаборастворимых веществ свидетельствуют об их полифенольной природе. Дубильные вещества часто обладают бактерицидными свойствами, участвуют в регулировании роста и создании иммунитета у растений.

Содержание дубильных веществ в растениях

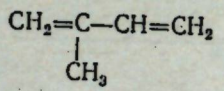
Растение	Часть растения, используемая в промышленности	Содержание дубильных веществ, % на сухое вещество
Дуб (*Quercus* sp.)	Кора	8—12
	Древесина	5—6
Ель (*Picea* sp.)	Кора	7—12
Ива (*Salix* sp.)	»	7—15
Лиственница (*Larix* sp.)	»	10—15
Сосна (*Pinus* sp.)	»	7—11
Сумах дубильный (*Rhus coryaria* L.)	Листья	18—30
Скумпия обыкновенная (*Cotinus coggygria* Scop.)	»	16—32
Бадан толстолистный (*Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch.)	Листья	15—30
	Корневища	20—30

Продолжение

Растение	Часть растения, используемая в промышленности	Содержание дубильных веществ, % на сухое вещество
Кермек (*Statice* L.)	Корни	12—17
Чухра (*Rheum* sp.)	»	14—16
Таран (горец) дубильный (*Polygonum coriarium* Grig.)	Корни Листья Семена	13—27 9—11 5—6
Щавель тянь-шаньский (*Rumex*)	Корни Листья	16—18 до 7
Горец забайкальский (*Polygonum divaricatum*)	Корни	18—20

Терпены

Терпены и их производные относятся к группе веществ растительного происхождения, которые называются изопреноидами. Общим признаком этих соединений является то, что они происходят от пятиуглеродного соединения — изопрена (метилбутадиена). Строение молекулы изопрена:



В группу терпенов входят различные эфирные масла, каротиноиды, смолы и каучук. Во всех этих веществах углеродный скелет молекулы состоит из двух или более изопреновых единиц, объединенных либо в открытые цепи, либо в замкнутую систему, содержащую одно или несколько колец.

Эфирные масла и смолы находятся в определенных секреторных клетках или вместилищах некоторых семейств растений, например, в смоляных ходах хвойных, в железистых клетках и железках некоторых покрытосеменных (губоцветных, рутовых, зонтичных, миртовых и др.). По растворимости в органических жидкостях и окраске суданом III они подобны жирам, но в отличие от них перегоняются с водяным паром и не оставляют жирных пятен на бумаге.

Кроме ненасыщенных терпенов, в природе встречаются продукты их восстановления и окисления.

Терпены делят на несколько классов в зависимости от числа остатков изопрена, входящих в их молекулы.

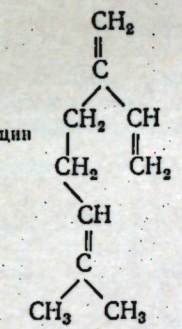
Классификация терпенов

Название	Формула	Где встречаются	Кислородсодержащие производные
Изопрен	C_5H_8	В природе не встречается	Изовалериановый альдегид
Монотерпены	$C_{10}H_{16}$	В эфирных маслах растений	Монотерпеновые спирты, альдегиды и кетоны
Сесквитерпены	$C_{15}H_{24}$	В эфирных маслах и смолах	Спирты и кетоны
Дитерпены	$C_{20}H_{32}$	То же	Фитол, витамин А
Тритерпены	$C_{30}H_{48}$	В смолах и млечном соке	Спирты тритерпенов
Тетратерпены	$C_{40}H_{64}$	В плодах и листьях	Ксантофиллы
Политерпены	$(C_5H_8)_n$	В каучуке, гуттаперче	—

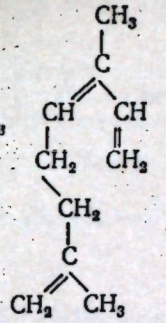
МОНОТЕРПЕНЫ ($C_{10}H_{16}$)

В растениях обнаружены следующие монотерпены:

Мирцин

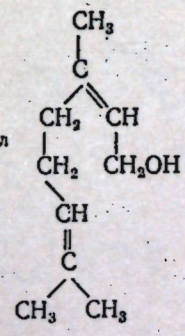


Оцимин

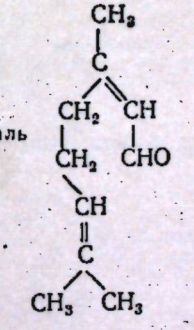


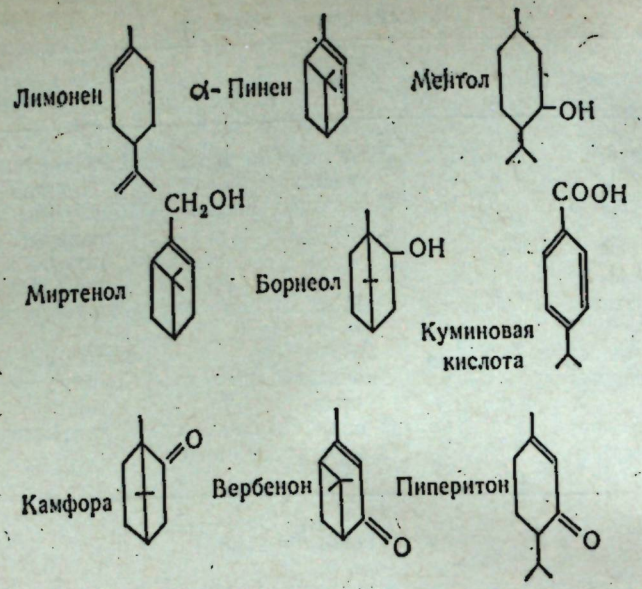
Производные монотерпенов — альдегиды встречаются в составе многих эфирных масел:

Цитронелол



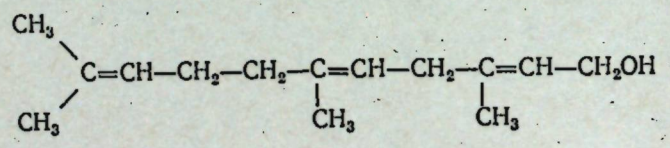
Цитраль



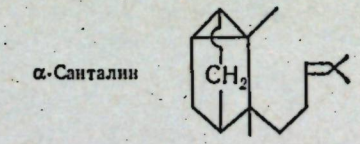


СЕСКВИТЕРПЕНЫ

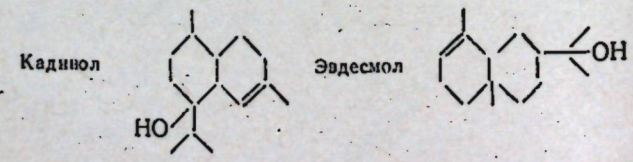
Эти вещества встречаются в виде эфирных масел, имеют много восстановленных и окисленных форм. В розовом масле и маслах цитрусовых плодов обнаружен алифатический сесквитерпен — спирт фарнезол:



В сандаловом дереве обнаружен:

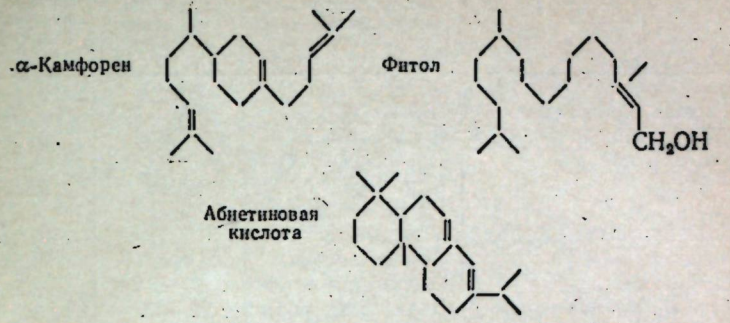


В эвкалиптовом масле найдены:



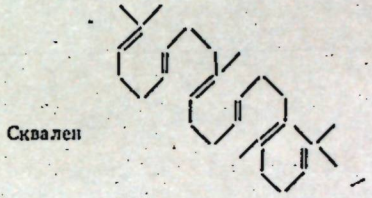
ДИТЕРПЕНЫ

Дитерпены имеют сравнительно немного представителей в природе

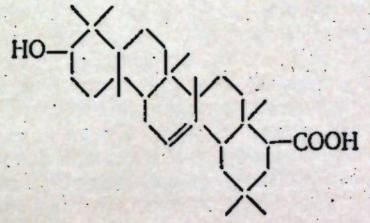


ТРИТЕРПЕНЫ

Тритерпены встречаются в природе еще реже, чем дитерпены. Обнаружены в эфирах высших растений:



Олеанолевая кислота входит в состав ряда гликозидов:



Содержание каучука и смол в каучуконосных растениях

Растение	Ткань, содержащая каучук	Каучук, % на сухое вещество	Смолы, % на сухое вещество
Ваточник сирийский (*Asclepias syriaca* L.)	Листья Стебли	3,8 0,24	10,0 1,5

Продолжение

Растение	Ткань, содержащая каучук	Каучук, % на сухое вещество	Смолы, % на сухое вещество
Гваюла серебристая (*Parthenium argentatum* A. Gr.)	Листья	0,21	5,76
	Кора стеблей	8,5	16,26
	Древесина стеблей	2,93	8,52
	Кора корней	13,13	19,87
	Древесина корней	0,61	4,32
Золотарник (*Solidago* sp.)	Молодые листья	2,51	10,94
	Старые листья	4,12	9,52
Кок-сагыз (*Taraxacum kok-saghys* Rod.)	Однолетние корни	7—9	3,0
	Двухлетние корни	12—15	3,7
	Листья	1—3	—
Крым-сагыз (*Taraxacum krym-saghys*)	Однолетние корни	2—3	7—8
	Двухлетние корни	5—7	4—5
	Листья	0,5	—
Тау-сагыз (*Scorzonera tau-sagyz* Lipsch. et Bosse.)	Однолетние корни	7—10	1—3
	Многолетние корни	15—25	2—6
	Листья	1—2	2—5

Каротиноиды

Каротиноиды — растворимые в жирах пигменты, окрашенные в желтый или оранжевый цвет. Группа каротиноидов включает в себя 65—70 природных пигментов; содержание этих пигментов в листьях растений составляет примерно 0,07—0,2% при расчете на сухое вещество листьев. В акте фотосинтеза они, по-видимому, не участвуют, но являются непременными спутниками хлорофилла в фотосинтетических единицах и выполняют по крайней мере две функции. Благодаря своим оптическим свойствам (желтый и оранжевый цвет) они поглощают коротковолновую синюю радиацию и передают ее энергию хлорофиллу, повышая тем самым коэффициент использования света. Кроме того, они защищают хлорофилл от окисления вновь образующимся при фотосинтезе кислородом и участвуют в переносе кислорода в процессе фотосинтеза. Комплекс реакций переноса кислорода осуществляется в так называемом виолаксантиновом цикле — индуцированных светом превращениях ксантофиллов.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ КАРОТИНОИДОВ В ВОДОРОСЛЯХ

β-Каротин содержится у представителей всех типов водорослей, а такие виды, как дуналиелла солевая (*Dunaliella salina*), обитающая в соленых озерах Крыма и Сиваша, является источником промышленного получения β-каротина. α-Каротин встречается у *Chlorophyceae* и *Rhodophyceae*, ε-*каротин* — у *Bacillariophyceae* и *Cyanophyceae*, а γ-каротин — только у *Chlorophyceae*. Флавацин обнаруживается у синезеленых водорослей.

Из ксантофиллов наиболее распространен лютеин, найденный у всех типов растений, кроме *Dinophyceae* и *Cryptophyceae*. Виолаксантин есть у *Chlorophyceae*, *Xanthophyceae*, *Phaeophyceae* и, возможно, у *Rhodophyceae*, фукоксантин — у *Bacillariophyceae*, *Chrysophyceae* и *Phaeophyceae*; неоксантин — у *Chlorophyceae*, *Xanthophyceae* и *Euglenineae*. Другие ксантофиллы специфичны и встречаются главным образом у представителей только одного какого-либо типа. Так, *Cyanophyceae* содержат эхиненон, миксоксантофилл и осциллаксантин, *Cryptophyceae* — зеаксантин, который, правда, в следовых количествах встречается и у эвгленовых. *Dinophyceae* имеют диноксантин, перидинин и диадиноксантин, который встречается также и у *Bacillariophyceae*.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ КАРОТИНОИДНЫХ ПИГМЕНТОВ И ХЛОРОФИЛЛА

Проба на хлорофилл. Ткань обрабатывается насыщенным КОН, причем хлорофилл немедленно приобретает желто-бурый цвет, а через 15—30 *мин* снова становится зеленым. Повторное позеленение можно ускорить нагреванием или добавлением воды. Проба удается на живых, недавно убитых тканях, а также на высушенных образцах, длительное время хранящихся в гербарии.

Реакции на каротиноиды. Образец в течение нескольких дней хранится в темноте в спиртовом растворе КОН (20 *г* щелочи на 80 *мл* 40%-ного этанола). При этом извлекается хлорофилл. Затем образец тщательно промывают водой и помещают в глицерин. Образуются оранжево-желтые до буро-красных с перламутровым отливом кристаллы. Если же в препарате много капель масла, каротиноиды переходят в эти капли. Вместо глицерина можно добавить каплю концентрированной H_2SO_4. Появляются темно-синие кристаллы. Измельченные свежие образцы можно помещать на два дня в 1—10%-ные водные растворы винной, щавелевой или соляной кислот либо в 1%-ный раствор хромовой или 1—2%-ный раствор плавиковой кислоты. После продолжительного промывания водой возникают красно-лиловые, красноватые и бурые кристаллы каротина, а также желто-красные маслообразные массы ксантофилла.

ХРОМАТОГРАФИЯ ИЗОПРЕНОИДНЫХ ПИГМЕНТОВ

Изопреноидные пигменты извлекают из растений ацетоном, бензолом, петролейным эфиром и другими органическими растворителями и разделяют на хроматограммах различного типа.

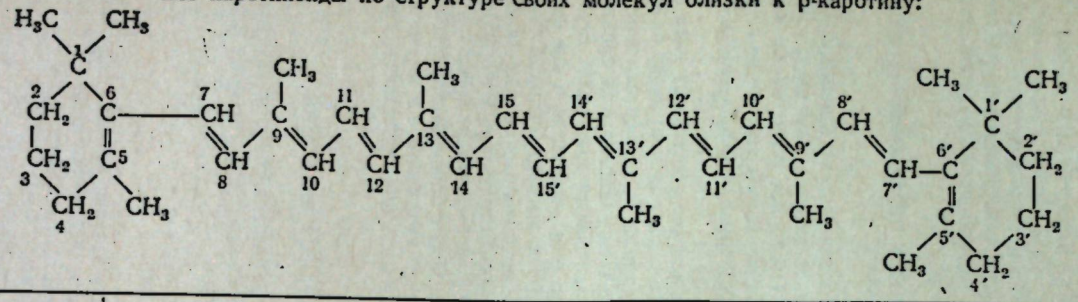
Растворители

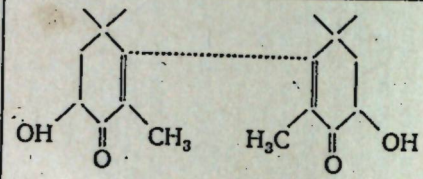
Применяют чистые вещества: ацетон, бензин, бензол, петролейный эфир, метанол, монохлорбензол, толуол, четыреххлористый углерод, ароматические углеводороды и смеси следующего состава:

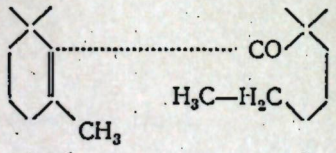
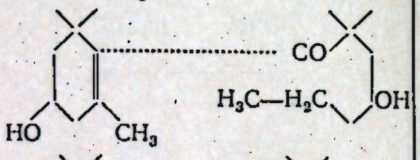
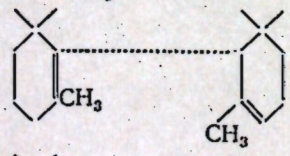
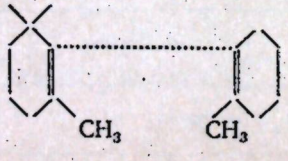
1. Бензин/петролейный эфир/ацетон (20 : 5 : 4).
2. Бензин/петролейный эфир/ацетон/метанол (40 : 10 : 4 : 1).
3. Петролейный эфир + 1% *н*-пропанола.
4. Петролейный эфир + 25% хлороформа, промытого водой и высушенного с помощью $CaCl_2$.
5. Толуол/95%-ный этанол (20 : 0,1).

Каротиноиды

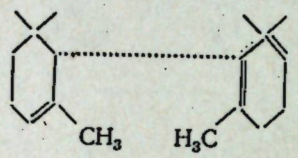
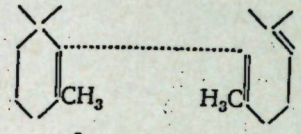
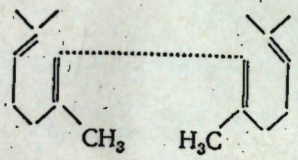
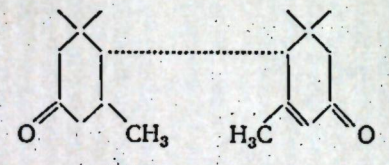
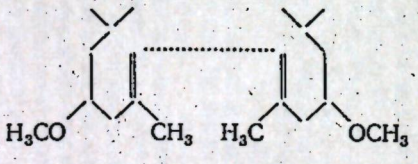
Все каротиноиды по структуре своих молекул близки к β-каротину:



Название (синоним)	Формулы		Молекулярный вес	Температура плавления, °С	Нахождение
	структурная	суммарная			
Астаксантин		$C_{40}H_{52}O_4$	596,9	215	В некоторых зеленых водорослях. Характерный каротиноид многих животных тканей, особенно для паукообразных
Ауроксантин	5,8,5′,8′-Диэпоксизеаксантин	$C_{40}H_{56}O_4$	600,9	203	В цветках фиалки трехцветной
Виолаксантин	5,6,5′,6′-Диэпоксизеаксантин	$C_{40}H_{56}O_4$	600,9	200	В цветках фиалки трехцветной и во многих других

Гелениен	Лютеин дипальмитат	$C_{72}H_{116}O_4$	1045,7	92	В цветках многих растений, например, в *Helenium autumnale*
Зеаксантин	3,3-Дигидрокси-β-каротин	$C_{40}H_{56}O_2$	568,9	215,5	В плодах, семенах, некоторых цветках. Следовые количества в листьях
Капсантин		$C_{40}H_{58}O_3$	586,9	175	В спелых плодах красного перца
Капсорубин		$C_{40}H_{60}O_4$	604,9	201	В плодах красного перца
α-Каротин		$C_{40}H_{56}$	536,9	187,8	В листьях и корнях моркови; часто в других растениях
β-Каротин (провитамин А)		$C_{40}H_{56}$	536,9	183,0	Основной каротиноид зеленых растений и бурых водорослей. Широко распространен в растениях и животных

Продолжение

Название (синоним)	Формулы: структурная	Формулы: суммарная	Молекулярный вес	Температура плавления, °С	Нахождение
δ-Каротин		$C_{40}H_{56}$	536,9	140,5	В плодах томатов
γ-Каротин		$C_{40}H_{56}$	536,9	131,0	В листьях можжевельника виргинского, инфицированных грибным заболеванием
β-Криптоксантин	3-Гидрокси-β-каротин	$C_{40}H_{56}O$	552,9	169	В семенах кукурузы, плодах физалиса, в небольших количествах в других плодах, зеленых листьях, реже цветках
Ликопин		$C_{40}H_{56}$	536,9	175	Основной пигмент плодов томатов, шиповников и др.
Лютеин (лютеол, ксантофим)	3,3′-Дигидрокси-α-каротин	$C_{40}H_{56}O_2$	568,9	193	Основной каротиноид в зеленых тканях растений. Широко распространен в плодах, листьях, цветках
Мутатохром (цитроксантин)	β-Каротин-5,8-эпоксид	$C_{40}H_{56}O$	552,9	163	В корне апельсина и многих фруктов
Родоксантин		$C_{40}H_{50}O_2$	562,8	219	В плодах тисса ягодного; листьях многих голосеменных растений
Спириллоксантин (родовиоласцин)		$C_{42}H_{60}O_2$	596,9	218	Основной каротиноид красных и пурпурных фотосинтезирующих бактерий. В некоторых грибах
Флавоксантин	5,8-эпоксилютеин	$C_{40}H_{56}O_3$	584,9	184	В цветках лютика едкого, одуванчика и др. В малых количествах в зеленых тканях и плодах
Фукоксантин	5,5′-Дигидроксикапсорубин	$C_{40}H_{56}O_6$	632,9	166	Характерный для Phaeophyceae, Chrysophyceae и диатомей каротиноид

Хлорофилл и каротиноидные пигменты обнаруживают по их характерной окраске без специального проявления.

Для тонкослойной хроматографии каротиноидов используют реактивы ч. д. а. $CaCO_3$, MgO или $Ca(OH)_2$, высушенные до постоянного веса, растертые в ступке и просеянные через сито 0,12 *мм* (150 меш.). Берут их смесь в соотношении (по весу) 30 : 6 : 5; 7—8 *г* смеси размешивают с 7—12,5 *мл* 2,5%-ного раствора КОН и наносят на пластинки. Пластинки сушат на воздухе и активируют при 110° С.

Для разделения применяют смеси:

1. Бензин/ацетон/хлороформ (50 : 50 : 40).
2. Бензин/ацетон/бензол (50 : 50 : 30).
3. Бензин/хлороформ/(1[illegible] 3).
4. Бензин/бензол/ацетон (100 : 10 : 1).

Оптимальная температура для хроматографирования устанавливается в пределах 5—8° С для того, чтобы воспрепятствовать сильному испарению растворителей и обеспечить насыщение камеры. Для элюции пигментов используют ацетон или смесь ацетона со спиртом (3 : 1).

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЭФИРНЫХ МАСЕЛ

Эфирные масла можно отличить от жирных следующим образом. Срезы растений помещают на проволочной сетке на 15 *мин* в пары над кипящей водяной баней. При этом эфирные масла улетучиваются, а жирные остаются, что обнаруживают, окрашивая срез суданом III в глицерине.

Отделить эфирные масла для количественного и качественного определения можно путем перегонки их с водяным паром. Для этого 10—15 *г* измельченных сухих тканей или 50 *г* тонко нарезанных свежих тканей кипятят в колбе Коха с 300 *мл* воды до тех пор, пока не перегонится примерно половина всей жидкости, которую улавливают с помощью наклонного холодильника. Дистиллят смешивают в делительной воронке с $^1/_3$ по весу NaCl. Эфирные масла всплывают. Для лучшего отделения можно добавить, взбалтывая, 25 *г* пентана и затем выпарить его в открытой чашке.

Наилучшим методом для идентификации и количественного определения отдельных терпенов является газовая хроматография на специальных установках.

Для микрохимического обнаружения эфирных масел применяют реактив Шиффа. В колбу с отводной трубкой помещают сульфит натрия и серную кислоту. Выделяющийся при этом сернистый газ пропускают до насыщения через 70 *мл* воды. Затем добавляют 10 *мл* 0,1%-ного основного фуксина, который при этом обесцвечивается. Раствор следует хранить в темной склянке; появление окраски свидетельствует о его непригодности. На свежих срезах с каплей реактива под покровным стеклом капельки эфирных масел краснеют через 10—15 *мин*.

РАЗДЕЛ VI

БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫЕ ВЕЩЕСТВА РАСТЕНИЙ

В жизнедеятельности протоплазмы исключительно важную роль играют разнообразные биологически активные вещества — ферменты, витамины, ростовые регуляторы, антибиотики, фитонциды. Химическая природа их весьма различна, и нередко одно и то же соединение числится в разных группах биологически активных веществ. Многие из этих веществ, особенно при экзогенном влиянии, действуют неспецифически, выступая как ингибиторы в более высоких концентрациях и как стимуляторы жизненных процессов — при низких концентрациях.

Классификация этих веществ строится не на химических принципах, а на основе их биологического действия и важности для растительного или животного организма. Науки о биологически активных веществах — энзимология, эндокринология (фитоэндокринология по Н. Г. Холодному) находятся на стадии бурного развития. Количество принципиальных открытий растет с каждым годом, и в то же время имеющихся фактов еще недостаточно для создания всеобъемлющих универсальных теорий. Только для группы ферментов разработана единая классификация; для остальных групп биологически активных соединений существует исторически сложившаяся, нередко запутанная и ошибочная терминология. Так, например, термин витамин (жизненный амин) совсем не подходит к большинству соединений, входящих в эту группу. Термин фитонцид образован из двух корней: греческого (*фитон* — растение) и латинского (*цидо* — убиваю), что противоречит принципу составления научных терминов. Необходимо учитывать это временное несовершенство биологической номенклатуры и иметь в виду, что не споры о терминах, а дальнейшие исследования приведут к разрешению противоречий.

Ниже приводятся краткие сведения о важнейших биологически активных соединениях растений. Они размещены в порядке повышения тех уровней организации живой материи, на которых они осуществляют свои функции. Так, ферменты и витамины участвуют в биохимических процессах на уровне макромолекул и клеточных органелл. Ростовые вещества и ингибиторы, действие которых проявляется на молекулярном уровне, координируют физиологические процессы между органами и тканями, обеспечивая существование растения как единого целостного организма. Антибиотики, фитонциды, колины относятся к веществам регулирующим взаимодействие между организмами на фитоценотическом уровне. Из этого сопоставления ясно, что одно и то же вещество может выполнять важные биологические функции на всех трех уровнях и относиться к витаминам, ростовым веществам и антибиотикам.

Ферменты

Органические катализаторы процессов, составляющих обмен веществ, называются *ферментами*. Эти вещества образуются в растительной, животной или бактериальной клетке и отличаются специфичностью, оказывая влияние на течение реакции совершенно определенного типа.

Ферменты играют исключительно важную роль в обмене веществ в живой клетке, поскольку практически все биохимические реакции регулируются ферментами или их целыми сопряженными системами. Сущность действия ферментов заключается в ускорении или создании возможности прохождения реакций гидролиза, наращивания или расщепления углеродного скелета, возникновения эфирной связи и т. д. При этом фермент выступает либо как носитель частицы субстрата, либо как переносчик электрона и т. д. Некоторые ферменты обладают двойным действием: в зависимости от условий они производят, например, синтез или гидролиз соответствующих веществ в реакции, имеющей обратимый характер. Но гораздо чаще в растениях существуют системы ферментов противоположного действия, локализованные на различных клеточных структурах и вступающие в действие в нужный момент.

Наличие сопряженных систем ферментов, шаг за шагом осуществляющих сложнейшие биосинтезы, обеспечивает весьма экономное и рациональное создание всех необходимых для растения веществ. Благодаря тому, что в растениях имеются ферментные системы противоположного действия, растения могут вновь разложить и использовать освобожденную при этом энергию и осколки многих сложных соединений. Наличие противоположно действующих ферментных систем обеспечивает энзиматическую регуляцию жизненных процессов в растениях.

Обычно фермент представляет собой белок, связанный с активной простетической группой, которая без белка неактивна или имеет во много раз меньшую активность. Таким образом, белок является важнейшей составной частью каждого фермента. Многие белки в той или иной степени обладают ферментативной активностью; это служит подтверждением существующего выражения «каждый фермент — белок, каждый белок — фермент».

Простетическая группа (кофермент) может быть представлена атомом металла с переменной валентностью (например, железа, меди и т. д.) или молекулярной группировкой небелковой природы (например, витамином).

В связи с белковой природой ферментов всякие воздействия, денатурирующие белок, например сильное нагревание, обезвоживание, действие солей тяжелых металлов и пр., вызывают инактивацию ферментов. Этим свойством пользуются в тех случаях, когда необходимо прекратить деятельность ферментов в исследуемом образце. Но чаще в физиологии и биохимии применяют воздействие на простетическую группу определенного фермента, причем белок, а также все другие ферменты, кроме изучаемого, остаются незатронутыми. Найдено значительное число веществ — специфических ингибиторов ферментативных реакций. Используя такой ингибитор и подавляя с его помощью ту или иную реакцию, судят об участии реакции в том или ином физиологическом процессе.

Определение активности фермента состоит в том, что гомогенату из ткани предоставляется дополнительно субстрат данного фермента.

Например, для определения активности каталазы, которая катализирует распад перекисей с образованием кислорода, вводят в гомогенат перекись водорода. Активность фермента определяют по скорости разрушения субстрата (уменьшению количества H_2O_2) или по скорости образования концевого продукта реакции (накоплению O_2).

В качестве единицы активности фермента принята величина, характеризующая то количество, которое может катализировать превращение 1 *мк-моль* или 1 *мк-экв* субстрата в 1 *мин*. Поскольку действие фермента зависит от температуры, активность его выражается в единицах, рассчитанных для 25° С. *Молекулярной активностью* фермента называют число молекул субстрата, превращающихся в продукт реакции в течение 1 *мин* под влиянием 1 молекулы фермента. В микроскопических исследованиях активность ферментов определяют по изменению интенсивности окраски, для чего срез пропитывают раствором, который под влиянием фермента изменяет свой цвет или образует окрашенные осадки. Определение активности ферментов в растертых тканях является вынужденным приемом и, конечно, не всегда отражает действительную активность ферментов в тканях. Чтобы избежать этого, применяют определение активности ферментов в отдельных субклеточных единицах — митохондриях, пластидах, рибосомах и т. д., полученных методом дифференцированного центрифугирования.

Изучение ферментов животных и растений проводится многие десятилетия. В связи с тем, что в результате различных методических подходов, исторически сложившихся традиций накопилось много дублирующих и противоречивых синонимов и это затрудняло взаимное понимание ученых разных стран, Международная комиссия разработала в 1961 году единую номенклатуру ферментов. Но и до сих пор в научной литературе и учебниках все еще используются традиционные, старые наименования ферментов.

К настоящему времени открыто и изучено свыше тысячи ферментов. Дальнейшее развитие биохимии и молекулярной биологии значительно расширит это число.

КЛАССИФИКАЦИЯ И НОМЕНКЛАТУРА РЕАКЦИЙ, КАТАЛИЗИРУЕМЫХ ФЕРМЕНТАМИ

Комиссия по ферментам Международного биохимического союза утвердила систематическую классификацию и номенклатуру реакций, катализируемых ферментами. Согласно этой классификации ферменты подразделяются на шесть главных классов:

1. Оксидоредуктазы — ферменты, катализирующие окислительно-восстановительные реакции.
2. Трансферазы — ферменты, катализирующие реакции переноса групп.
3. Гидролазы — ферменты, катализирующие реакции гидролиза.
4. Лиазы — ферменты, катализирующие присоединение групп к двойным связям или, наоборот, отщепление групп с образованием двойной связи.
5. Изомеразы — ферменты, катализирующие реакции изомеризации.
6. Лигазы (синтетазы) — ферменты, катализирующие реакции конденсации двух молекул, сопряженные с расщеплением пирофосфатной связи в молекуле АТФ или аналогичного трифосфата.

Классификация ферментов

Номер (шифр)	Систематическое название	Тривиальное (рабочее) название	Реакция
	1. Оксидоредуктазы		
	1.1. Действуют на CH—OH группу доноров		
	1.1.1. Акцептором служит НАД или НАДФ		
1.1.1.1	Алкоголь : НАД — оксидоредуктаза	Алкогольдегидрогеназа	Алкоголь + НАД = Альдегид или кетон + НАД · H_2
1.1.1.2	Алкоголь : НАДФ — оксидоредуктаза	Алкогольдегидрогеназа	Алкоголь + НАДФ = Альдегид + НАДФ · H_2
1.1.1.6	Глицерол : НАД — оксидоредуктаза	Глицеролдегидрогеназа	Глицерол + НАД = Диоксиацетон + НАД · H_2
1.1.1.8	*L*-Глицерол-3-фосфат : НАД — оксидоредуктаза	Глицерофосфатдегидрогеназа	*L*-Глицерол-3-фосфат + + НАД = Диоксиацетонфосфат + НАД · H_2
1.1.1.22	УДФглюкоза : НАД — оксидоредуктаза	УДФглюкозадегидрогеназа	УДФглюкоза + 2НАД + + H_2O = УДФглюкуронат + НАД · H_2
1.1.1.25	Шикимат : НАДФ — оксидоредуктаза	Шикиматдегидрогеназа	Шикимат + НАДФ = 5-Дегидрошикимат + + НАДФ · H_2
1.1.1.26	Гликолат : НАД — оксидоредуктаза	Глиоксилатредуктаза	Гликолат + НАД = Глиоксилат + НАД · H_2
1.1.1.29	*D*-Глицерат : НАД — оксидоредуктаза	Глицератдегидрогеназа	*D*-Глицерат + НАД = Оксипируват + НАД · H_2
1.1.1.37	*L*-Малат : НАД — оксидоредуктаза	Малатдегидрогеназа	*L*-Малат + НАД = Оксалоацетат + НАД · H_2
1.1.1.38	*L*-Малат : НАД — оксидоредуктаза (декарбоксилирующая)	Малатдегидрогеназа (декарбоксилирующая)	*L*-Малат + НАД = Пируват + CO_2 + НАД · H_2
1.1.1.39	*L*-Малат : НАД — оксидоредуктаза (декарбоксилирующая)	Малатдегидрогеназа (декарбоксилирующая)	*L*-Малат + НАД = Пируват + CO_2 + НАД · H_2
1.1.1.40	*L*-Малат : НАДФ — оксидоредуктаза (декарбоксилирующая)	Малатдегидрогеназа (декарбоксилирующая)	*L*-Малат + НАД = Пируват + CO_2 + НАДФ · H_2
1.1.1.41	L_s-Изоцитрат : НАД — оксидоредуктаза (декарбоксилирующая)	Изоцитратдегидрогеназа	L_s-Изоцитрат + НАД = 2-Оксоглутарат + CO_2 + + НАД · H_2
1.1.1.42	L_s-Изоцитрат : НАДФ — оксидоредуктаза (декарбоксилирующая)	Изоцитратдегидрогеназа	L_s-Изоцитрат + НАДФ = 2-Оксоглутарат + CO_2 + + НАДФ · H_2
1.1.1.43	6-Фосфо-*D*-глюконат : НАД — оксидоредуктаза	Фосфоглюконатдегидрогеназа	6-Фосфо-*D*-глюконат + + НАД = 6-Фосфо-2-оксо-*D*-глюконат + + НАД · H_2
1.1.1.44	6-Фосфо-*D*-глюконат : НАДФ — оксидоредуктаза (декарбоксилирующая)	6-Фосфоглюконатдегидрогеназа (декарбоксилирующая)	6-Фосфо-*D*-глюконат + + НАДФ = *D*-Рибулозо-5-фосфат + CO_2 + + НАДФ · H_2
1.1.1.47	β-*D*-Глюкоза : НАД(Ф) — оксидоредуктаза	Глюкозодегидрогеназа	β-*D*-Глюкоза + НАД(Ф) = *D*-Глюконо-δ-лактон + + НАД (Ф) · H_2
1.1.1.49	*D*-Глюкозо-6-фосфат : НАДФ—оксидоредуктаза	Глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа	*D*-Глюкозо-6-фосфат + + НАДФ-*D*-Глюконо-δ-лактон-6-фосфат + + НАДФ · H_2
	1.1.2. Акцептором служит цитохром		
1.1.2.1	*L*-Глицерол-3-фосфат : цитохром-*c* — оксидоредуктаза	Глицерофосфатдегидрогеназа	*L*-Глицерол-3-фосфат + Феррицитохром *c* = Диоксиацетонфосфат + Феррицитохром *c*

Продолжение

Номер (шифр)	Систематическое название	Тривиальное (рабочее) название	Реакция
	1.1.3. Акцептором служит O_2		
1.1.3.1	Гликолат : O_2 — оксидоредуктаза	Гликолатоксидаза	Гликолат + O_2 = Глиоксилат + H_2O_2
1.1.3.3	*L*-Малат : O_2 — оксидоредуктаза	Малатоксидаза	*L*-Малат + O_2 = Оксалоацетат + H_2O_2(?)
1.1.3.4	β-*D*-Глюкоза : O_2 — оксидоредуктаза	Глюкозооксидаза	β-*D*-Глюкоза + O_2 = *D*-Глюкозо-δ-лактон + H_2O_2
1.1.3.5	*D*-Гексоза : O_2 — оксидоредуктаза	Гексозооксидаза	β-*D*-Глюкоза + O_2 = Глюкозо-δ-лактон + H_2O_2
	1.2. Действуют на альдегидную или кетонную группу доноров		
	1.2.1. Акцептором служит НАД или НАДФ		
1.2.1.9	*D*-Глицеральдегид-3-фосфат : НАДФ — оксидоредуктаза	Глицеральдегидфосфат — дегидрогеназа, триозофосфатдегидрогеназа	*D*-Глицеральдегид-3-фосфат + НАДФ + H_2O = =*D*-3-Фосфоглицерат + + НАДФ · H_2
1.2.1.13	*D*-Глицеральдегид-3-фосфат : НАДФ—оксидоредуктаза (фосфорилирующая)	Глицеральдегидфосфатдегидрогеназа; триозофосфатдегидрогеназа	*D*-Глицеральдегид-3-фосфат + Фосфат + + НАДФ = *D*-1,3-Дифосфоглицериновая кислота + НАДФ · H_2
	1.2.2. Акцептором служит цитохром		
1.2.2.2	Пируват : цитохром — оксидоредуктаза	Пируватдегидрогеназа	Пируват + Феррицитохром = Ацетат + Ферроцитохром + CO_2
	1.2.3. Акцептором служит		
1.2.3.1	Альдегид : O_2 — оксидоредуктаза	Альдегидоксидаза	Альдегид + H_2O + O_2 = = Кислота + H_2O_2
1.2.3.4	Оксалат : O_2 — оксидоредуктаза	Оксалатоксидаза	Оксалат + O_2 = $2CO_2$ + + H_2O_2
	1.2.4. Акцептором служит липоат		
1.2.4.1	Пируват : липоат — оксидоредуктаза (ацетилирующая акцептор)	Пируватдегидрогеназа	Пируват + Окисленный липоат = 6-*S*-Ацетилгидролипоат + CO_2
	1.3. Действуют на CH—CH группу доноров		
	1.3.1. Акцептором служит НАД или НАДФ		
	1.3.2 Акцептором служит цитохром		
1.3.2.2	Ацил-КоА : цитохром-*c* — оксидоредуктаза	Ацил-КоА-дегидрогеназа	Ацил-КоА + Феррицитохром *c* = 2,3-Дегидроацил-КоА + Ферроцитохром *c*
	1.3.3. Акцептором служит O_2		
	1.3.99. Акцептором служат другие вещества		
1.3.99.1	Сукцинат : (акцептор) — оксидоредуктаза	Сукцинатдегидрогеназа	Сукцинат + Акцептор = = Фумарат + Восстановленный акцептор
	1.4. Действуют на CH—NH_2 группу доноров		
	1.4.1. Акцептором служит НАД или НАДФ		
	1.4.3. Акцептором служит O_2		
1.4.3.1	*D*-аспартат : O_2-оксидоредуктаза (дезаминирующая)	*D*-Аспартатоксидаза	*D*-Аспартат + H_2O + O_2 = = Оксалоацетат + NH_3 + + H_2O_2

Продолжение

Номер (шифр)	Систематическое название	Тривиальное (рабочее) название	Реакция
	1.5. Действуют на C—NH группу доноров		
	1.5.1. Акцептором служит НАД или НАДФ		
	1.5.3. Акцептором служит O_2		
	1.6. Действуют на НАД · H_2 или НАДФ · H_2 в качестве донора		
	1.6.1. Акцептором служит НАД или НАДФ		
1.6.1.1	НАДФ · H_2 : НАД — оксидоредуктаза	НАДФ-трансгидрогеназа	НАДФ · H_2 + НАД = = НАДФ + НАД · H_2
	1.6.2. Акцептором служит цитохром		
1.6.2.1	НАД · H_2 : цитохром *c* — оксидоредуктаза	НАД · H_2-цитохром *c*-редуктаза	НАД · H_2 + Феррицитохром *c* = НАД + Ферроцитохром
1.6.2.2	НАД · H_2 : цитохром b_5 — оксидоредуктаза	НАД · H_2-цитохром-b_5-редуктаза	НАД · H_2 + Феррицитохром b_5 = НАД + Ферроцитохром b_5
1.6.2.3	НАДФ · H_2 : цитохром *c* — оксидоредуктаза	НАДФ · H_2-цитохром *c*-редуктаза	НАДФ · H_2 + Ферроцитохром *c* = НАДФ + Ферроцитохром *c*
	1.6.4. Акцептором служит дисульфидное соединение		
1.6.4.2	НАДФ · H_2 : глутатион — оксидоредуктаза	Глутатионредуктаза	НАДФ · H_2 + Окисленный глутатион = НАДФ + + 2-Восстановленный глутатион

	1.6.5. Акцепторами служат хиноны и родственные им соединения		
1.6.5.3	НАДФ · H_2 : убихинон — оксидоредуктаза	Убихинонредуктаза	НАДФ · H_2 + Убихинон = НАДФ + Дигидроубихинон
	1.6.6. Акцептором служит азотистая группировка		
1.6.6.1	НАД · H_2 : нитрат — оксидоредуктаза	НАД · H_2 -нитратредуктаза	НАД · H_2 + Нитрат = = НАД + Нитрит + + H_2O
1.6.6.2	НАДФ · H_2 : нитрат — оксидоредуктаза	Нитратредуктаза	НАДФ · H_2 + Нитрат = = НАДФ + Нитрит + + H_2O
1.6.6.3	НАДФ · H_2 : нитрат — оксидоредуктаза	НАДФ · H_2-нитратредуктаза	НАДФ · H_2 + Нитрат = = НАДФ + Нитрит + + H_2O
1.6.6.4	НАДФ · H_2 : нитрит — оксидоредуктаза	Нитритредуктаза	2НАДФ · H_2 + Нитрит = = 2НАДФ + NH_2OH + + H_2O
	1.6.99. Используют другие акцепторы		
	1.7. Действуют на другие азотистые соединения в качестве доноров		
	1.7.3. Акцептором служит O_2		
1.7.3.2	*N*-Ацетилиндоксил : O_2 — оксидоредуктаза	Ацетилиндоксилоксидаза	*N*-Ацетилиндоксил + O_2 = = *N*-Ацетилизатин + (?)
	1.7.99. Используют другие акцепторы		
1.7.99.1	Аммиак : (акцептор) — оксидоредуктаза	Гидроксиламинредуктаза	Аммиак + Акцептор = Гидроксиламин + Восстановленный акцептор
	1.8. Действуют на серусодержащие группы доноров		
	1.8.1. Акцептором служит НАД или НАДФ		

Продолжение

Номер (шифр)	Систематическое название	Тривиальное (рабочее) название	Реакция
	1.8.3. Акцептором служит O_2		
	1.8.4. Акцептором служит дисульфидное соединение		
	1.8.5. Акцепторами служат хиноны или родственные им соединения		
1.8.5.1	Глутатион : дегидроаскорбат — оксидоредуктаза	Глутатиондегидрогеназа	2-Восстановленный глутатион + Дегидроаскорбат = Окисленный глутатион + Аскорбат
	1.8.6. Акцептором служит азотистая группировка		
	1.9. Действуют на группы гема-доноров		
	1.9.3. Акцептором служит O_2		
1.9.3.1	Цитохром *c* : O_2 — оксидоредуктаза	Цитохромоксидаза	4 Ферроцитохром *c* + O_2 = = 4 Феррицитохром *c* + + $2H_2O$
	1.9.6. Используют в качестве доноров азотистые группировки		
1.9.6.1	Цитохром : нитрит — оксидоредуктаза	Нитратредуктаза	Ферроцитохром *c* + Нитрат = Феррицитохром *c* + Нитрат
	1.10. Действуют на дифенолы и родственные им соединения в качестве доноров		
	1.10.3. Акцептором служит O_2		
1.10.3.1	*o*-Дифенол : O_2 — оксидоредуктаза	Катехолоксидаза	2 *o*-Дифенол + O_2 = = 2 *o*-Хинон + $2H_2O$
1.10.3.3	*L*-Аскорбат : O_2 — оксидоредуктаза	Аскорбатоксидаза	2 *L*-Аскорбат + O_2 = 2 Дегидроаскорбат + $2H_2O$
	1.11. Действуют на H_2O_2 в качестве акцептора		
1.11.1.2	НАДФ · H_2 : H_2O_2 — оксидоредуктаза	НАДФ-пероксидаза	НАДФ · H_2 + H_2O_2 = = НАДФ + $2H_2O$
1.11.1.6	H_2O_2 : H_2O_2 — оксидоредуктаза	Каталаза	H_2O_2 + H_2O_2 = O_2 + $2H_2O$
1.11.17	Донор : H_2O_2 — оксидоредуктаза	Пероксидаза	Донор + H_2O_2 = Окисленный донор + $2H_2O$
	1.98. Ферменты, использующие H_2 в качестве восстановителя		
	1.99. Прочие ферменты, использующие O_2 в качестве окислителя (природа реакций еще не совсем ясна)		
	1.99.1. Гидроксилазы		
	1.99.2. Оксигеназы		
	2. Трансферазы		
	2.1. Переносят одноуглеродные остатки		
	2.1.1. Метилтрансферазы (в тривиальных названиях вместо «метилтрансфераза» допустимо обозначение «трансметилаза»)		
	2.1.2. Трансферазы оксиметильных, формильных и родственных групп		
	2.1.3. Карбоксил- и карбамоилтрансферазы (в тривиальных названиях вместо «карбоксилтрансфераза», и «карбамоилтрансфераза» допустимы обозначения «транскарбоксилаза» и «транскарбамоилаза»)		
	2.2. Переносят альдегидные или кетонные остатки		

Продолжение

Номер (шифр)	Систематическое название	Тривиальное (рабочее) название	Реакция
2.2.1.1	*D*-Седогептулозо-7-фосфат : *D*-глицеральдегид-3-фосфат — гликольальдегидтрансфераза	Транскетолаза; гликольальдегидтрансфераза	*D*-Седогептулозо-7-фосфат + + *D*-Глицеральдегид-3-фосфат = *D*-Рибозо-5-фосфат + *D*-Ксилулозо-5-фосфат
2.2.1.2	*D*-Седогептулозо-7-фосфат : *D*-глицеральдегид-3-фосфат — диоксиацетонфосфаттрансфераза	Трансальдолаза; диоксиацетонтрансфераза	*D*-Седогептулозо-7-фосфат + + *D*-Глицеральдегид-3-фосфат = Эритрозо-4-фосфат + *D*-Фруктозо-6-фосфат
	2.3. Переносят ацильные остатки		
	2.3.1. Ацилтрансферазы (в тривиальных наименованиях вместо «ацетилтрансфераза» допустимы обозначения «трансацетилаза»)		
2.3.1.9	Ацетил-КоА : ацетил-КоА-ацетилтрансфераза	Ацетил-КоА-ацетилтрансфераза; ацетоацетил-КоА-тиолаза	Ацетил-КоА + Ацетил-КоА = КоА + Ацетоацетил-КоА
	2.3.2. Аминоацилтрансферазы		
	2.4. Переносят гликозильные остатки (в тривиальных названиях вместо «глюкозилтрансфераза», «фруктозилтрансфераза» допустимы обозначения «трансглюкозилаза, «трансфруктозилаза»		
	2.4.1. Гексозилтрансферазы		
2.4.1.1	α-1,4-Глюкан : ортофосфат — глюкозилтрансферазы	α-Глюканфосфорилаза	$(\alpha\text{-1,4-Глюкозил})_n$ + Ортофосфат = $(\alpha\text{-1,4-Глюкозил})_{n-1}$ + *D*-глюкозо-1-фосфат
2.4.1.3	α-1,4-Глюкан : *D*-глюкоза — 4-глюкозилтрансфераза	Мальтозо-4-глюкозилтрансфераза; амиломальтаза	$(\alpha\text{-1,4-Глюкозил})_n$ + *D*-Глюкоза = $(\alpha\text{-1,4-Глюкозил})_{n-1}$ + Мальтоза
2.4.1.9	β-1,2-Фруктан : *D*-глюкоза — 1-фруктозилтрансфераза	Сахарозо-1-фруктозилтрансфераза; инулосахараза	$(\beta\text{-1,2-Фруктозил})_{n-1}$ + *D*-Глюкоза = $(\beta\text{-1,2-Фруктозил})_{n-1}$ + Сахароза
2.4.1.11	УДФглюкоза : α-1,4-глюкан — α-4-глюкозилтрансфераза	УДФглюкоза-α-глюканглюкозилтрансфераза; α-глюкан-УДФ-глюкозилтрансфераза	УДФглюкоза + $(\alpha\text{-1,4-Глюкозил})_n$ = УДФ + $(\alpha\text{-1,4-Глюкозил})_{n+1}$
2.4.1.13	УДФглюкоза : *D*-фруктоза — 2-глюкозилтрансфераза	УДФглюкоза-фруктоза-глюкозилтрансфераза; сахароза-УДФ-глюкозилтрансфераза	УДФглюкоза + *D*-Фруктоза = УДФ + Сахароза
2.4.1.14	УДФглюкоза : *D*-фруктозо-6-фосфат — 2-глюкозилтрансфераза	УДФглюкоза-фруктозофосфат-глюкозилтрансфераза; сахарозофосфат-УДФ-глюкозилтрансфераза	УДФглюкоза + *D*-Фруктозо-6-фосфат = УДФ-Сахарозо-6-фосфат
2.4.1.18	α-1,4-Глюкан : α-1,4-глюкан — 6-гликозилтрансфераза	α-Глюкан-ветвящая гликозилтрансфераза	Переносит у 1,4-глюкана часть цепи из положения *4* в положение *6*
	2.4.2. Пентозилтрансферазы		
2.4.2.11	Никотинатнуклеотид : пирофосфат — фосфорибозилтрансфераза	Никотинат-фосфорибозилтрансфераза	Никотинатрибонуклеотид + + Пирофосфат = Никотинат + 5-Фосфо-α-*D*-рибозилпирофосфат

Продолжение

Номер (шифр)	Систематическое название	Тривиальное (рабочее) название	Реакция
	2.5. Переносят алкильные или родственные им остатки		
	2.6. Переносят азотистые группы		
	2.6.1. Аминотрансферазы (в тривиальных названиях вместо «аминотрансфераза» допустимо обозначение «трансаминаза»)		
2.6.1.1	*L*-Аспартат : 2-оксоглутарат — аминотрансфераза	Аспартат-аминотрансфераза	*L*-Аспартат + 2-Оксоглутарат = Оксалоацетат + *L*-Глутамат
2.6.1.2	*L*-Аланин : 2-оксоглутарат — аминотрансфераза	Аланин-аминотрансфераза	*L*-Аланин + 2-Оксоглутарат = Пируват + *L*-Глутамат
2.6.1.4	Глицин : 2-оксоглутарат — аминотрансфераза	Глицин-аминотрансфераза	Глицин + 2-Оксоглутарат = Глиоксилат + *L*-Глутамат
	2.6.2. Амидинотрансферазы (в тривиальных названиях вместо «амидинотрансфераза» допустимо обозначение «трансамидиназа»)		
2.6.2.1	*L*-Аргинин : глицин — амидинотрансфераза	Глицин-амидинотрансфераза	*L*-Аргинин + Глицин-*L*-Орнитин + Гуанидинацетат
	2.6.3. Оксиминотрансферазы		
	2.7. Переносят группы, содержащие фосфор		
	2.7.1. Фосфотрансферазы со спиртовой группой в роли акцептора		
2.7.1.1	АТФ : *D*-гексоза — 6-фосфотрансфераза	Гексокиназа	АТФ + *D*-Гексоза = АДФ + *D*-Гексозо-6-фосфат
2.7.1.2	АТФ : *D*-глюкоза — 6-фосфотрансфераза	Глюкокиназа	АТФ + *D*-Глюкоза = = АДФ + *D*-Глюкозо-6-фосфат
2.7.1.3	АТФ : *D*-фруктоза — 1-фосфотрансфераза	Кетогексокиназа	АТФ + *D*-Фруктоза = = АДФ + *D*-Фруктозо-1-фосфат
2.7.1.4	АТФ : *D*-фруктоза — 6-фосфотрансфераза	Фруктокиназа	АТФ + *D*-Фруктоза = = АДФ + *D*-Фруктозо-6-фосфат
2.7.1.7	АТФ : *D*-манноза — 6-фосфотрансфераза	Маннокиназа	АТФ + *D*-Манноза = = АДФ + *D*-Маннозо-6-фосфат
2.7.1.10	АТФ : 2-глюкозо-1-фосфат — 6-фосфотрансфераза	Фосфоглюкокиназа	АТФ + *D*-Глюкозо-1-фосфат = АДФ + *D*-Глюкозо-1,6-дифосфат
2.7.1.11	АТФ : *D*-фруктозо-6-фосфат — 1-фосфотрансфераза	Фосфофруктокиназа	АТФ + *D*-Фруктозо-6-фосфат = АДФ + *D*-Фруктозо-1,6-дифосфат
2.7.1.14	АТФ : *D*-седогуптулоза — 7-фосфотрансфераза	Седогептулозокиназа	АТФ + *D*-Седогуптулоза = = АДФ + *D*-Седогептулозо-7-фосфат
2.7.1.15	АТФ : *D*-рибоза — 5-фосфотрансфераза	Рибокиназа	АТФ + *D*-Рибоза = АДФ + + *D*-Рибозо-5-фосфат
2.7.1.16	АТФ : *L* (или *D*)-рибулозо — 5-фосфотрансфераза	Рибулокиназа	АТФ + *L* (или *D*)-Рибулоза = АДФ + *L* (или *D*)-Рибулозо-5-фосфат
2.7.1.17	АТФ : *D*-ксилулозо — 5-фосфотрансфераза	Ксилулокиназа	АТФ + *D*-Ксилулоза = = АДФ + *D*-Ксилулозо-5-фосфат

Продолжение

Номер (шифр)	Систематическое название	Тривиальное (рабочее) название	Реакция
2.7.1.18	АТФ : *D*-рибозо-5-фосфат — 1-фосфотрансфераза	Фосфорибокиназа	АТФ + *D*-Рибозо-5-фосфат = = АДФ + *D*-Рибозо-1,5-дифосфат
2.7.1.19	АТФ : *D*-рибулозо-5-фосфат — 1-фосфотрансфераза	Фосфорибулокиназа	АТФ + *D*-Рибулозо-5-фосфат = АДФ + *D*-Рибулозо-1,5-дифосфат
2.7.1.23	АТФ : НАД — 2′-фосфотрансфераза	НАД-киназа	АТФ + НАД = АДФ + + НАДФ
2.7.1.24	АТФ : дифосфо-КоА — 3′-фосфотрансфераза	Рибофлавинкиназа	АТФ + Рибофлавин = = АДФ + ФМН
2.7.1.29	АТФ : оксиацетон — фосфотрансфераза	Ацетолкиназа	АТФ + Оксиацетон = = АДФ + Оксиацетонфосфат
2.7.1.30	АТФ : глицерол — фосфотрансфераза	Глицеролкиназа	АТФ + Глицерин = АДФ+ + *L*-Глицеро-3-фосфат
2.7.1.31	АТФ : *D*-глицерат —3-фосфотрансфераза	Глицераткиназа	АТФ + *D*-Глицерат = = АДФ + 3-Фосфо-*D*-глицерат
2.7.1.37	АТФ : протеин — фосфотрансфераза	Протеинкиназа	АТФ + Протеин = АДФ + + Фосфопротеин
2.7.1.40	АТФ : пируват — фосфотрансфераза	Пируваткиназа	АТФ + Пируват = АДФ + + Фосфоенолпируват
2.7.1.41	*D*-Глюкозо-1-фосфат : *D*-глюкозо-1-фосфат — 6-фосфотрансфераза	Глюкозо-1-фосфатфосфодисмутаза	*D*-Глюкозо-1-фосфат + + *D*-Глюкозо-1-фосфат= = *D*-Глюкозо-1,6-дифосфат + *D*-Глюкоза
	2.7.2. Фосфотрансферазы с карбоксильной группой в роли акцептора		
2.7.2.3	АТФ : *D*-3-фосфоглицерат — 1-фосфотрансфераза	Фосфоглицераткиназа	АТФ + *D*-3-Фосфоглицерат = АДФ + 1,3-Дифосфат-*D*-глицериновой кислоты
2.7.2.4	АТФ : *L*-аспартат — 4-фосфотрансфераза	Аспартаткиназа	АТФ + *L*-Аспартат = = АДФ + *L*-Аспартил-4-фосфат
	2.7.3. Фосфотрансфераза с азотистой группой в роли акцептора		
	2.7.4. Фосфотрансфераза с фосфатной группой в роли акцептора		
2.7.4.1	АТФ : полифосфат — фосфотрансфераза	Полифосфаткиназа	АТФ + (Фосфат)$_n$ = АДФ+ + (Фосфат)
2.7.4.3	АТФ : АМФ — фосфотрансфераза	Аденилаткиназа	АТФ + АМФ$_{n+1}$ = АДФ + + АДФ
	2.7.5. Фосфотрансферазы с внутримолекулярным переносом (с регенерацией донора)		
2.7.5.1	*D*-Глюкозо-1,6-дифосфат : *D*-глюкозо — 1-фосфотрансфераза	Фосфоглюкомутаза; глюкозофосфомутаза	*D*-Глюкозо-1,6-дифосфат + + *D*-Глюкозо-1-фосфат= = *D*-глюкозо-6-фосфат + + *D*-Глюкозо-1,6-дифосфат
2.7.5.3	*D*-2,3-Дифосфоглицерат : *D*-2-фосфоглицерат — фосфотрансфераза	Фосфоглицератмутаза; глицератфосфомутаза	*D*-2,3-Дифосфоглицерат + + *D*-2-Фосфоглицерат = = *D*-3-Фосфоглицерат + + *D*-2,3-Дифосфоглицерат
	2.7.6. Пирофосфаттрансферазы		
	2.7.7. Нуклеотидилтрансферазы		
2.7.7.2	АТФ : ФМН — аденилилтрансфераза	ФМН-аденилилтрансфераза; ФАД-пирофосфорилаза	АТФ + ФМН= Пирофосфат + ФАД

Продолжение

Номер (шифр)	Систематическое название	Тривиальное (рабочее) название	Реакция
2.7.7.9	УТФ : α-*D*-Глюкозо-1-фосфат — уридилилтрансфераза	Глюкозо-1-фосфат — уридилилтрансфераза	УТФ + α-*D*-Глюкозо-1-фосфат = Пирофосфат + + УДФ-глюкоза
2.7.7.11	УТФ : α-*D*-Ксилозо-1-фосфат — уридилилтрансфераза	Ксилозо-1-фосфат — уридилилтрансфераза	УТФ + α-*D*-Ксилозо-1-фосфат = Пирофосфат + + УДФ-ксилоза
	2.7.8. Переносят другие замещенные фосфатные группы		
	2.8. Переносят группы, содержащие серу		
	2.8.1. Сульфидтрансферазы		
	2.8.2. Сульфотрансферазы		
	2.8.3. КоА-трансферазы		
2.8.3.2	Ацетил-КоА : оксалат — КоА-трансфераза	Оксалат — КоА-трансфераза	Ацетил-КоА + Оксалат = = Ацетат + Оксалил-КоА
	3. Гидролазы		
	3.1. Действуют на сложноэфирные связи		
	3.1.1. Гидролазы эфиров карбоновых кислот		
3.1.1.1	Гидролаза эфиров карбоновых кислот	Карбоксилэстераза; алиэстераза	Эфир карбоновой кислоты + + H_2O = Спирт + Карбоновая кислота
3.1.1.14	Хлорофиллидо-гидролаза хлорофиллов	Хлорофиллаза	Хлорофилл + H_2O = Фитол + Хлорофиллид
	3. 1. 2. Гидролазы тиоловых эфиров		
3.1.2.1	Ацетил-КоА — гидролаза	Ацетил-КоА — гидролаза	Ацетил-КоА + H_2O = КоА + + *Уксусная кислота*
3.1.2.3	Сукцинил-КоА — гидролаза	Сукцинил-КоА — гидролаза	Сукцинил-КоА + H_2O = = КоА + Янтарная кислота
	3.1.3. Гидролазы фосфомоноэфиров		
3.1.3.1	Фосфогидролаза моноэфиров ортофосфата	Щелочная фосфатаза (фосфомоноэстераза)	Моноэфир ортофосфата + + H_2O = Спирт + H_3PO_4
3.1.3.2	Фосфогидролаза моноэфиров ортофосфата	Кислая фосфатаза (фосфомоноэстераза)	Моноэфир ортофосфата + + H_2O = Спирт + H_3PO_4
3.1.3.7	Аденозин-3′,5′-дифосфат — 3′-фосфогидролаза	Фосфоаденилат-3-нуклеотидаза	Аденозин-3′,5′-дифосфат + + H_2O = АМФ + Ортофосфат
3.1.3.8	Фосфогидролаза *мио*-инозитолгексофосфата	Фитаза	*Мио*-инозитолгексафосфат + + $6H_2O$ = *Мио*-инозитол + $6H_3PO_4$
3.1.3.9	*D*-Глюкозо-6-фосфат — фосфогидролаза	Глюкозо-6-фосфатаза	*D*-Глюкозо-6-фосфат + + H_2O = *D*-Глюкоза + + H_3PO_4
3.1.3.10	*D*-Глюкозо-1-фосфат — фосфогидролаза	Глюкозо-1-фосфатаза	*D*-Глюкозо-1-фосфат + + H_2O = *D*-Глюкоза + + H_3PO_4
3.1.3.11	*D*-Фруктозо-1,6-дифосфат — 1-фосфогидролаза	Гексозодифосфатаза	*D*-Фруктозо-1,6-дифосфат + + H_2O = *D*-Фруктозо-6-фосфат + H_3PO_4
3.1.3.13	2-Фосфогидролаза *D*-2,3-дифосфоглицерата	Дифосфоглицерат-фосфатаза	*D*-2,3-Дифосфоглицерат + + H_2O = *D*-3-Фосфоглицерат + H_3PO_4
	3.1.4. Гидролазы фосфодиэфиров		
3.1.4.1	Фосфогидролаза ортофосфорных диэфиров	Фосфодиэстераза	Ортофосфорный диэфир + + H_2O = Фосфорный моноэфир + Спирт

Продолжение

Номер (шифр)	Систематическое название	Тривиальное (рабочее) название	Реакция
3.1.4.5	Олигонуклеотидогидролаза дезоксирибонуклеиновых кислот	Дезоксирибонуклеаза	ДНК + (n — 1) H_2O = = n Олигодезоксирибонуклеотидов
3.1.4.6	3-Нуклеотидогидролаза дезоксирибонуклеиновых кислот	Дезоксирибонуклеаза II	Образует 3′-нуклеотиды из ДНК
	3.1.5. Гидролазы трифосфомоноэфиров		
	3.1.6. Гидролазы сульфоэфиров		
	3.2. Действуют на гликозильные соединения		
	3.2.1. Гидролазы гликозидов		
3.2.1.1	α-1,4-Глюкан-— 4-глюканогидролаза	α-Амилаза	Гидролизует α-1,4-глюкановые связи в полисахаридах, содержащих три и более остатков глюкозы, соединенных α-1,4-связями
3.2.1.2	α-1,4-Глюкан — мальтогидролаза	β-Амилаза	Гидролизует α-1,4-глюкановые связи в полисахаридах, последовательно отщепляя остатки глюкозы от нередуцирующих концов цепей
3.2.1.3	α-1,4-Глюкан — глюкогидролаза	Глюкоамилаза	Гидролизует α-1,4-глюкановые связи в полисахаридах, последовательно отщепляя остатки глюкозы от нередуцирующих концов цепей
3.2.1.4	β-1,4-Глюкан — 4-глюканогидролаза	Целлюлаза	Гидролизует β-1,4-глюкановые связи в целлюлозе
3.2.1.5	Лихенин — 4-глюканогидролаза	Лихеназа	Гидролизует β-1,4-глюкановые связи в лихенине
3.2.1.11	α-1,6-Глюкан — 6-глюканогидролаза	Декстраназа	Гидролизует α-1,6-глюкановые связи
3.2.1.21	β-*D*-Глюкозид — глюкогидролаза	β-глюкозидаза	β-*D*-Глюкозид + H_2O = = Спирт + *D* -Глюкоза
3.2.1.26	β-*D*-Фруктофуранозид — фруктогидролаза	β-фруктофуранозидаза (прежние названия — инвертаза, сахараза)	β-*D*-Фруктофуранозид + + H_2O = Спирт + + *D*-Фруктоза (к числу субстратов принадлежит также сахароза)
3.2.2.1	3.2.2. Гидролазы N-гликозильных соединений N-Рибозилпурин — рибогидролаза	Нуклеозидаза	N-Рибозилпурин + H_2O = = Пуриновое основание + *D*-Рибоза
3.2.2.3	Уридин — рибогидролаза	Уридин-нуклеозидаза	Уридин + H_2O = Урацил + *D*-Рибоза
3.2.2.4	АМФ — фосфорибогидролаза	АМФ-нуклеозидаза	АМФ + H_2O = Аденин + + *D*-Рибозо-5-фосфат
	3.2.3. Гидролазы δ-гликозильных соединений		
	3.3. Действуют на эфирные связи		
	3.3.1. Гидролазы тиоэфиров		
	3.4. Действуют на пептидные связи пептид-гидролазы (в этом разделе лишь для немногих ферментов возможны систематические названия)		
	3.4.1 α-Аминопептид-аминоацидогидролазы		

Продолжение

Номер (шифр)	Систематическое название	Тривиальное (рабочее) название	Реакция
3.4.1.1		Лейцинаминопептидаза	Гидролизует *L*-пептиды, отщепляя N-концевые остатки со свободной α-аминогруппой, особенно если N-концевой остаток принадлежит лейцину или родственной ему аминокислоте
	3.4.2. α-Карбоксипептид-аминоацидогидролазы		
	3.4.3. Дипептидгидролазы		
	3.4.4. Пептид-пептидогидролазы		
3.4.4.10	—	Папаин	Гидролизует пептиды, амиды и сложные эфиры, особенно по связям, в которых участвуют диаминокислоты, лейцин или глицин
3.4.4.11	—	Химопапаин	Гидролизует пептиды; по специфичности сходен с ферментом 3.4.4.10
3.4.4.12	—	Фицин	Гидролизует пептиды, амиды и сложные эфиры; по специфичности аналогичен ферменту 3.4.4.10
	Помимо перечисленных в таблице ферментов этой группы, несомненно, существует множество других пептидаз. Некоторые из них описаны в литературе под такими названиями, как катепсин, асклепаин, бромелин, пингвинаин, мексиканаин, табермонтанаин, эйфорбаин, соланаин, бактериальная протеиназа, дрожжевая полипептидаза и т. п. Комиссия по ферментам полагает, что еще не настало время вносить эти ферменты в систематический список и придавать им номера (шифры).		
	3.5. Действуют на C—N-связи, отличающиеся от пептидных связей		
	3.5.1. В линейных амидах		
3.5.1.1	*L*-аспарагин — амидогидролаза	Аспарагиназа	*L*-Аспарагин + H_2O = = *L*-Аспартат + NH_3
3.5.1.2	*L*-глутамин — амидогидролаза	Глутаминаза	*L*-Глутамин + H_2O = *L*-Глутамат + NH_3
3.5.1.5	Карбамид — амидогидролаза	Уреаза	Мочевина + H_2O = CO_2 + + $2NH_3$
	3.5.2. В циклических амидах		
	3.5.3. В линейных амидинах		
	3.5.4. В циклических амидинах		
	3.5.99. В других соединениях		
	3.6. Действуют на кислотноангидридные связи		
	3.6.1. В фосфорилсодержащих ангидридах		

Продолжение

Номер (шифр)	Систематическое название	Тривиальное (рабочее) название	Реакция
3.6.1.1	Пирофосфат — фосфогидролаза	Неорганическая пирофосфатаза	Пирофосфат + H_2O = 2 Ортофосфат
3.6.1.3	АТФ — фосфогидролаза	АТФаза	АТФ + H_2O = АДФ + Ортофосфат. Действует также на ИТФ, ЦТФ, ГТФ, УТФ и трифосфат; активируется ионами Ca^{++}
3.6.1.4	АТФ — фосфогидролаза	АТФаза	АТФ + H_2O = АДФ + Ортофосфат. Действует также на ИТФ и, возможно, на АДФ: активируется ионами Mg^{++}
3.6.1.5	АТФ — дифосфогидролаза	Апираза	АТФ + $2H_2O$ = АМФ + + 2 Ортофосфат. Действует также на АДФ, активируется ионами Ca^{++}
3.6.1.6	Нуклеозиддифосфат — фосфогидролаза	Нуклеозид-дифосфатаза	Нуклеозиддифосфат + + H_2O = Нуклеотид + + Ортофосфат
3.6.1.7	Ацилфосфат — фосфогидролаза	Ацилфосфатаза	Ацилфосфат + H_2O = Кислота + Ортофосфат
3.6.1.8	АТФ — пирофосфогидролаза	АТФаза	АТФ + H_2O = АМФ + Пирофосфат
3.6.1.9	Динуклеотид — нуклеотидогидролаза	Нуклеотид-пирофосфатаза	Динуклеотид + H_2O = = 2-Нуклеотид
	3.7. Действуют на С—С-связи		
	3.7.1. В кетосоединениях		
	3.8. Действуют на галоидные связи		
	3.8.1. В С-галоидных соединениях		
	3.8.2. В Р-галоидных соединениях		
	3.9. Действуют на Р—N-связи		
	4. Лиазы		
	4. 1. Углерод — углерод-лиазы (С—С-лиазы)		
	4.1.1. Карбокси-лиазы		
4.1.1.1	Карбокси-лиаза 2-оксокислоты (α-кетокислоты)	Пируватдекарбоксилаза	2-Оксокислота = Альдегид + CO_2
4.1.1.2	Оксалат — карбокси-лиаза	Оксалатдекарбоксилаза	Оксалат = Формиат + CO_2
	4.1.2. Альдегид-лиазы		
4.1.2.7	Кетозо-1-фосфат — альдегид-лиаза	Альдолаза	Кетозо-1-фосфат = Диоксиацетонфосфат + Альдегид
	4.1.3. Лиазы кетокислот		
4.1.3.2	*L*-Малат-глиоксилат-лиаза	Малатсинтаза	*L*-Малат + КоА = Ацетил-КоА + H_2O + Глиоксилат
4.1.3.7	Цитрат-оксалоацетат-лиаза (ацетилирующая КоА)	Цитрат-синтаза	Цитрат + КоА = Ацетил-КоА + H_2O + Оксалоацетат
	4.2. Углерод — кислород-лиазы (С—О-лиазы)		
	4.2.1. Гидролиазы		
4.2.1.1	Карбонат — гидролиаза	Карбонат-дегидратаза, карбоангидраза	H_2CO_3 = CO_2 + H_2O
4.2.1.2	*L*-Малат—гидролиаза	Фумаратгидратаза	*L*-Малат = Фумарат + H_2O
4.2.1.11	*D*-2-Фосфоглицераттгидролиаза	Фосфопируватгидратаза	*D*-2-Фосфоглицерат = Фосфоенолпируват + H_2O

Продолжение

Номер (шифр)	Систематическое название	Тривиальное (рабочее) название	Реакция
	4.2.99. Прочие углерод — кислород-лиазы		
	4.3. Углерод — азот-лиазы (C—N-лиазы)		
	4.3.1. Аммиак-лиазы		
4.3.1.1	*L*-Аспартат — аммиак-лиаза	Аспартат — аммиак-лиаза	*L*-Аспартат = Фумарат + + NH_3
	4.3.2. Амидин — лиазы		
	4.4. Углерод — сера-лиазы (C—S-лиазы)		
	4.5. Углерод — галоид-лиазы (C—Hal-лиазы)		
	5. Изомеразы		
	5.1. Рацемазы и эпимеразы		
	5.1.1. Действуют на аминокислоты и их производные		
5.1.1.1	Аланинрацемаза	Аланинрацемаза	*L*-Аланин = *D*-Аланин
	5.1.2. Действуют на оксикислоты и их производные		
	5.1.3. Действуют на углеводы и их производные		
5.1.3.1	*D*-Рибулозо-5-фосфат — 3-эпимераза	Рибулозофосфатэпимераза	*D*-Рибулозо-5-фосфат = = *D*-Ксилулозо-5-фосфат
5.1.3.2	УДФ-глюкозо — 4-эпимераза	УДФглюкозоэпимераза	УДФглюкоза = УДФгалактоза
	5.2. *Цис-транс*-изомеразы		
	5.3. Внутримолекулярные оксидоредуктазы		

	5.3.1. Катализируют взаимопревращение альдоз и кетоз		
5.3.1.1	*D*-Глицеральдегид-3-фосфат — кетол-изомераза	Триозофосфатизомераза	*D*-Глицеральдегид-3-фосфат = Диоксиацетонфосфат
5.3.1.6	*D*-Рибозо-5-фосфат — кетол-изомераза	Рибозофосфатизомераза	*D*-Рибозо-5-фосфат = *D*-Рибулозо-5-фосфат
	5.3.2. Катализируют взаимопревращение кетонных и енольных групп		
	5.3.3. Перемещают C—C связи		
	5.4. Внутримолекулярные трансферазы		
	5.4.1. Переносят ацильные группы		
	5.4.2. Переносят фосфорильные группы		
5.4.2.1	*D*-Фосфоглицерат — 2,3-фосфомутаза	Фосфоглицерат-фосфомутаза	2-Фосфо-*D*-глицерат = = 3-Фосфо-*D*-глицерат
	5.4.99. Переносят другие группы		
	5.5. Внутримолекулярные лиазы		
	6. Лигазы (синтетазы)		
	6.1. Образуют C—O связи		
	6.1.1. Лигазы аминокислот-РНК		
6.1.1.4	*L*-Лейцин: т-РНК — лигаза (АМФ)	Лейцил-т-РНК — синтетаза	АТФ + *L*-Лейцин + т-РНК = = АМФ + Пирофосфат + + *L*-Лейцил-т-РНК
6.1.1.7	*L*-Аланин: т-РНК — лигаза	*L*-аланил-т-РНК — синтетаза	АТФ + *L*-Аланин + т-РНК = = АМФ + Пирофосфат + + *L*-Аланил-т-РНК
	6.2. Образуют C — S-связи		
	6.2.1. Кислототиоловые лигазы		
6.2.1.5	Сукцинат: КоА — лигаза (АДФ)	Сукцинил-КоА — синтетаза	АТФ + Сукцинат + КоА = = АДФ + Ортофосфат + + Сукцинил-КоА
	6.3. Образуют C — N-связи		

Продолжение

Номер (шифр)	Систематическое название	Тривиальное (рабочее) название	Реакция
	6.3.1. Кислото-аммиачные лигазы (амидсинтетазы)		
6.3.1.1	*L*-Аспартат: аммиак — лигаза (АДФ)	Аспарагинсинтетаза	АТФ + *L*-Аспартат + NH_3 = = АДФ + Ортофосфат + + *L*-Аспарагин
6.3.1.2	*L*-Глутамат : аммиак — лигаза (АТФ)	Глутаматсинтетаза	АТФ + *L*-Глутамат + NH_3 = = АДФ + Ортофосфат + + *L*-Аспартат
	6.3.2 Кислото-аминокислотные лигазы (пептидсинтетазы)		
	6.3.3. Циклолигазы		
	6,3.4. Прочие C—N-лигазы		
	6.3.5. C—N-лигазы с глутамином в роли N-донора		
	6.4. Образуют C—C-связи		
6.4.1.1	Пируват : CO_2 — лигаза (АДФ)	Пируваткарбоксилаза	АТФ + Пируват + CO_2 = = АДФ + Ортофосфат + + Оксалоацетат
6.4.1.2	Ацетил-КоА : CO_2 — лигаза (АДФ)	Ацетил-КоА-карбоксилаза	АТФ + Ацетил-КоА + CO_2 = = АДФ + Ортофосфат + + Малонил-КоА

Каждый класс ферментов, в зависимости от природы индивидуальных превращений, делится на подклассы и подподклассы. При этом учитываются природа коферментов (если таковые участвуют в реакции), тип изомеризации, тип гидролизуемой связи и т. п. Подобная классификация позволяет идентифицировать индивидуальные ферменты при помощи шифра, состоящего из четырех чисел. Первое число указывает, к какому из шести главных классов принадлежит данный фермент, второе и третье — подкласс и подподкласс соответственно, четвертое число — порядковый номер фермента в данном подподклассе. Этот способ классификации принят в сокращенной таблице ферментов.

Однажды присвоенный ферменту шифр сохраняется за ним как его постоянный идентификационный признак. Новые ферменты вносятся в список в конце соответствующего подкласса, без нарушения нумерации ранее внесенных в него ферментов. Шифры новым ферментам присваивают специально уполномоченные на то организации.

Рекомендуется иметь для ферментов две номенклатуры — систематическую и тривиальную (рабочую). Систематические составляются согласно установленным Комиссией правилам; они идентифицируют фермент и по возможности точно определяют его каталитическое действие. Тривиальные названия должны быть достаточно краткими для общего употребления; в большинстве случаев они совпадают с названиями, принятыми в настоящее время.

Коферменты

Для осуществления каталитической функции в состав многих ферментов должна входить простетическая группа, т. е. небелковый радикал, более или менее прочно связанный с белком. Простетическая группа, обслуживающая два или больше ферментов, называется *коферментом*. В ферментативных реакциях не всегда ясны различия между субстратом и коферментом, так как последний, подобно субстрату, может в ходе реакции претерпевать структурные изменения. Большинство коферментов играет роль промежуточных переносчиков в реакциях переноса групп.

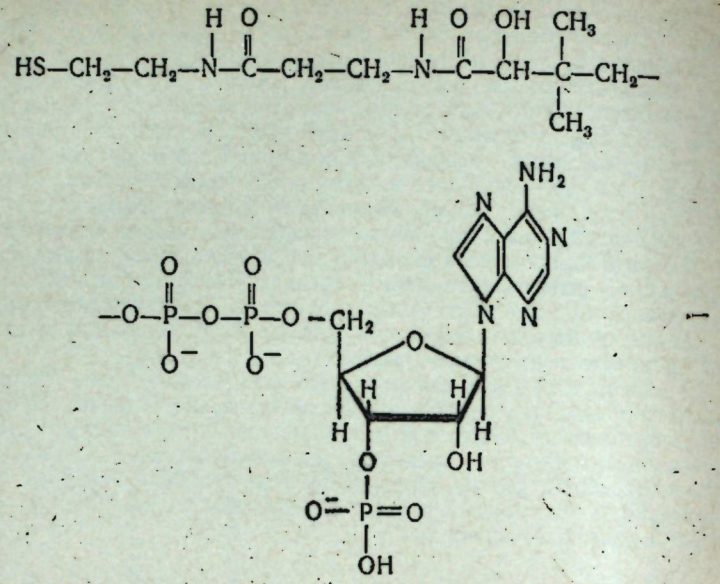
К коферментам относят следующие группы веществ.

Аденозинтрифосфат (АТФ) используется для огромного числа реакций, где он выступает в качестве субстрата или источника свободной энергии. С участием АТФ происходят реакции окислительного фосфорилирования и фотосинтетического фосфорилирования. Он необходим для проявления действия киназ (АТФ: донор — фосфотрансфераз), нуклеозиддифосфаткиназ, нуклеотидилтрансфераз, ФМН-пирофосфорилаз, пентозилтрансфераз, различных лигаз (групп 6.1 и 6.2), синтетаз и других.

Уридиновые нуклеотиды играют важную роль в обмене углеводов, являясь коферментами реакций переноса гликозильного остатка и реакций эпимеразы.

Цитидиновые нуклеотиды участвуют как переносчики групп в реакциях с субстратами, находящимися на уровне окисления, который соответствует альдегидам и ацилам. В некоторых реакциях принимают участие гуанозиновые и инозиновые нуклеотиды.

Кофермент А является важнейшим из коферментов, переносящих ацильные группы. Молекула кофермента А (КоА) имеет такую структуру:



Ацильные производные КоА, образующиеся в АТФ-зависимых реакциях, принимают участие в реакциях таких типов: реакциях, включающих атаку нуклеофильных агентов по ацильному атому углерода с последующим переносом ацильной группы на атакующий агент и освобождением КоА; реакциях, при которых происходит превращение ацильной части молекулы (дегидрирование, дегидратация и т. п.), реакциях конденсации по α-углероду ацил-КоА, реакциях обмена ацильных групп.

Липоевая кислота представляет собой кофермент окислительного карбоксилирования α-кетокислот, принимает участие в окислении и переносе ацильных групп.

Глутатион (трипептид-γ *z*-глутамил-*z*-цистеинилглицин) является кофактором глиоксилазной реакции. Кроме того, важную роль он играет в поддержании сульфгидрильных цистеиновых групп в белках в восстановленном состоянии. Эта функция связана с неферментативными процессами.

Пиридоксальфосфат принимает участие в различных ферментативных реакциях, связанных с превращением аминокислот: трансаминировании, рацемизации оптически активных аминокислот, декарбоксилировании аминокислот, синтезе триптофана из серина и индола, альдольном расщеплении серина, приводящем к образованию глицина и формальдегида, в реакциях β- и γ-, α-, β-элиминации (например, дегидратации серина).

Тиаминпирофосфат служит коферментом в трех типах ферментативных реакций: неокислительном декарбоксилировании α-кетоаминокислот, окислительном декарбоксилировании α-кетоаминокислот и в образовании α-кетолов. Часто тиаминпирофосфат называют кокарбоксилазой.

Пиридиновые нуклеотиды — никотинамидадениндинуклеотид (НАД) и никотинамидадениндинуклеотидфосфат (НАДФ) — являются коферментами многих окислительно-восстановительных реакций, катализируемых дегидрогеназами. Большинство пиридиннуклеотид-зависимых

ферментов строго специфично в отношении НАД и НАДФ. Превращение $НАД^+$ в восстановленную форму сопровождается заметным изменением спектральных характеристик кофермента: уменьшается поглощение в области 260 *нм* и возникает новый максимум при 340 *нм*, что используется при изучении окислительно-восстановительных реакций, идущих с участием пиридиновых коферментов.

Флавиновые коферменты — флавинмононуклеотид (ФМН) и флавинадениндинуклеотид (ФАД) — являются простетическими группами флавопротеидов. Число известных флавопротеидов, использующих в качестве кофакторов ФМН и ФАД, весьма значительно. Флавопротеиды катализируют реакции дегидрирования. Типичными субстратами для них служат пиридиновые нуклеотиды, α-аминокислоты, α-оксикислоты, альдегиды и др. Восстановленные флавопротеиды становятся субстратами в реакциях с другими акцепторами электронов, благодаря чему окисленная форма кофермента регенерирует. Определение флавопротеидов проводят с помощью синтетических акцепторов электронов (метиленовый синий, индофенол, тетразолиевые красители или молекулярный кислород).

Гемсодержащие коферменты. Комплекс железа с протопорфирином IX, в котором железо находится в двухвалентном состоянии, называют *гемом;* если железо находится в трехвалентном состоянии, то — *гематином*. Гем служит коферментом для белков, участвующих в переносе кислорода, и ферментов, катализирующих различные реакции окисления. Он также служит кофактором гидропероксидаз: каталазы и пероксидазы.

Особый класс окислительно-восстановительных ферментов, осуществляющих перенос электронов от флавопротеидов к кислороду или к другим акцепторам электронов, составляют *цитохромы*.

Согласно природе простетической группы (гема) и положению полос поглощения в спектре цитохромы подразделяют по системе, введенной Кейлином, на три класса — цитохромы *a*, *b* и *c*. Для обозначения отдельных цитохромов служили цифровые индексы при букве, обозначающей класс цитохрома. По рекомендации комиссии по номенклатуре ферментов) различают четыре группы цитохромов: цитохромы *A* с железоформилпорфирином в качестве простетической группы; цитохромы *B* с железопротопорфирином в качестве простетической группы; цитохромы *C* с ковалентными связями между гемом и белком и цитохромы *D* с железодигидропорфирином в качестве простетической группы.

Биотин — ростовой фактор (витамин H) — служит коферментом в двух типах ферментативных реакций: в АТФ-зависимых карбоксилированиях, сопряженных с превращением АТФ в АДФ и органический фосфат, и в транскарбоксилазных реакциях.

Кобамидные коферменты (витамин B_{12}) необходимы для ряда реакций, катализируемых диолдегидразой, глутаматмутазой и др.

Как видим, среди коферментов встречаются витамины, с которыми часто связана их биохимическая функция.

НЕОРГАНИЧЕСКИЕ КОФАКТОРЫ ФЕРМЕНТОВ

Для нормального функционирования многих ферментов необходимо наличие неорганических ионов. Катионы являются специфическими кофакторами ферментов. Например, неорганическая пирофосфатаза активируется только ионом магния. Многие киназы, лигазы и синтетазы,

действующие на фосфорилированные субстраты, могут быть активированы ионом магния и марганца. Иногда для активации фермента требуются одновременно два катиона различной валентности.

При активации ферментов наблюдается антагонизм ионов различных элементов. Например, ион магния тормозит активность кальций-активируемой АТФазы.

Помимо того, что металлы являются кофакторами, они могут входить непосредственно в состав молекул ферментов, которые называются металлоэнзимами. В истинных металлоэнзимах металл прочно связан с белковой частью фермента. При диализе раствора металлофермента не происходит отделения металла от белка.

Металл может входить в состав простетической группы фермента, являясь, например, составной частью гема. Кроме того, металл образует хелатные комплексы с функциональными группами аминокислот, входящих в состав белка.

Металлоэнзимы

НАД · H_2 : нитрат — оксидоредуктаза (1.6.6.1); содержит Mo (?);
НАДФ · H_2 : нитрат — оксидоредуктаза (1.6.6.3), содержит Mo;
Цитохром *c* : O_2 — оксидоредуктаза (1.9.3.1), содержит Cu;
o-Дифенол : O_2 — оксидоредуктаза (1.10.3.1), содержит Cu;
n-Фенол : O_2 — оксидоредуктаза (1.10.3.2), содержит Cu;
L-Аскорбат : O_2 — оксидоредуктаза (1.10.3.3), содержит Cu;
L-Триптофан : H_2O_2 — оксидоредуктаза (1.11.1.5), содержит Fe;
H_2O_2 : H_2O_2 — оксидоредуктаза — каталаза (1.11.1.6), содержит Fe;
Донор : H_2O_2 — оксидоредуктаза (1.11.1.7), содержит Fe;
Иодид : H_2O_2 — оксидоредуктаза (1.11.1.8), действует при участии Cu;

Катехол-оксигеназа (1.99.2.2), требует Fe^{++};
Карбонатгидролиаза (4.2.1.1), содержит Zn.

Свойства цитохромов растений

Цитохромы (рабочее название)	Полосы поглощения восстановленных форм, *нм*			Окислительно-восстановительный потенциал, *e*	Примечание
	α	β	γ		
a	603	—	452	+0,29	—
a_2	600	—	448	—	—
a_3Co	596—598	—	444	—	—
$a + a_3$ (пиридин-гемохромоген)	586—588	—	—	—	—
b	564	530	430	0	Чувствителен к антимицину

Продолжение

Цитохромы (рабочее название)	Полосы поглощения восстановленных форм, *нм*			Окислительно-восстановительный потенциал, *e*	Примечание
	α	β	γ		
b_3	559	529	422—425	+0,04	Обнаружен в неокрашенных тканях, микросомах. Восстанавливается НАДФ, нечувствителен к антимицину
b_6	563	—	—	—0,06	Зеленые ткани, хлоропласты
b_7	560	529	—	—0,03	Обнаружен в растениях семейства ароидных
c	550	521	415	+0,26	—
c_1	554	522	418	Между *b* и *c*	Не восстанавливается аскорбатом
f	550	526	422	+ 0,365	Листья, хлоропласты

Реакции, катализируемые ферредоксинами и другими белками, содержащими негеминное железо

Ферредоксин шпината	Фотосинтетическое восстановление НАДФ; фотосинтетическое образование АТФ; фотосинтетическое восстановление нитрита
Ферредоксины *Chromatium* и *Chloroblum*	Синтез пирувата из ацетона и CO_2; синтез α-кетоглутаровой кислоты из сукцината и CO_2; световое и темновое восстановление НАД; выделение водорода
Ферредоксины *Clostridium*	Фосфорокластическое расщепление пирувата; фиксация азота; выделение водорода; восстановление НАД; восстановление сульфита
Ферредоксин *Micrococcus*	Окисление мочевой кислоты до ксантина; фосфорокластическое расщепление пирувата; выделение водорода
Митохондриальные белки, содержащие негеминное железо	Окисление сукцината; окисление-восстановление убихинона и цитохрома *o*
Белки азотобактера и *Clostridium*, содержащие негеминное железо	Фиксация азота

ОПРЕДЕЛЕНИЕ АКТИВНОСТИ ФЕРМЕНТОВ

Для определения активности ферментов применяют следующие методы:

Химический метод для определения скорости уменьшения субстрата реакции или накопления продуктов ферментативной реакции с помощью химических приемов.

Спектрофотометрический метод применяется в том случае, когда субстрат либо продукт ферментативной реакции могут быть обнаружены по характеристической длине волны в спектре поглощения.

Микроманометрический метод (метод Варбурга) для определения активностей ферментов реакций, в результате которых выделяются либо поглощаются кислород и углекислота. С помощью этого метода определяют, например, активность оксидаз (по поглощению кислорода) и активность декарбоксилаз (по выделению CO_2).

Поляриметрический метод применяется в том случае, если в результате ферментативной реакции изменяется оптическая активность принимающих участие в реакции или возникающих веществ.

Различные виды хроматографии для выделения и определения продуктов и субстратов реакций.

ВЫДЕЛЕНИЕ И ОЧИСТКА ФЕРМЕНТОВ

Общей схемы выделения и очистки белков не существует: для каждого из них используется сочетание различных методов. Все операции по выделению и очистке фермента производятся в условиях, когда исключена возможность его денатурации.

Для извлечения внутриклеточных ферментов производят измельчение ткани и разрушение клеточных структур с помощью гомогенизации, повторного замораживания и оттаивания, обработки органическими растворителями, воздействия ультразвуком и т. д.

После разрушения ткани и клеток ферменты извлекают экстракцией водой, буферными растворами или растворами нейтральных солей. Растворы эти должны обеспечить стабильность выделяемого фермента. В полученном экстракте содержится много разных белков и низкомолекулярных соединений. Чтобы их удалить, применяют диализ против воды или разбавленных буферных растворов, а также гель-фильтрацию через сефадекс. Для отделения балластных белков используют избирательную денатурацию их либо высаливание с помощью концентрированных растворов нейтральных солей, например сульфата аммония. При строго контролируемых условиях температуры и pH солевым фракционированием можно достичь довольно хорошей очистки белковой фракции, в которой находится выделяемый фермент. Для такой же цели можно использовать разделение на сефадексах; в некоторых случаях удобно применять органические растворители.

На последних стадиях очистки, когда отделяют фермент от близких к нему по физико-химическим свойствам сопутствующих белков, используют электрофорез на бумаге, на колонках с различными наполнителями и на гелях — крахмальном, агар-агаровом, полиакриламидном и т. п. Хорошие результаты получают при использовании ионообменной хроматографии на производных целлюлозы, например на карбоксиметилцеллюлозе, диэтиламиноэтилцеллюлозе и др. Наиболее полная очистка фермента достигается в том случае, когда возможна кристаллизация его из концентрированного раствора. Контроль за выделением и очисткой фермента производится путем определения его активности на отдельных стадиях процесса.

Витамины

Витаминами называются вещества высокой физиологической активности, имеющие разнообразную химическую природу и выполняющие различные биохимические функции. Классификация витаминов сложилась исторически, и в ее обосновании отсутствует единый логический принцип. Некоторые витамины входят в состав ферментов, а другие являются промежуточными продуктами обмена веществ, переносчиками групп и т. д. Зеленые растения способны к биосинтезу витаминов, поэтому они не ощущают недостатка в витаминах, тогда как многие бактерии, грибы и корни в изолированной культуре нуждаются в готовых веществах типа витаминов. Для нормального обмена веществ растениям, человеку и животным крайне необходимо большинство открытых в настоящее время витаминов. В медицинской практике витамины делят на жирорастворимые (A, Д, E, K, F) и водорастворимые (группа B, C, P, H).

БИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ВЫЯВЛЕНИЯ ВИТАМИНОВ

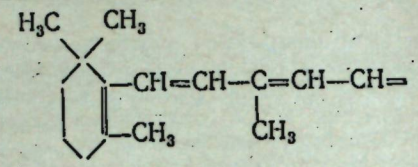
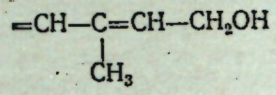
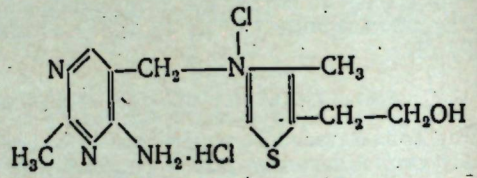
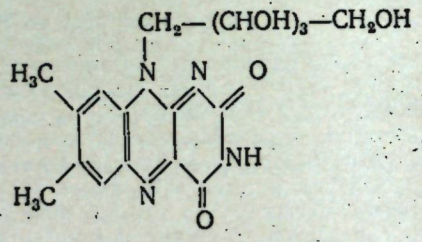
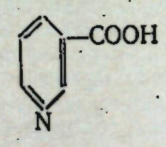
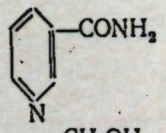
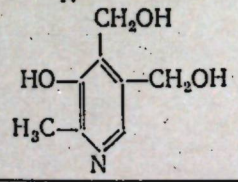
Для количественного определения витаминов существует множество физико-химических методов. В ряде случаев витамины обнаруживаются с помощью биологических проб.

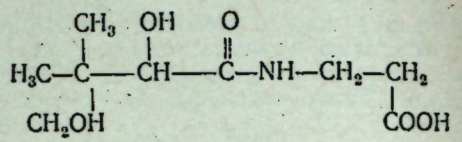
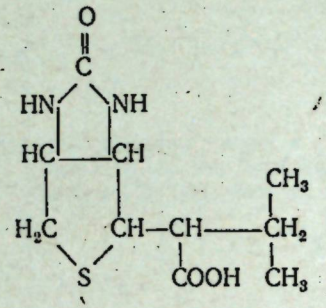
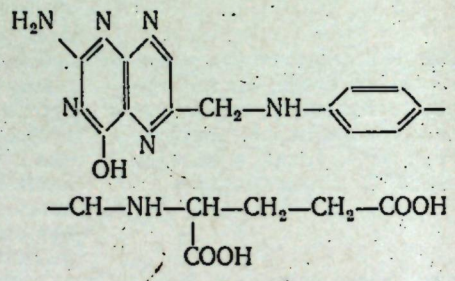
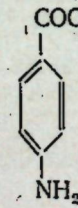
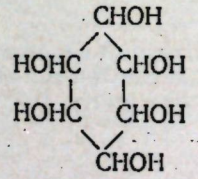
Дрожжевой тест по Риппелю

В 0,5 *л* воды растворяют 25 *г* глюкозы, 0,8 *г* KH_2PO_4, 1 *г* $(NH_4)_2SO_4$, 0,5 *г* $MgSO_4$, по 0,25 *г* NaCl, Na_2SO_4 и $CaCl_2$, 0,15 *г* K_2HPO_4 и по 1 *мг* борной кислоты, $ZnSO_4$, $MgSO_4$, $FeCl_3$. Стерилизуют в автоклаве в течение 30 *мин*, затем разливают по 50 *мл* в конические колбочки на 100 *мл* с ватными пробками, добавляют по 2 *мл* исследуемой жидкости и еще раз стерилизуют в течение 45 *мин* в автоклаве без давления. После охлаждения добавляют по одной капле промытой суспензии пивных дрожжей (примерно 20 клеток на 1 $мм^3$) и инкубируют при температуре 30° С около 3 дней. На нефелометре сравнивают плотность суспензий. О приросте дрожжевых клеток можно судить по величине осадка, получающегося после центрифугирования суспензий в пробирках с делениями. Необходимо составить стандартную кривую, используя растворы с известным содержанием витаминов.

Грибной тест на аневрин по Шопферу

В 500 *мл* дистиллированной воды растворяют 15 *г* глюкозы, 0,5 *г* аспарагина, 0,75 *г* KH_2PO_4 и 0,25 *г* $MgSO_4 \cdot 7H_2O$. Стерилизацию производят в пару без давления на протяжении одного часа, затем раствор разливают по 50 *мл* в 10 конических колб с ватными пробками: 2 колбы для контроля; к 2 колбам добавляют по 0,5 *мл* исследуемого раствора; в остальные колбы вносят по 3,0, 0,3 и 0,03 *мкг* аневрина. Все колбы засеваются суспензией спор фикомицета. Через две недели мицелий осторожно собирают, высушивают и взвешивают. По стандартной кривой для данного опыта находят содержание аневрина в опытном растворе.

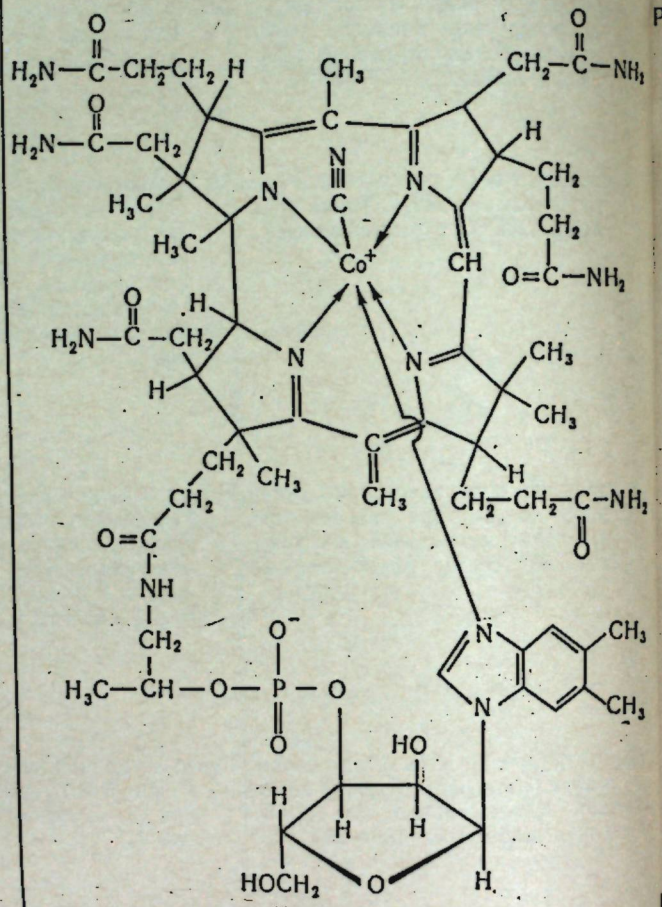
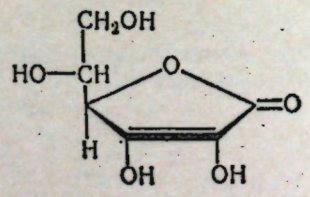
Название, синоним	Формула	Химические свойства	Распространение, биохимическая роль
Витамин А, аксерофтол. В его группу входят: A_1, A_2, неовитамин А (*цис-, транс*-изомер А), ангидровитамин А, дегидровитамин А, ретинен$_1$, (альдегид A_1), ретинен$_2$, китол	 	Растворим в жирах, чувствителен к окислению, относительно термостоек. Молекулярный вес 286,5. Точка плавления 63—64° С	Провитамин А (каротин) содержится в зеленых частях растений, в моркови и томатах, в водоросли дуналиелла солевая и т. д. Защищает эпителий, обеспечивает нормальное состояние кожи и сетчатки глаз. Химически представляет собой половину молекулы β-каротина
Витамин B_1, тиамин, аневрин, анейрин		Растворим в воде; нетермостоек. Молекулярный вес 337,3. Точка плавления 246—250° С с разложением	Обязательный компонент каждой клетки. Содержится в зеленых растениях, во внешних частях зерновок, в неполированном рисе, картофеле, пивных дрожжах, моркови. Является коферментом карбоксилазы, обеспечивает декарбоксилирование пировиноградной кислоты, регулирует углеводный обмен
Витамин B_2, рибофлавин, лактофлавин; 6,7-диметил-9-(*D*-1-рибитил)-изоаллоксазин		Растворим в воде, довольно устойчив в кислой среде, быстро разлагается в щелочной; термостоек, светочувствителен. Молекулярный вес 376,4. Точка плавления 274—282° С с разложением	В любой растительной или животной клетке; в большом количестве в дрожжах, проростках злаков, аэробных микроорганизмах, плесневых грибах. Является коферментом различных окислительно-восстановительных систем, в частности флавиновых оксидаз; входит в состав желтого фермента Варбурга
Витамин B_5, PP (от англ. *Pellagra preventing factor*), никотиновая кислота, ниацин; амид никотиновой кислоты, ниацинамид	 	Растворим в воде, термостоек. Молекулярный вес ниацина 123,1, ниацинамида —122,1. Точка плавления ниацина 236° С, ниацинамида — 128—131° С	Содержится в алейроновом слое семян и в проростках злаковых, в арахисе. Входит в состав никотинамидадениндинуклеотида (НАД) и его производных, являющихся важнейшими переносчиками энергии, активаторами фосфорного, углеводного и жирового обмена
Витамин B_6, пиридоксин, адермин, 2-метил-3-гидрокси-4,5-ди-(гидроксиметил)-пиридин		Растворим в воде, термостоек, светочувствителен. Молекулярный вес 169,0. Точка плавления 160° С	В дрожжах, семенах, проростках злаков. Является коферментом декарбоксилазы некоторых аминокислот, входит в состав трансаминаз. В организме образуется из пиридоксаля и пиридоксамина

Название, синоним	Формула
Витамин B_3, пантотеновая кислота, фактор А-Р, α, γ-дигидрокси-β, β′- диметилбутирил-β-аланин	
Витамин Н, биотин, биос-П, коэнзим *R*	
Витамин B_c, витамин М, фолиевая кислота, птероилглутаминовая кислота, *N*-[4-{[(2-амино-4-гидрокси-6-птеридил)-метил]-амино}-бензоил]-глутаминовая кислота	
Фактор Р, *p*-аминобензойная кислота	
Инозит, биос-1, мезоинозит, гексагидроксигексагидробензол	

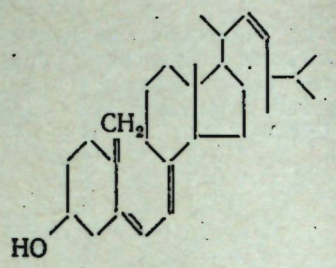
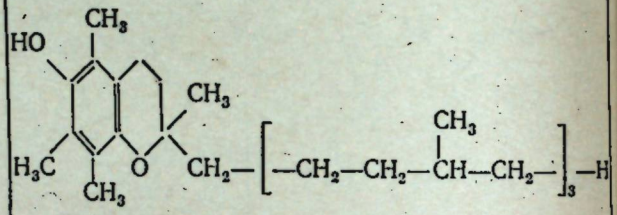
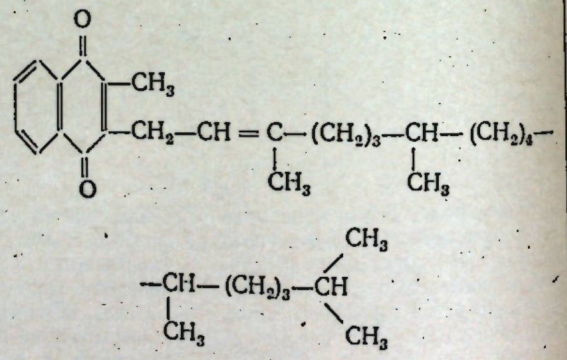
Продолжение

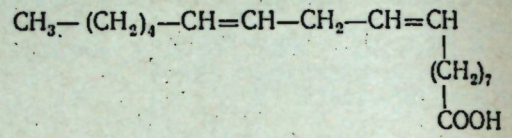
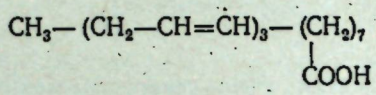
Химические свойства	Распространение, биохимическая роль
Растворим в воде, термостоек; со щелочью или кислотой распадается. Молекулярный вес 219,2. Точка плавления 77—80° С.	В дрожжах, алейроновом слое зерновок злаков. Участвует в процессах дыхания, входит в состав ацетилазы
Растворим в воде, термостоек. Молекулярный вес 244,3. Точка плавления 232° С с разложением	В отрубях, орехах, моркови, листьях. Является коферментом гексокиназы, карбоксилазы и других ферментов, принимает участие в углеводном, жировом и белковом обмене. Применяется как стимулятор роста высших растений и микроорганизмов
Растворим в воде, неустойчив, легко разрушается при нагревании, действии окислителей, восстановителей, света. Молекулярный вес 427,4	В шпинате, дрожжах и других грибах. Принимает участие в биосинтезе тимина, входящего в РНК. В растениях встречается в формах, содержащих 1, 3 или 7 остатков глутаминовой кислоты
Термостабилен, плохо растворим в воде (соли растворяются хорошо). Молекулярный вес 123,0. Точка плавления 186—187° С	Содержится постоянно в растительных и животных тканях. Необходим для роста многих микроорганизмов
Растворим в воде. Молекулярный вес 180,0. Точка плавления 215—216° С	Содержится в семенах и проростках, в дрожжах. Необходим для роста изолированных тканей и органов

Продолжение

Название, синоним	Формула	Химические свойства	Распространение, биохимическая роль
Витамин B_{12}, цианкобаламин, α-(5,6-диметилбензимидазолил)-кобамид-цианид		Растворим в воде, термостоек, на свету разлагается. Содержит порфириновое ядро, кобальт, фосфор и цианогруппу. Молекулярный вес 1355,4	Является коэнзимом, участвует в образовании красных кровяных телец. Встречается в культуральной жидкости актиномицетов
Витамин С, *L*-аскорбиновая кислота		Растворим в воде, очень чувствителен к окислению и нагреванию, нестоек. При хранении растений почти полностью разрушается. Молекулярный вес 176,1. Точка плавления 190—192° С с разложением	Содержится в зеленых растениях, картофеле, луке, редисе, лимонах, апельсинах, стручковом перце, шиповнике, незрелых плодах грецкого ореха. Важнейший компонент окислительно-восстановительных реакций, в организмах существует в окисленной и восстановленной формах. С ИУК образует активное соединение — аскорбиген

Продолжение

Название, синоним	Формула	Химические свойства	Распространение, биохимическая роль
Витамин D; в его группу входят витамин D_2, или кальциферол, D_3, или холекальциферол, и D_4	 D_2, кальциферол	Растворим в жирах, термостоек. Витамин образуется в организме из облученного эргостерола. Молекулярный вес D_2 — 396,7; D_3 — 384,7; D_4 — 398,7. Точки плавления соответственно 115—116; 84; 107—108° С	Провитамин D (эргостерин) содержится в зеленых растениях, грибах. Роль в растениях не выяснена. Способствует отложению кальция в костях у животных
Витамин E, токоферол; в его группу входят: α-токоферол, или 5,7,8-триметилтокол; β-токоферол, или 5,8-диметилтокол; γ-токоферол, или 7,8-диметилтокол; δ-токоферол, или 8-монометилтокол	 α-Токоферол	Растворим в жирах, очень термостоек, чувствителен к свету и окислению. Молекулярный вес α-токоферола 470,7. При комнатной температуре — вязкая жидкость	В зеленых частях растений содержится 10—40 *мг*% на сухое вещество, в семенах, хлоропластах (до 80 *мг*%), в цитоплазме (до 2 *мг*%); в муке разового помола, масле из зародышей ржи и пшеницы, в льняном и оливковом масле, в салате. Не найдены у бактерий, грибов и простейших. В растениях токоферолы регулируют синтез и распад каротиноидов
Витамин K; в его группу входят: K_1, или филлохинон; 2-метил-3-фитил-1,4-нафтохинон; K_2, или 2-метил-3-дифарнезил-1,4-нафтохинон; K_3, или 2-метил-1,4-нафтохинон; фтиокол, или 2-метил-3-гидрокси-1,4-нафтохинон, и K_5, или 2-метил-4-амино-1-нафтол	 K_1, филлохинон	Растворим в жирах, светочувствителен. Молекулярный вес: K_1 — 450,7; K_2 — 580,8; K_3 — 172,2. Точки плавления: K_1 — жидкость; K_2 — 53,5—54,5° С; K_3 — 106° С	Всегда содержится в хлоропластах в постоянном отношении 1 : 200 к хлорофиллу, в дрожжах, томате. Участвует в процессе фотосинтеза. У животных и человека способствует свертыванию крови

Название, синоним	Формула	Химические свойства	Распространение, биохимическая роль
Витамин F; в его группу входят кислоты: линолевая		Растворимы в жирах, стойки	В растениях как витамин не функционирует. Защищает кожу животных
линоленовая		Растворим в воде и спиртах. Устойчив при 120° С	В дрожжах и других грибах
Витамин Т, термитин	Формула точно неизвестна	Трудно растворимы в воде	В лимоне, красном перце, шиповнике, апельсине, чае. Р-витаминной активностью обладают некоторые катехины и флавоны, встречающиеся в плодах и чае. Повышает устойчивость и проницаемость стенок кровеносных сосудов
Витамин Р, цитрин	Смесь двух флавонов: эриодиктиола и гесперитина		

Продолжение

Содержание биотина и пантотеновой кислоты в растениях

Растение	Биотин, *мкг/г*	Пантотеновая кислота, *мкг/г*
Апельсин, сок	0,042—0,150	—
Арахис, семена	0,40	21,1—23,8
Бактерии		
Aerobacter aerogenes	0,60	30,0
Clostridium butylicuminae	0,49	26,9
Pseudomonas fluorescens	1,49	19,1
Serratia marcescens	0,70	20,95
Банан, плоды	0,182	10,5
Виноград, сок	0,02	—
Грецкий орех, зародыш	0,37	—
Грибы		
Coprinus atranentarius	0,18	17,0
Saccharomyces cerevisiae	0,71	42,5
Картофель, клубни	0,02—0,04	8,7—12,0
Кукуруза, зерновки	0,07—0,08	3,8—5,8
Люцерна, побеги	0,46	32,0
Малина, плоды	0,46—0,59	—
Морковь, корни	0,28—0,40	14,4—20,7
Овес, зерновки	0,17—0,24	6,2—15,2
Пшеница, зерновки	0,08—0,11	7,4—16,9
Пшеница, стебли	0,22	2,7
Рис, зерновки	0,004—0,010	6,2
Рис, отруби	0,15—0,20	6,2
Рожь, зерновки	0,05	8,2
Свекла сахарная, корни	0,027—0,040	17,0
Сорго, зерновки	0,09—0,46	4,6—14,8
Соя, семена	0,78—0,90	19,2
Томаты, плоды	0,4—1,0	16,1
Фасоль, семена	—	9,0
Ячмень, зерновки	0,08—0,20	4,4—7,2

Продолжение

Содержание аневрина и ниацина в растениях

Растение	Аневрин, *мкг/г*	Ниацин, *мкг/г*
Арахис, семена	6,8—8,8	—
Горох, семена	4,0—13,2	2,4
Грецкий орех, плоды	3,4—4,5	—
Гречиха, семена	4,2—11,0	4,4
Капуста, листья	0,8—2,4	0,21—0,57
Картофель, клубни	0,2—1,9	0,8—1,4
Кукуруза, зерновки	4,1—9,0	1,8—2,6
Лещина, плоды	3,6—8,8	—
Морковь, корнеплоды	0,3—1,8	0,30
Овес, зерновки	4,8—10,3	1,6
Просо, зерновки	1,8—9,6	—
Пшеница, зерновки	2,6—10,2	5,0—7,0
Пшеница, проростки	1,0—33,0	—
Рис, зерновки	1,2—2,7	6,9 *
Рожь, зерновки	2,4—5,9	1,3
Салат-латук, листья	0,6—2,0	0,21
Свекла, корни	0,1—0,5	0,56—0,65
Соя, семена	9,6—4,6	4,9
Томаты, плоды	0,3—1,6	0,47
Чечевица, семена	1,6—6,8	—
Шпинат, листья	0,60—1,25	0,51
Ячмень, зерновки	3,8—9,2	4,7

* Величина относится к красному неполированному рису.

Содержание биотина в листьях растений, *мкг/г* сухого вещества

Агава (*Agave* L.)	1,60
Алоэ древовидное (*Aloe arborescens* Mill.)	1,00
Амарант (щирица) (*Amaranthus* sp. L.)	0,76
Бузина кистевидная (*Sambucus racemosa* L.)	0,28
Голубика обыкновенная (*Vaccinium uliginosum* L.)	0,54
Калужница болотная (*Caltha palustris* L.)	0,12
Капуста кочанная (*Brassica oleracea* L.)	0,89
Конопля посевная (*Cannabis sativa* L.)	0,44
Лимонник китайский (*Schizandra chinensis* (Turct) Baill.)	1,06
Лук репчатый (*Allium cepa* L.)	0,38
Льнянка обыкновенная (*Linaria vulgaris* Mill.)	0,47
Люцерна посевная (*Medicago sativa* L.)	0,32
Мак снотворный (*Papaver somniferum* L.)	0,39
Мать-и-мачеха (*Tussilago farfara* L.)	1,57
Одуванчик обыкновенный (*Taraxacum officinale* Wigg.)	0,59
Орех маньчжурский (*Juglans manshurica* Maxim.)	0,94

Осина (*Populus tremula* L.)	0,69
Подорожник средний (*Plantago media* L.)	0,39
Подсолнечник (*Helianthus annuus* L.)	0,67
Чистотел большой (*Chelidonium majus* L.)	1,15

Содержание аскорбиновой кислоты в растениях, *мг*-% на сырое вещество

Абрикосы, плоды	2,0—9,5	Рябина, плоды сладких сортов	50—150
Актинидия, »	500—1000	Салат кочанный, листья	20—100
Апельсины, »	26—40	Сливы, плоды	1—2
Арбуз, »	2,7—8,5	Смородина красная, плоды	37—53
Банан, »	10—17	Смородина черная, плоды	76—300
Вишня, »	1,0—11,0	Смородина белая, плоды	80
Горох зеленый, семена	19,8	Спаржа, корневище	10—67
Грейпфрут, плоды	24,0	Томат, плоды	20—50
Грецкий орех, листья	95—1037	Хрен, корень	136—200
Грецкий орех, оболочки зеленых плодов	305—1290	Цитрусовые, плоды	30—60
Дыня, плоды	10—33	Шпинат, листья	14—222
Капуста кочанная, листья	25—70	Шиповник (средняя и северная полоса СССР), плоды	700—4500
Капуста цветная, соцветия	70	Шиповник (южная полоса СССР), плоды	200—500
Картофель свежий, клубни	35—37	Яблоня (средняя полоса СССР), плоды	15—40
Крыжовник, плоды	16—32	Яблоня (южная полоса СССР), плоды	5—15
Лимонный сок	75—87		
Малина, плоды	20—40		
Морковь, корнеплод	1—13		
Облепиха, плоды	200—400		
Перец стручковый, плоды	150—400		

Примечание: особенно богаты аскорбиновой кислотой ткани незрелых плодов грецких орехов. Содержание витамина С может достигать 25% на сухой вес.

Содержание токоферолов в растительных материалах, *мг*-%

Масло из абрикосовых косточек	40	Масло горчичное	30
арахисовое	20—40	касторовое	50—110
		кокосовое	55—100

Масло		Масло	
конопляное	40	из пшеничных зародышей	100—500
кукурузное	70—250	рапсовое	55
льняное	33—100	сезамовое	18—150
маковое	28—44	соевое	5—212
миндальное	50	Листья	
оливковое	5—30	петрушки	15—30
ореховое (лещина)	45	салата кочанного	9—56
пальмовое	15—110	шпината	4—50
подсолнечное	60—70		

Содержание витаминов в свежих плодах и овощах

Растение	Рибофлавин, *мкг* на 100 *г*	Фолиевая кислота, *мкг/г*	Каротин, *мг* на 100 *г*
Абрикос, плоды	10	—	5,0—16,0
Апельсин, »	30	—	0,02—0,30
Арбуз, »	69	0,9	0,05—0,08
Брюква, корень	26	—	Следы
Виноград, плоды	20	3,3	0,02—0,30
Груша, »	30	—	Следы (0,3)
Земляника, »	34	—	0,03—0,40
Капуста белокочанная, листья	—	2,9	0,03—0,50
Капуста цветная, соцветие	50	4,0	0,1—0,2
Лук репчатый, репка	20	—	Следы
Лук репчатый, листья	50	—	1,3—5,9
Перец стручковый, плоды	30	—	0,4—4,6
Петрушка, корень	—	2,8	6,5—10,0
Редис, »	25	—	Следы
Салат, листья	40—70	1,5	3,0—5,0
Свекла, корень	45	2,4	Следы
Слива, плоды	20	—	0,1—0,8
Смородина черная, плоды	—	—	0,7—2,0
Томат, »	45	1,7	0,2—1,6
Шиповник, »	6—30	—	4,1—6,7
Шпинат, листья	143—570	5,8	5,0—15,0
Яблоня, плоды	20—90	3,3	Следы (0,3)

Ростовые вещества

Ростовыми веществами (фитогормонами, ауксинами, стимуляторами, активаторами, ингибиторами, ретардантами и т. д.) называют группу веществ, которые регулируют ростовые процессы в растениях. Особенность природных и синтетических ростовых веществ заключается в том, что они действуют в исчезающе малых количествах (порядка нескольких частей на миллион частей воды), поэтому их относят к олигодинамическим веществам. Ростовые вещества участвуют в процессах клеточного

деления, дифференциации тканей, эмбриогенеза. Затрагивая функции ДНК и РНК, они оказывают большое влияние на основные процессы жизнедеятельности: синтез ферментов, дыхание, корневое питание, фотосинтез, передвижение и мобилизацию веществ. Ростовые вещества регулируют физиологические и морфологические корреляции, обеспечивая существование растения как единого целого; они играют важную роль в регенерации утраченных органов, в переходе растений к генеративному развитию или вхождению в состояние покоя и т. д.

Рост растений представляет собой интегральный процесс, состоящий из последовательно сменяющихся этапов, например деления ядра, деления протопласта, образования срединной пластинки, растяжения клетки, образования стенки и дифференциации и т. д. С позиции индивидуума можно выделить более общие процессы: рост органов, остановку роста при активной жизнедеятельности, остановку жизнедеятельности (покой), образование отделительного слоя и опадение органа, возобновление жизнедеятельности и возобновление роста и т. д. или приспособительные реакции: тропизмы, настии, образование каллуса и заживление ран, регенерация и пр.

Регуляторная роль ростовых веществ заключается в том, что одни запускают в ход частную реакцию или процесс, другие — замедляют и останавливают это действие. В начале изучения ростовых веществ были попытки все многообразие ростовых реакций связать с действием одного ауксина (индолилуксусной кислоты), который в зависимости от концентрации оказывает то стимулирующее, то ингибиторное влияние. Благодаря открытию целого ряда новых ростовых веществ становится все более очевидным, что каждая ростовая реакция регулируется парой эндогенных регуляторов, один из которых является активатором, а другой — тормозителем. Например, такой фитогормон, как индолил-уксусная кислота, может участвовать во многих ростовых реакциях в паре с другими фитогормонами — гиббереллиновой или абсцизовой кислотой, которые выступают то как антагонисты, то как синергисты. Иными словами, каждый фитогормон встречает в частной реакции антагониста, который снижает или полностью снимает его действие, однако постоянных антагонистов для всех реакций, по-видимому, нет, так как антагонисты для одной ростовой реакции действуют как синергисты в другой.

Изучение ростовых веществ открывает возможности практического регулирования роста растений, что привлекло к ним очень большое внимание исследователей. Несмотря на огромное число открытий в этой области, существует еще много неясного, что относится и к достаточно запутанной и неустоявшейся терминологии. Препараты природных ростовых веществ, особенно синтетические ростовые регуляторы, являющиеся близкими аналогами природных, имеют большое практическое применение для управления процессами роста и вегетативного размножения растений, для борьбы с опадением завязей, для искусственного дозаривания плодов, уничтожения сорняков, дефолиации, десикации и т. д.

Ростовые вещества обладают большой универсальностью действия. Их участие прослеживается на различных стадиях онтогенеза и на разных уровнях организации живой материи.

Рассмотрим свойства и распространение в растениях основных групп ростовых веществ.

β-Индолилуксусная кислота (ИУК), или гетероауксин, образуется в растениях из аминокислоты триптофана через триптамин и индолилацетальдегид либо через индолилиминопропионовую кислоту, индолилпировиноградную кислоту и индолилацетальдегид или через индолиламинопропионовую кислоту, индолилэтиламин, индолилацетонитрил и индолилацетамид. Разрушение ауксинов и благодаря этому регулирование их уровня осуществляются путем окисления при участии комплексного фермента ауксиноксидазы, или ИУК-оксидазы.

ИУК и ее производные (β-индолилацетальдегид, β-индолилацетонитрил, метил- и этил-β-индолилацетат, β-индолилпировиноградная кислота) обнаружены во многих растениях и оказывают в общем сходное действие, очевидно, вследствие относительно легкого взаимного превращения.

ИУК изучена относительно больше других ауксинов. Возможно, поэтому некоторые авторы считают ее главным ауксином в растениях, хотя такая абсолютизация роли одного из компонентов протоплазмы заведомо неправильна, ибо важность того или иного соединения всегда относительна: в одни периоды оно важно, в другие — менее важно, в третьи — вообще не нужно.

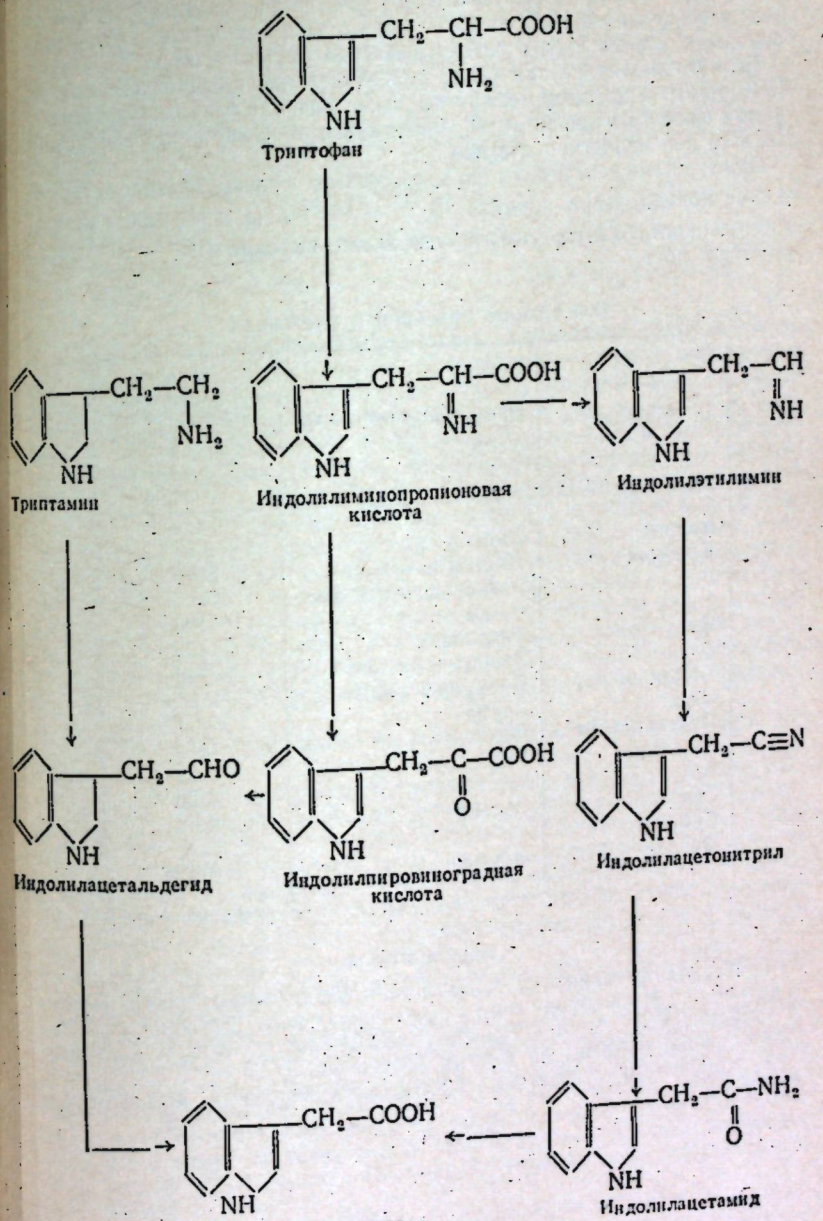
ИУК способна образовывать комплексные соединения с аскорбиновой кислотой, аминокислотами и белком, в связи с чем она характеризуется очень широким спектром физиологического действия. Известно несколько гипотез о механизме участия ИУК в процессах роста. Чаще всего считают, что ИУК влияет на растяжение клеточных оболочек, активируя включение в них целлюлозных молекул. Установлено, что ИУК ингибирует пектинметил-эстеразу, которая деметилирует пектин. Это способствует более интенсивному образованию оболочек. Благодаря такому действию ИУК способствует растяжению клеток и, следовательно, общему росту органов, тропическим и настическим изгибам и т. д.

Ауксины активируют биосинтез высокомолекулярных соединений (белков, клетчатки, пектиновых веществ) и задерживают их распад; поэтому они замедляют опадение листьев и других органов, способствуют заложению придаточных корней. Увеличение уровня ауксинов в каком-либо органе усиливает приток к нему фотоассимилятов и питательных солей, поэтому распределение ауксинов в растении определяет потоки транспортируемых веществ и корреляцию роста основного и дополнительных стеблей.

Согласно теории Холодного—Вента ауксин образуется в точках роста из неактивного предшественника и, опускаясь базипетально, способен поляризоваться, т. е. распределяться неравномерно под действием бокового освещения или силы тяжести. Такое неравномерное распределение приводит к усилению роста на одной из сторон стебля или корня и к появлению соответствующего изгиба. Эта теория оспаривается и находит новые подтверждения уже около 45 лет.

В растениях содержатся и другие еще не изученные индолпроизводные. Как правило, растения хорошо синтезируют нужные им количества ИУК, но эта способность у разных органов выражена неодинаково. По-видимому, если бы каждая клетка могла синтезировать любое количество ИУК, то последняя потеряла бы значение регулятора ростовых процессов в растениях. Ткани растений постоянно ощущают недостаток ауксинов, и экзогенный ауксин оказывает на них очень сильное действие. Это навело некоторых исследователей на мысль, что высшие

Схема биосинтеза индолилуксусной кислоты



зеленые растения неспособны к самостоятельному биосинтезу ИУК (гетеротрофны по ИУК) и получают ее от микроорганизмов. Несмотря на то, что многие микроорганизмы (бактерии, грибы) синтезируют и выделяют в среду много ИУК (такой обмен с высшими растениями вполне возможен), все же идея о гетеротрофности растений по ИУК неверна.

Если бы любая клетка была способна к неограниченному синтезу ИУК, то это вещество потеряло бы свое значение регулятора коррелятивных взаимоотношений между органами и растение не могло бы существовать как целостная система.

При экзогенном действии ИУК оказывает неспецифическое действие: низкие концентрации порядка 10^{-12} — 10^{-4}-м. (в зависимости от чувствительности объекта) стимулируют, более высокие (10^{-3}—10^{-2}-м.) — угнетают рост.

Содержание ауксинов в растениях

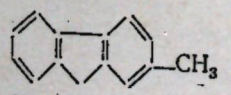
Растение	Орган или ткань растения	Концентрация, эквивалентная 1 *мг* гетероауксина на 1 *кг* веса сырого вещества
Ананас	Листья	0,011
Конопля	Листья и стебли	5—30
	Развивающиеся плоды	100
Кукуруза	Эндосперм	105
	Зерно	148
Лилия	Верхушка стебля	84
Овес	Зерно	1
Подсолнечник	Стебель	0,74
Пшеница	Эндосперм	22
Рис	»	0,25
Свекла	Семена	0,05
Турнепс	»	0,25
Фасоль	Листья	0,008

ГИББЕРЕЛЛИНЫ

Гиббереллины являются сильнейшими активаторами роста. Первоначально они были обнаружены в выделениях гриба *Gibberella fujikuroi* (в конидиальной стадии — *Fusarium moniliforme*), а позднее аналогичные вещества найдены во многих растениях.

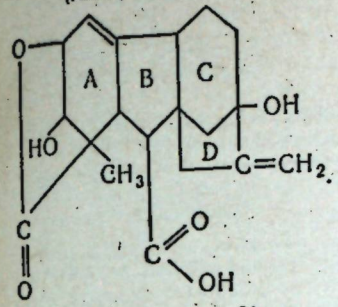
В химическом отношении гиббереллины являются производными гибберена.

Гибберен



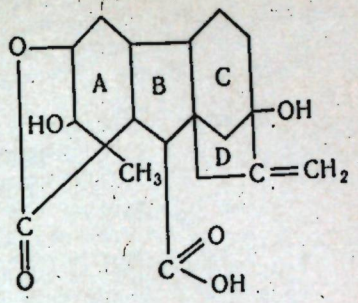
Молекулярный вес 180

Гибберелловая кислота (гиббереллин A_3)



Молекулярный вес 346

Дигидрогибберелловая кислота (гиббереллин A_1)



Молекулярный вес 348

Высокие концентрации гиббереллинов, в отличие от ИУК, нетоксичны. Гиббереллины интенсивно стимулируют рост стеблей за счет вытягивания междоузлий, вызывают стрелкование у розеток длиннодневных растений, которые выращиваются на коротком дне, возвращают генетически карликовые формы к исходным размерам. Обработка гиббереллином часто приводит к хлорозу, болезненному вытягиванию стеблей. Хотя гиббереллины, как и ИУК, увеличивают растяжение клеток, действие их на биохимические процессы во многом противоположно. Так, гиббереллины индуцируют процессы синтеза гидролитических ферментов, например α-амилазы, усиливают накопление гидролизованных форм и мономеров (аминокислот, сахаров, пуриновых и пиримидиновых оснований), задерживают синтезы белка, клетчатки, крахмала, нуклеиновых кислот, хлорофилла. Полагают, что гиббереллины блокируют активные группы ферментов, окисляющих ИУК (ИУК-оксидазы, флавиновые оксидазы и др.). Это влечет за собой накопление ауксинов и усиление роста.

Идентифицировано более десятка гиббереллинов, активность которых неодинакова.

О содержании гиббереллиноподобных веществ (ГПВ) в высших растениях можно судить по таким данным: в незрелых семенах фасоли содержится такое их количество, которое по своему действию эквивалентно 0,25 *мкг* гиббереллина A_3 на 1 *г* сырого вещества; в сухих семенах пшеницы, гороха, конских бобов — только 0,004 *мкг*, в стеблях проростков гороха — 0,0016 *мкг*; в ацетоновых экстрактах из семян и проростков люпина — до 17,0 *мкг*, а в эхиноцистисе крупноплодном (*Echinocystis macrocarpa* Green.) — 25 *мкг*.

У растений, выращенных на длинном дне, содержание ГПВ больше, чем на коротком.

Гиббереллины обнаруживают активность в очень низких концентрациях. Например, доза в 0,05 миллиардной доли грамма гиббереллина, нанесенная на зону опадения черешка, стимулирует сбрасывание листа хлопчатника. Обычно применяется 0,01%-ный раствор гиббереллина A_3, или гибберелловой кислоты (ГК), который наносится по капле (0,04—0,05 *мл*) в сутки на точку роста. Для получения эффекта достаточно 3—8 капель. При внесении ГК в почву снижается его эффективность в 8—10 раз.

Обработка ГК вызывает повышение качества и выхода волокна у конопли, стимулирует рост травы после укоса, повышает урожай

винограда, томатов, огурцов и других растений. Для обработки полевых культур применяют опрыскивание листьев. Доза, способная вызвать повышение урожая, колеблется от 2 до 70 *г* ГК на гектар.

Положительное действие ГК оказывают на растение лишь при хороших условиях питания и то не на все виды. Например, под влиянием

Действие гетероауксина и гиббереллинов на растения (по Бояркину и Дмитриевой)

Гетероауксин	Гиббереллин
Кривая, выражающая зависимость между концентрацией и ростом, имеет ясную вершину оптимума. Высокие концентрации токсичны	Кривая, выражающая зависимость между концентрацией и ростом, имеет в большинстве случаев плоский «потолок». Высокие концентрации не токсичны
На свету не стимулирует роста стеблей у цельных растений и, в частности, не вызывает стрелкования у розеток однолетних и двухлетних длиннодневных растений	На свету сильно стимулирует рост стеблей растений и, в частности, вызывает стрелкование у розеток однолетних и двухлетних длиннодневных растений
Не оказывает действия на генетически карликовые формы растений (гороха, кукурузы и др.)	Возвращает карликовые формы растений к нормальным размерам исходных фенотипов
При нанесении на декапитированную верхушку растений задерживает развитие боковых почек	При нанесении на декапитированную верхушку стимулирует рост боковых почек
Дает положительную реакцию с пробой на изгиб колеоптилей и с гороховой пробой Вента	Не дает реакции с обеими пробами
Полярность передвижения хорошо выражена	Полярность передвижения не выражена
Вызывает эпинастию у листьев	Не вызывает эпинастии у листьев
Стимулирует образование корней	Не стимулирует и даже задерживает образование корней
Не вызывает хлороза	Вызывает хлороз
Не нарушает состояния покоя у клубней картофеля	Вызывает прорастание покоящихся клубней картофеля

ГК увеличение длины стебля более чем на 50%, по сравнению с контролем, обработанным водой, отмечено у таких растений, как арахис, астра садовая, баклажан, белена, бобы, вика, георгин, герань, горох, дуб, ипомея, капуста, картофель, клен сахарный, кукуруза, лук-татарка, махорка, огурцы, перец стручковый, перилла, петуния, подсолнечник, помидоры, пшеница, рис, рододендрон, роза, ряска, салат дикий, самшит, свекла, сельдерей, соя, табак, тростник сахарный, тюльпанное дерево, фасоль, цитрусовые, чай, шалфей.

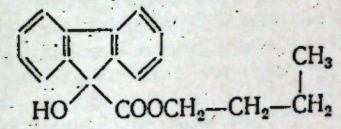
Увеличение длины стебля менее чем на 50%, по сравнению с контролем, отмечено у таких растений, как гречиха, клевер, лен, овес, рапс, репа, тополь, яблоня дикая, ячмень. Не обнаружено действие гиббереллина на гладиолус, клоповник (кресс), сосну веймутову. По-видимому, это связано с различиями в поступлении ГК через эпидермис.

Известны вещества, физиологическое влияние которых противоположно гиббереллину: они ослабляют или снижают его действие. Вначале было обнаружено антигиббереллинное действие трииодбензойной кислоты, которая задерживает ее передвижение по растению. Затем найдены синтетические антагонисты ГК: триметиламмоний бромид (для его изготовления смешивают стехиометрические количества триметиламина и бромистого аллила), [2-хлороэтил]-триметиламмоний хлорид, [2-бромоэтил]-триметиламмоний бромид, [2,3-*n*-пропилен]-триметиламмоний хлорид и т. д. Эти вещества применяются в концентрациях 10^{-2}—10^{-6} *моль* и вносятся теми же способами, что и гиббереллин.

МОРФАКТИНЫ (АНТИГИББЕРЕЛЛИНЫ)

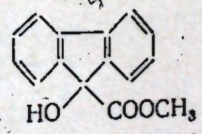
Из семян фасоли и бобов, зеленых проростков гороха, тканей цветущей конопли экстрагировано неизвестное вещество, которое не влияет на биотест, но прекращает действие гиббереллина. Его назвали антигиббереллином. Затем были получены синтетические вещества с такими же свойствами, названные *морфактинами*. Химически они близки к гиббереллинам. Выпущены пока два препарата — бутиловый эфир 9-оксифлуоренкарбоновой кислоты (сокращенно *флуоренол*) и 9-метиловый эфир 2-хлор-9-оксифлуоренкарбоновой кислоты (сокращенно *хлорфлуоренол*).

Флуоренол



Молекулярный вес 282

Хлорфлуоренол



Молекулярный вес 262,5

Морфактины легко растворимы в метаноле, ацетоне, бензоле, этаноле и очень плохо в петролейном эфире и воде. Они легко поступают в растение через листья или корни, передвигаются и накапливаются в растущих частях. Подавляют рост и органогенез только молодых частей, не влияя на старые органы. Действие у них медленное, но устойчивое: растения остаются укороченными, все органы уменьшены. Из-за подавления апикальной почки происходит беспорядочное ветвление и низкокустовое состояние растений. Действие начинает проявляться при концентрации $8 \cdot 10^{-10}$ *моль*. Морфактины снимают влияние не только

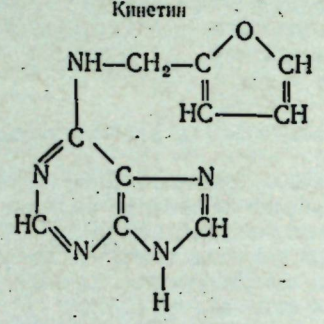
ГК, но и подавляют некоторые реакции, вызванные ауксинами. Кроме того, они обладают самостоятельным формативным действием, вызывая беспорядочный рост проростков, причем ни ГК, ни ИУК не могут прекратить их влияние, поэтому морфактины нельзя считать антигиббереллинами.

Морфактины действуют синергически с 2,4-дихлорфеноксиуксусной и 2,4,5-трихлорфеноксиуксусной кислотами.

КИНИНЫ

Кинины — вещества, активирующие клеточное деление. Основной представитель этой группы — кинетин (6-фурфурилметиламинопурин) впервые обнаружен в гидролизате дрожжей.

Кинетин



Молекулярный вес 215,2

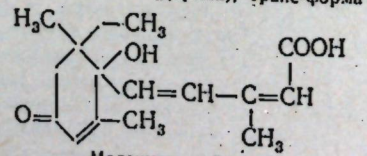
Наиболее характерным физиологическим действием кинетина является задержка выцветания хлорофилла у листьев в темноте. Обработанные кинетином листья остаются зелеными, к ним усиливается приток питательных веществ. Кинетин является фактором, ускоряющим деление клеток дрожжей и клеток высших растений в изолированной культуре.

Кроме кинетина, используются такие цитокинины: 6-[-3-метил-2-бутениламино]-2-метилтио-9-β-*D*-рибофуранозилпурин и 6-[3-метил-2-бутениламино]-9-β-*D*-рибофуранозилпурин. Оптимальное действие они проявляют при концентрациях порядка 0,7 *мкм/л*. 6-(γ,γ-диметрилаллил) аминопурин входит в состав некоторых транспортных РНК в качестве минорного основания.

АБСЦИЗОВАЯ КИСЛОТА
(Абсцизины I и II, или дормины)

Вхождение растений в состояние покоя сопровождается накоплением природных ингибиторов роста, которые получили название *дорминов* (от англ. *dormancy* — покой). Опадение листьев регулируется веществами — *абсцизинами* (от англ. abscission). После химической идентификации дормины и абсцизины оказались одним и тем же веществом.

Абсцизин II (дормин), транс-форма



Молекулярный вес 264

Абсцизины — природные ингибиторы роста, действующие в 100—200 раз более низких концентрациях, чем фенольные ингибиторы роста. Так, в дозе 0,1—10 *мг/л* они подавляют прорастание злаков, в дозе 2 *мг/л* тормозят рост апикальных почек, в дозе 2 *мг/л* тормозят рост отрезков мезокотилей овса. Им принадлежит широкий спектр действия: ускорение лизогенного разрушения стеблевой паренхимы, образования отделительного слоя и опадения листьев (антиауксины); задержка цветения, распускания почек (антигиббереллины) и задержка деления клеток культуры тканей (антикинины).

Во многих растениях обнаружены абцизины, причем в старых органах их накопляется во много раз больше, чем в молодых. Содержание в общем невелико и составляет величину порядка 1—10 *мг* на *кг*; повышенное содержание дормина установлено для плодов шиповника, стенок коробочек хлопчатника, старых листьев березы.

Абсцизин получают синтетически в форме рацемата, который в 2 раза менее активен, чем природная транс-форма. В растениях абсцизины довольно легко превращаются в неактивные формы, поэтому от мысли использовать их в качестве нетоксичных дефолиантов, гербицидов и консервантов, вводящих растение в состояние покоя, пока что пришлось отказаться.

ЭТИЛЕН

Ненасыщенный углеводород — этилен $CH_2{=}CH_2$, ростовое действие которого известно давно и нашло применение в практике искусственного ускорения дозревания плодов, в последние годы обнаружен в растущих тканях многих растений и отнесен к группе природных ростовых веществ. Этилен не только ускоряет процессы созревания сочных плодов, но и вызывает эпинастию черешков и листьев, опадение листьев, замедляет рост растений и при определенных концентрациях вызывает образование придаточных корней и пробуждение спящих почек. Доказано его взаимодействие с ИУК; существует гипотеза, что ИУК принимает участие в ростовых процессах не прямо, а при посредстве образующегося при ее воздействии этилена. Однако во многих случаях этилен выступает как антагонист ауксина: активирует распад высокомолекулярных соединений и затормаживает их синтез, ослабляет действие ауксина.

БИОГЕННЫЕ СТИМУЛЯТОРЫ
(По В. П. Филатову)

Разнообразные ткани растений и животных, отделенные от организма и поставленные в неблагоприятные условия (например, на холод), вырабатывают вещества неспецифической природы, которые способствуют регенерации нормальных функций и повышению их жизнедеятельности. Природа их еще не раскрыта; предполагают, что это органические кислоты дыхательного цикла, в частности, янтарная, фумаровая и др.

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ПРИРОДНЫХ РОСТОВЫХ ВЕЩЕСТВ

Извлечение ростовых веществ из растительного материала производится методом улавливания в агаровые блоки (диффузионный метод) или экстрагированием с помощью различных растворителей.

Метод улавливания применяется для изучения диффузии и передвижения ростовых веществ из почек, отрезков стебля, корней и других органов растения, которые помещают на кубики из агара. Метод не дает представления об истинном содержании ростовых веществ и пригоден лишь для оценки их передвижения и выделения.

Экстракционный метод позволяет определить количество ростовых веществ. Свежий, высушенный, лиофилизированный или фиксированный иным способом материал экстрагируется эфиром, хлороформом, спиртом, водой и др.

Эфирная экстракция проводится следующим образом. Эфир очищают от перекисей, добавляя к 1 *л* порошкообразный $FeSO_4$ (закисную соль) в количестве 2,5 *г* и примерно 0,5 *г* CaO, затем все слегка встряхивают. Доливают 2 *мл* дистиллированной воды и вновь сильно взбалтывают, после чего перегоняют на водяной бане при 50—60° С в чистую сухую посуду, отбрасывая первые и последние порции по 50 *мл*. Раствор следует хранить на холоду, закрывая корковой пробкой, которая препятствует самоокислению эфира. Высушивание эфира химическими средствами не рекомендуется.

Извлечение ростовых веществ из свежего грубо измельченного материала производится настаиванием его в соотношении 1 : 5 до 1 : 50 на протяжении 1,5—2 *час* (свободные ауксины) или 20—24 *час* (связанные ауксины). Сухой материал перед экстракцией увлажняется (на 1 *г* — 2 *мл* воды), так как из абсолютно сухого материала эфир не извлекает ростовых веществ.

Хлороформенная экстракция начинается с очистки реагента. Она производится путем трех-, пятикратного взбалтывания с равным объемом воды, высушивания в течение 16 *час* с безводным Na_2SO_4, двухкратного взбалтывания с H_2SO_4 ($d = 1{,}84$), восьмикратного промывания водой, а затем высушивания с Na_2SO_4 и перегонки.

Свежий растительный материал растирают последовательно с тремя порциями хлороформа, который можно подкислить 0,1-н. HCl. Экстракт отделяют от водной фазы и растительных частиц. Вместо хлороформа можно применять четыреххлористый углерод.

Спиртовая экстракция состоит в том, что материал настаивается на протяжении 1—2 *час* на холоду в трех-, десятикратном количестве 96%-ного этилового спирта (фиксация), после чего материал кипятят в течение 12 *час* в том же спирте на водяной бане с обратным холодильником.

Водная экстракция позволяет извлечь в десятки раз больше ростовых веществ, чем при использовании органических растворителей. Однако ее применяют с осторожностью, опасаясь ошибок, связанных с тем, что возможны извлечения посторонних веществ или биохимические превращения в экстрагируемом материале. Вместе с тем условия экстракции водой ближе всего к естественной среде действия ростовых веществ. Поэтому воду применять можно с учетом источников погрешностей.

Вода хорошо экстрагирует вещества из сухих или убитых тканей, которые не нуждаются в особом измельчении. Свежие живые ткани необходимо хорошо измельчать при замораживании или кипячении.

Извлекая тормозители или колины, настаивают в течение 24 *час* грубо измельченный материал при 18—20° С в следующих соотношениях: свежие листья, плоды и корни — 1 : 3; сухие плоды и семена — 1 : 10; сухие листья, солома, подстилка — 1 : 30 — 1 : 50.

Схема препаративного выделения природных фенольных ингибиторов роста (по В. И. Кефели и Р. Х. Турецкой)

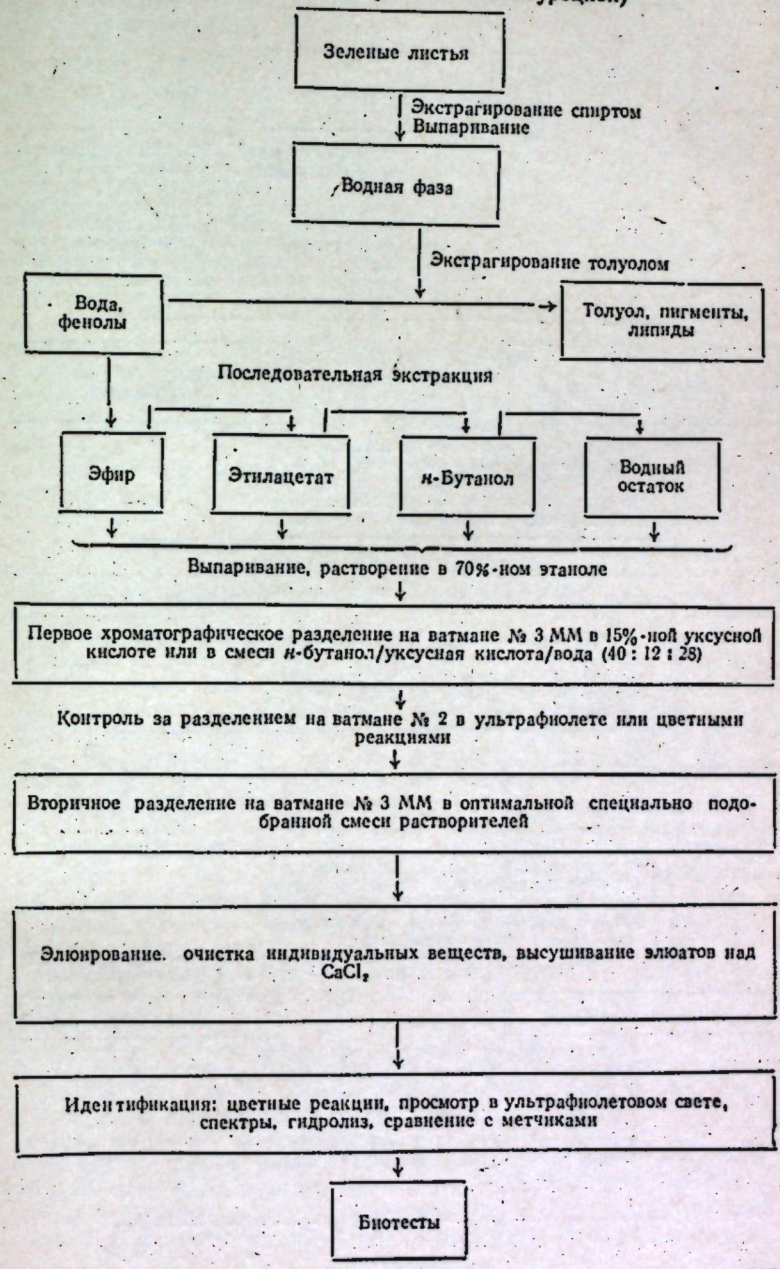
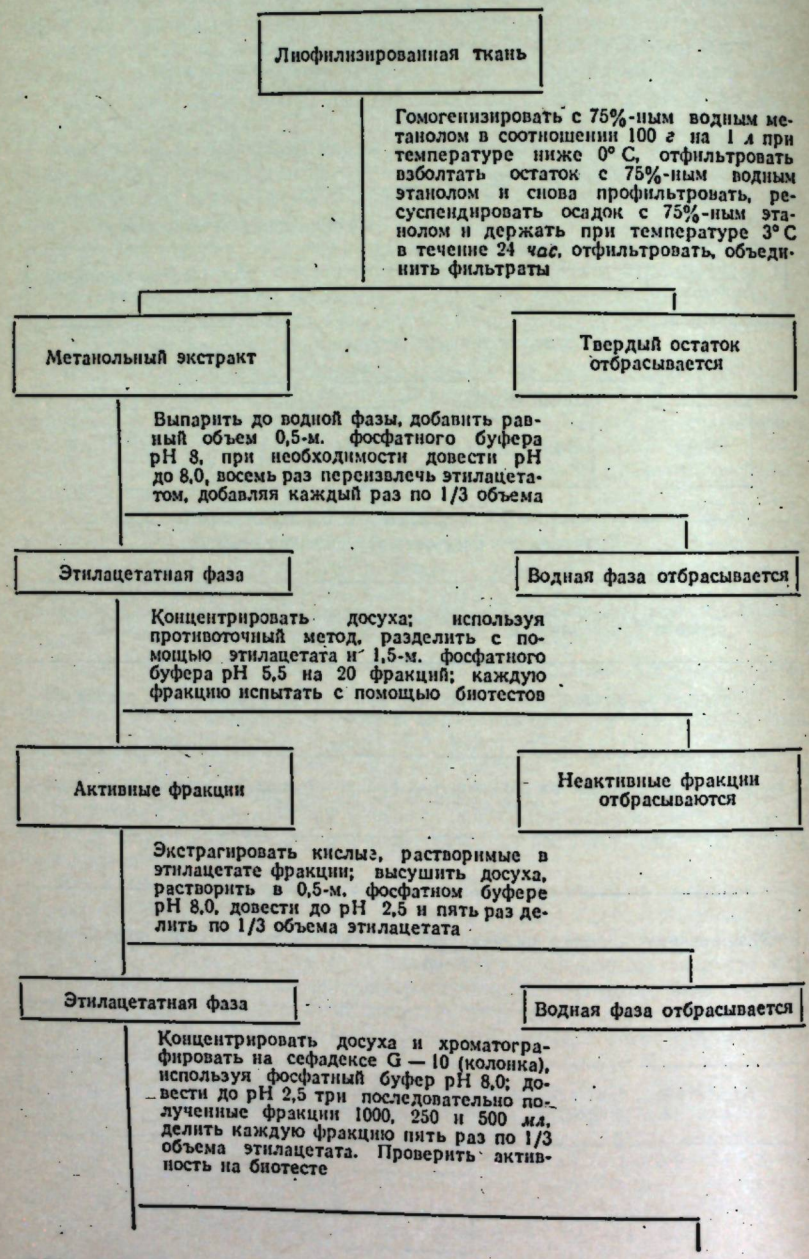
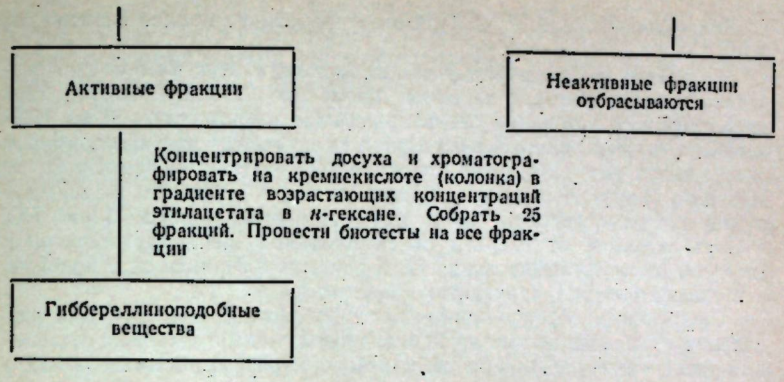


Схема выделения и очистки гиббереллиноподобных веществ из растительных тканей (по Крозьеру, Аоки и Фарису)





Экстрагирование свежего материала производится либо при 0—4° С, либо при кипячении воды, чтобы избежать ферментативных изменений субстрата. При соотношениях от 1 : 1 до 1 : 20 вместо воды иногда применяют 0,01-м. KH_2PO_4, 0,5-н. HCl или подщелачивают экстракт до pH 9—10.

Успешно применяются ацетон, этилацетат, метиловый спирт и другие растворители.

Очистка и разделение смеси ростовых веществ из экстрактов

Фракционирование на кислые и нейтральные ауксины (по Кеглю, Гуттенбергу, Ларсену). Сухой остаток из выпаренного эфирного экстракта растворяют водой; отделив часть его для определения суммы ауксинов, добавляют насыщенный раствор $NaHCO_3$ в соотношении 1 : 10 и трижды взбалтывают с равными количествами эфира, который отделяют на делительной воронке. Эфир выпаривают на водяной бане, остаток растворяют в воде, получая нейтральные ауксины, представленные альдегидом ИУК и тормозителями. Раствор осторожно подкисляют 10%-ной винной кислотой или 0,5-н. HCl до pH 2,5—3,0, вновь встряхивают с эфиром, который затем отделяют и выпаривают, получая кислые ауксины (органические кислоты). При подкислении можно пользоваться метилоранжем; подкисление следует прекращать в момент перехода от желто-оранжевого к светло-красному + 2 капли кислоты; индикатор остается в водной фазе.

Инактивирование кислотой и щелочью. Эфирный экстракт делят на три части и выпаривают досуха; к одной части приливают 5%-ную HCl, к другой — 1-н. KOH, третью оставляют для определения суммы веществ. Растворы выдерживают в течение 3,5 *час* на кипящей водяной бане; после охлаждения нейтрализуют и переводят в эфир. ИУК в кислоте разрушается и остается в щелочи; индолацетонитрил в кислоте сохраняется, а при обработке щелочью превращается в ИУК.

Ферментативное инактивирование ИУК ауксиноксидазой. От ИУК в смеси можно избавиться, подвергая ее разложению особым ферментом, который получают в виде холодной водной вытяжки (1 : 1) из хорошо растертых этиолированных семидневных проростков гороха. Водный экстракт смешивают с равным объемом вытяжки и инкубируют в течение

5 *час* при температуре 37° С. При этом происходит полное разложение ИУК.

Разделение на хроматографических колонках. Ауксины можно разделять методом Линзера на окиси алюминия. Колонку высотой 22 и диаметром 2 *см* заполняют окисью алюминия и промывают 50 *мл* 96%-ного спирта. 50 *мл* спиртового экстракта пропускают при просасывании снизу, после чего разделение ауксинов производят при помощи 50 *мл* 96%-ного спирта. Колонку затем выталкивают, выделяют флуоресцирующие в ультрафиолете зоны, которые нейтрализуются 0,5-н. HCl и освобождаются от гидрата окиси алюминия центрифугированием. Во время хроматографирования ИУК остается в верхнем слое колонки, а индолацетонитрил проходит в фильтрат.

Аналогичным образом применяют целлюлозный порошок для разделения в восходящем токе изопропаноловой смеси, а сахарный порошок или мел — для разделения петролейным эфиром ростовых веществ неиндольной природы.

Хроматография на бумаге. Исследуемые экстракты, предварительно сгущенные упариванием при невысокой температуре и разрежении,

Растворители для хроматографии индолпроизводных на бумаге

Состав растворителя, способ хроматографирования	Назначение
Изопропанол/вода/25%-ный аммиак (10 : 1 : 1)	Для разделения индолпроизводных
Бутанол или изопропанол, насыщенный водой, + 25%-ный аммиак; используется верхняя фаза	То же
н-Пропанол/25%-ный аммиак/вода (60 : 30 : 10); нисходящая хроматография	» »
Метилэтилкетон *)/пиридин/вода (70 : 5 : 15)	Для отделения ИУК (R_f 0,78) от триптофана (R_f 0,18)
Изопропанол/25%-ный аммиак/вода (80 : 5 : 15); восходящая хроматография	Для разделения индолпроизводных после предварительной очистки от пигментов петролейным эфиром на колонке с сахаром
70%-ный этиловый спирт	Для разделения индолпроизводных
Бутанол/этанол/вода (4 : 1 : 1)	Для разделения индолпроизводных
Бутанол/этанол/аммиак (1 : 1 : 2)	То же
Пиридин/аммиак (4 : 1)	» »
н-Бутанол, насыщенный аммиачным буфером	Для выделения метоксифенилуксусной кислоты
Изопропанол/аммиачный буфер (10 : 1)	То же
н-Бутанол/бензол/аммиачный буфер (16 : 1 : 3)	» »

*) Для последующей биопробы эта смесь непригодна.

наносят количественно на стартовую линию хроматографической бумаги в виде точки или полосы. Рекомендуется применять плотную бумагу. Разделение происходит в одном из следующих растворителей восходящим или нисходящим способами.

Хроматография естественных и синтетических ростовых веществ

Вещество	Значение R_f в растворителях							
	Фенол—вода	Бутанол—пропионовая кислота — вода	Изопропанол—аммиак—вода	Бутанол/этанол—вода	Бутанол/этанол—аммиак	70%-ный этанол	Пиридин—аммиак	Вода
Индол	0,99	0,99	0,99	0,93	0,99	0,86	0,97	—
3-Метилиндол (скатол)	0,98	0,99	0,98	0,93	—	0,88	0,98	—
Индол-3-альдегид	—	—	0,86	0,92	0,98	0,86	0,97	0,47
Индол-3-ацетальдегид	—	—	—	—	—	0,45	—	—
Индол-3-уксусная кислота	0,80	0,93	0,37	0,66	0,81	0,77	0,56	0,89
Индол-3-пропионовая кислота	0,82	0,96	0,44	0,76	0,85	0,91	0,61	0,85
Индол-3-ацетонитрил	—	0,9	0,99	0,94	0,99	0,86	0,95	0,41
Триптофан	—	—	0,19	0,26	—	0,40	0,45	0,63
Феноксиуксусная кислота	—	0,91	0,67	—	—	—	—	—
п-Хлорофеноксиуксусная кислота	—	0,89	0,56	—	—	—	—	—
2,4-Дихлорфеноксиуксусная кислота	0,83	0,91	0,67	—	—	—	—	—
2,3,5-Триодбензойная кислота	—	0,92	0,78	—	—	—	—	—
α-Нафтилуксусная кислота	0,93	0,94	0,58	—	—	—	—	—
β-Нафтилуксусная кислота	0,90	0,91	0,60	—	—	—	—	—

Проявление хроматограмм очень часто проводят с помощью биотестов, поэтому при составлении смесей нужно исходить из веществ, которые при сушке готовых хроматограмм улетучиваются без остатка и не препятствуют последующему проведению биологической пробы.

Для того чтобы на одной хроматограмме разделить полярные (кислые, основные) и нейтральные ростовые вещества, производят хроматографирование нисходящим способом в смеси изопропанол/28%-ный аммиак/вода (80 : 0,1 : 19,9) с удалением фронта на 20 *см* от стартовой линии, а после высушивания повторно хроматографируют в смеси гексан /хлороформ/вода (75 : 15 : 10) с удалением фронта на 25 *см*. При этом нейтральные соединения оказываются за первым фронтом, а полярные перед ним. Проявление осуществляется биологическим путем или химическим, если природа веществ известна.

Для разделения ростовых веществ можно использовать и электрофорез на бумаге. В этом случае небольшие количества экстракта наносят на середину полосы плотной хроматографической бумаги, увлажненной фосфатным буфером Серенсена (pH 7,0). Большие количества наносят с подсушиванием на сухую бумагу, которую затем осторожно увлажняют. При напряжениях порядка 250—500 *в* электрофореграмма длиной 30 *см* разделяется в течение 8—12 *час*. Если необходимо дальнейшее биологическое проявление, нужно избегать нелетучих компонентов, которые могут остаться на бумаге и исказить результаты биотеста. В этом случае лучше использовать уксусно-аммиачный буфер.

Хроматография некоторых индольных продуктов

Вещество	Значение R_f в растворителях		
	н-Бутанол/уксусная кислота/вода (4 : 1 : 2)	Изопропанол/25%-ный аммиак/вода (10 : 1 : 1)	Трихлорэтилен/уксусная кислота (100 : 2)
Глюкобрассицин	0,26—0,35	Разрушается	0
Неоглюкобрассицин	0,35—0,42	»	0
L-Триптофан	0,48—0,54	0,21—0,32	0
D-Триптофан	0,51—0,62	—	0
Триптамин	0,66—0,75	0,65—0,77	0
Метилтриптофан	0,63—0,72	—	0
ИУК-глюкоза	0,62—0,74	—	—
Малонилтриптофан	0,78—0,84	—	—
Индолилуксусноаспарагиновая кислота	0,74—0,80	0,13—0,22	0

Продолжение

Вещество	Значение R_f в растворителях		
	н-Бутанол/уксусная кислота/вода (4 : 1 : 2)	Изопропанол/25%-ный аммиак/вода (10 : 1 : 1)	Трихлорэтилен/уксусная кислота (100 : 2)
Индолацетамид	0,78—0,90	0,60—0,73	—
ИУК	0,82—0,88	0,34—0,41	0,16—0,28
Индолальдегид	—	0,80—0,88	—
Индолилацетонитрил	0,86—0,93	0,80—0,88	0,68—0,28
Индолилкарбоновая кислота	0,80—0,81	—	0,05—0,1

Тонкослойная хроматография индольных ауксинов

Индолпроизводные хорошо делятся на слое силикагеля G. Слой наносят обычным способом, высушивают и активируют при 110° С в течение 30 *мин*.

Растворители

1. Метилацетат /изопропанол/ 25%-ный аммиак (уд.вес 0,91) (45 : 35 : 20).
2. Хлороформ /96%-ная уксусная кислота (95 : 5).
3. Хлороформ /метанол/ 96%-ная уксусная кислота (75 : 20 : 5).

Проявители

1. **Реактив Ван-Урка.** 1 *г* *р*-диметиламинобензальдегида растворяют в смеси 50 *мл* 25%-ной HCl и 50 *мл* 96%-ного этанола.

2. **Реактив Прохазки.** Приблизительно 35%-ный раствор формальдегида (10 *мл*) смешивают с 10 *мл* 25%-ной HCl и 20 *мл* 96%-ного этанола. 10 *мл* смеси опрыскиванием наносят на пластинку 20 × 20 *см*, которую высушивают при 100° С в течение 5 *мин*.

3. **Реактив для определения альдегидов.** 2,4-Динитрофенилгидразин (0,5 *г*) растворяют в 100 *мл* 96%-ного этанола и добавляют 1 *мл* 25%-ной HCl. 5—8 *мл* этой смеси наносят на пластинку 20 × 20 *см*.

Выделение абсцизовой кислоты

Абсцизовую кислоту можно выделить из растительного материала экстрагированием при 4° С смесью метанол /вода (4 : 1). Метиловый спирт выпаривают, водный раствор освобождают от пигментов, подкис-

Тонкослойная хроматография индолпроизводных

Вещество	R_f в растворителях		Окраска при обработке *p*-диметиламинобензальдегидом	Предел определения, *мкг*	Окраска при обработке формальдегидным реактивом	Флуоресценция в УФ лучах при обработке формальдегидным реактивом	Чувствительность, *мкг*
	1	2					
Индол	0,84	0,73	Темно-красная — фиолетовая	0,1	Светло-зеленая	Зеленая	0,01
Индол-3-альдегид	0,81	0,20	Розовая	1	Оранжевая *	Оранжевая *	—
β-Индолилуксусный альдегид	0,86	0,46	Красновато-коричневая	1	Желтая	Зеленая	—
β-Индолилуксусная кислота	0,31	0,28	Сине-фиолетовая	0,05	»	Желтая	0,01
β-3-Индолилпропионовая кислота	0,38	0,34	Синяя	0,1	»	»	0,01
β-3-Индолилмасляная кислота	0,40	0,38	Синяя	0,1	»	»	0,01
5 Гидрокси-3-индолилуксусная кислота	0,19	0,04	Сине-фиолетовая	0,05	Светло-желтая — бежевая	Темно-фиолетовая	0,05
3-Индолилацетонитрил	0,85	0,46	Серая	0,1	Светло-бежевая	Желтая	0,1
Триптамин	0,77	0,00	Сине-зеленая	0,1	Желтая	Желтая с синим краем	0,01
Грамин	0,77	0,00	Желто-бежевый	1	Серо-синяя	Зеленая	0,5
D, L-Триптофан	0,23	0,00	Сине-зеленая	0,05	Желтая	Желтая с синими краями	0,005
D, L-5-Метилтриптофан	0,28	0,00	Синяя	0,05	Бирюзовая	Желто-зеленая	0,005
D, L-Гидрокситриптофан	0,14	0,00	Сине-серая	0,05	Светло-желтая — бежевая	Желтая	0,005
3-Индолилацетоамид	0,83	0,12	Синяя	0,1	То же	»	0,01
Изатин	0,75	0,27	Оранжевая	1	Светло-желтая — бежевая	»	—
Антраниловая кислота	0,33	0,40	Интенсивно желтая	0,1	Светло-бежевая	Синяя (позже коричневая)	0,01

* При обработке хроматограмм 2,4-динитрофенилгидразином

ляют до pH 3,5 и экстрагируют эфиром. Эфир удаляют выпариванием, а осадок растворяют в водном растворе NaOH, неактивные компоненты осаждают ледяной уксусной кислотой, водный остаток вновь подкисляют и экстрагируют эфиром. Эфирный экстракт наносят на тонкослойную хроматограмму на кизельгеле и разделяют в смеси *н*-пропанол /бутанол/ NH_4OH/ вода (6 : 2 : 1 : 2).

Определение ростовых веществ

Полученные экстракты из растений, хроматограммы, электрофореграммы и элюаты из них проявляются физико-химическими методами, если природа действующих веществ приблизительно известна, и биологическими методами, если природа неизвестна или концентрация ниже чувствительности физико-химического метода.

Непременным условием высокого качества химических реакций являются предварительная очистка раствора, удаление мешающих веществ и достаточно высокая концентрация определяемого вещества.

До последних лет при изучении ростовых веществ основное внимание уделяли ИУК и другим производным индола, поэтому большинство химических методов связано с определением именно этого класса соединений. Однако, ввиду химического многообразия ростовых веществ, следует осторожно относиться к данным химического анализа и проверять их при помощи биологических методов.

Колориметрические методы

Реакция Сальковского в нескольких модификациях.

Модификация Гордона и Вебера. Смешивают 10 *мл* 0,5-м. $FeCl_3$ и 50 *мл* 35%-ной $HClO_4$. К 1 *мл* исследуемого водного раствора, содержащего от 0,2 до 45 *мкг* ИУК, добавляют 2 *мл* смеси. Окраска достигает оптимума через 20—25 *мин* и сохраняется в течение 3 *час*. Колориметрирование производится при 530 *нм* (зеленый светофильтр).

Модификация Танга и Боннера. Реактив состоит из 15 *мл* 0,5-м. $FeCl_3$, 500 *мл* воды и 300 *мл* H_2SO_4 ($d = 1{,}84$). 2 *мл* исследуемого водного раствора, содержащие 5—100 *мкг* ИУК, смешивают с 8 *мл* реактива. Колориметрирование проводят через 30 *мин* при 530 *нм* (зеленый светофильтр).

Модификация Губера. Реактив состоит из 0,5 *мл* насыщенного раствора $FeCl_3$, 50 *мл* воды и 100 *мл* концентрированной HCl ($d = 1{,}19$). К 15 *мл* исследуемого водного раствора (не менее 15 *мкг* ИУК) добавляют 1,5 *мл* реактива, хорошо встряхивают и оставляют на 2 *час* в темноте при комнатной температуре. Концентрацию определяют на ступенчатом фотометре с зеленым светофильтром.

Применяя реакцию Сальковского, следует иметь в виду, что окраска растворов быстро исчезает на свету под влиянием восстанавливающих веществ. Реакция на индолы не строго специфична, окраска появляется и с некоторыми другими веществами.

Нитрореакция. К 5 *мл* концентрированной азотной кислоты по каплям при помешивании добавляют 5 *мл*, взятых из смеси 10 *мл* исследуемого спиртового раствора с 1 *мл* 0,5%-ного водного раствора $NaNO_2$. В присутствии индолпроизводных появляется красная окраска. Минимальная концентрация ИУК, которая может быть определена, составляет 10—25 *мкг/мл*.

Реакция Эрлиха. 2 *г* *р*-диметиламинобензальдегида растворяют с 10 *мл* концентрированной HCl и 100 *мл* воды. 5 *мл* смеси приливают к 5 *мл* исследуемого раствора (не менее 25 *мкг* ИУК). Кипятят в течение 10 *мин* на водяной бане. Появляется красная окраска. После охлаждения добавляют 1 *мл* концентрированной HCl или 4—5 капель 0,5%-ного $FeCl_3$ и снова кипятят 15 *мин*; при этом красный цвет переходит в фиолетовый. После охлаждения объем раствора доводят до 11 *мл* и колориметрируют в желтом свете.

Реакция с коричным альдегидом. 5 *мл* коричного альдегида растворяют в 35 *мл* 96%-ного этилового спирта, подкисляют 5 *мл* HCl. При взаимодействии с ИУК появляется желтая и желто-коричневая окраска.

Реакция с бромом. 0,5 *мл* жидкого брома растворяют в 50 *мл* воды и 50 *мл* ледяной уксусной кислоты. При взаимодействии с ИУК дает желто-красную окраску.

Реакция сульфаниловой кислоты. Раствор 1. При подогревании растворяют 0,5 *г* сульфаниловой кислоты в 5 *мл* 12-н. HCl и разбавляют 55 *мл* воды. Охлаждают до температуры 0° С. 50 *мл* полученного раствора смешивают с 50 *мл* 4,5%-ного раствора $NaNO_3$ и сохраняют в течение 15 *мин* при 0° С. Раствор 2. 10%-ный раствор Na_2CO_3.

Растворы 1 и 2 перед употреблением смешивают (1 : 1).

Исходные растворы пригодны только на протяжении трех дней.

ИУК можно определять спектрофотометрически по поглощению ультрафиолета в зоне 280 *нм*, производные феноксиуксусной кислоты — при 325 *нм*.

Раствор 2,4-Д в CCl_4 дает пурпурную окраску с 0,15%-ной хромотропной кислотой (1,8-дигидроксинафталин-3,6-дисульфоновой кислотой) в метиловом спирте после высушивания, растворения в концентрированной H_2SO_4 и нагревания в течение 20 *мин* до температуры 130—135° С.

Флуорометрические методы

Применение флуорометрических методов обеспечивает высокую чувствительность при определении индолпроизводных в растворе (до 0,05—0,1 *мкг/мл* ИУК). К 10 *мл* водного раствора приливают 2 *мл* 0,05-м. $CuSO_4$ и 5 *мл* концентрированной H_2SO_4. Смесь нагревают 5 *мин* на кипящей водяной бане, затем в течение 5 *мин* охлаждают под краном и оставляют в темноте на 30 *мин*. Измерения производятся на любом флуорометре через вторичный светофильтр.

При опрыскивании хроматограмм реактивом Гордона — Вебера и другими проявителями через 24 *час* можно наблюдать флуоресценцию в ультрафиолетовом свете при 0,1 *мкг* вещества в пятне.

Гистохимические методы

При гистохимическом методе определения нативной, т. е. синтезированной самим организмом или, введенной извне ИУК слегка подсушенные срезы тканей обрабатываются каплей реактива Сальковского и рассматриваются под микроскопом.

Реактив Сальковского: 3 *мл* 1,5-м. $FeCl_3$ смешивают с 60 *мл* H_2SO_4 ($d = 1{,}84$) и добавляют 100 *мл* дистиллированной воды.

По методу А. Н. Бояркина срез обрабатывают смесью 0,5%-ных железоаммиачных квасцов, 25—50%-ной H_2SO_4 и выдерживают в термостате в течение 15—20 *мин*. Появляется фиолетовое окрашивание.

Метод биологических проб (биотестов)

Метод биотестов применяется для обнаружения физиологически активных (ростовых) веществ, химическая природа которых чаще всего неизвестна. Наиболее часто употребляются методы, основанные на ростовой реакции различных частей проростков растений. Приводим некоторые биологические пробы.

Биопроба на отрезках колеоптилей

Предварительно намоченные в водопроводной воде семена озимой пшеницы определенного сорта высевают в песок или на влажную фильтровальную бумагу и проращивают в темноте при 25° С. При достижении колеоптилями длины 20—25 *мм* их отделяют от корней и зерновок, отбирают колеоптили одинаковой длины и вырезают участки длиной 4,0 *мм*, расположенные на 3 *мм* ниже верхушки. Вырезают отрезки простым резачком, сделанным из двух параллельно закрепленных лезвий безопасной бритвы, или специальным станочком конструкции А. Н. Бояркина. Устройство станочка несложно: из пластмассы вырезается колодочка, как у перочинного ножа. Вдоль колодочки точно на расстоянии 4,0 *мм* параллельно проводятся две тонкие глубокие бороздки, а поперек нарезается много канавок, в которые укладываются отобранные колеоптили и прижимаются резинкой. Проводя лезвием бритвы по продольным бороздкам, вырезают 4-*мм* отрезки.

Отрезки (10—15 шт.) помещают в исследуемые растворы, смешанные с 0,01—0,02-м. фосфатно-цитратным буфером pH 5,0 и сахарозой с таким расчетом, чтобы концентрация последней составляла 1%. Для изучения стимуляторов роста растворы с отрезками выдерживают в темноте при 25° С в течение 20—22 *час*, а для изучения тормозителей — 48 *час*, затем измеряют прирост контрольных и опытных отрезков. Измерения нужно производить быстро с точностью до 0,1 *мм*, например, с помощью теневых контактных фотоотпечатков. Промеры с окулярмикрометром при небольшом увеличении, хотя и обеспечивают достаточную точность, однако трудоемки и для массовых тестов неприемлемы. Прирост отрезков выражают в процентах к приросту соответствующего контроля на чистом буфере с сахарозой.

По методу А. Н. Бояркина отрезки колеоптилей нанизываются на тонкую иглу из темного стекла и помещаются в горизонтальные пробирки с отогнутым вверх горлышком, в которые налит исследуемый раствор. После инкубации измеряют суммарный прирост нанизанных на иглу отрезков с помощью обычной линейки.

По Линзеру и Кирмайеру изготовляют фотографии отрезков в определенном масштабе на кинопленке; отпечатки проецируют на миллиметровую бумагу и таким образом измеряют их прирост.

Состав буфера для выращивания колеоптилей (по Ж. Ничу): 1,019 *г* лимонной кислоты (моногидрата) и 1,794 *г* K_2HPO_4 растворяют в 1 *л* 2%-ной сахарозы.

В качестве тест-объектов можно использовать отрезки колеоптилей овса и других зерновых культур, однако при работе с колеоптилями овса большинство операций необходимо проводить в темноте или на чистом зеленом свету (473 *нм*). Это значительно усложняет работу по сравнению с колеоптилями пшеницы, которые можно обрабатывать на слабом рассеянном свету.

Метод биотестов сочетается с хроматографическим разделением исследуемых веществ на бумаге. При этом хроматограмму разрезают на поперечные полоски шириной 1—1,5 *см* и получают 15—20 отрезков в зависимости от удаления фронта от стартовой точки. Кроме того, после просмотра хроматограммы в ультрафиолетовых лучах из нее вырезают зоны свечения. Отрезки бумаги элюируют соответствующим количеством буфера так, чтобы концентрация исследуемого вещества была примерно равной его концентрации в ткани. Элюаты испытывают с помощью биотеста на отрезках колеоптилей. Результаты изображают графически в виде гистограмм, у которых по оси ординат отложены значения R_f, а по оси абсцисс — абсолютные или относительные значения прироста колеоптилей.

Биопроба на прорастающих семенах

Метод состоит в том, что исследуемые водные растворы разливают по 5 *мл* в чашки Петри с фильтровальной бумагой на дне. Затем в чашки высевают по две заблаговременно отсчитанные сотни семян. Всходы подсчитывают тогда, когда контроль (на воде) прорастает точно на 50% (К = 50%). Данные о всхожести опытных вариантов выражаются в процентах к контролю. В случае, когда подсчеты всхожести трудно приурочить к прорастанию контроля точно на 50%, подсчеты проводятся дважды, а данные пересчитываются при помощи номограммы к условному контролю К = 50%. Такой прием позволяет выявить вещества, не только тормозящие, но и стимулирующие прорастание семян, и допускает сравнение между собой данных различных опытов. Метод удобен тем, что не требует строгих условий термостатирования.

В качестве тест-объекта подходят любые семена, обладающие высокой всхожестью и энергией прорастания, а также удобные для определения факта прорастания. Лучше других в этом тесте зарекомендовали себя семена редиса «красного с белым кончиком».

Для проявления хроматограмм применяют мелкие семена, например, салата, мака и другие, которые высевают мерочкой прямо на увлажненные отрезки хроматограммы. Всходы не подсчитывают, а оценивают на глаз по пятибалльной системе.

Биологическая проба на корнях белого люпина

Отобранные сухие семена диаметром 9—11 *мм* намачивают в течение 24 *час* в воде при 20° С, проращивают в сфагновом мху, увлажненном до 300% веса. По достижении корнями определенной длины (3 или 5 *мм*) проростки помещают в питательный раствор, содержащий и исследуемое вещество; через 2—4 дня измеряют длину корней, выражая их прирост в процентах к приросту корней контрольных растений.

Биопроба на укоренение черенков фасоли (по Р. Х. Турецкой)

Фасоль выращивают в ящиках или противнях в почве или песке при температуре 20—24° С и достаточном освещении. Когда высота проростков достигает 11—13 *см*, что обычно бывает в десятидневном

возрасте (считая с момента посева), их надземные части срезают и ставят нижними концами в раствор испытуемого препарата. Растворы наливают по 50 *мл* в стаканы или широкогорлые плоскодонные колбы на 200—250 *мл*. Через 4—6 *час* черенки вынимают, ополаскивают и ставят в водопроводную воду. Через 6—7 дней оценивают интенсивность образования корней у контрольных и опытных растений. Метод чувствителен к концентрациям ИУК, нафтилуксусной и индолилмасляной кислотам порядка 30—50 *мг/л*.

Биологическая проба на гиббереллины (по Г. С. Муромцеву)

Семена гороха карликового сорта «Пионер Г-1» (Грибовской овощной станции) помещают на влажную фильтровальную бумагу и проращивают в термостате трое суток при 24—26° С. Одинаково проросшие горошины отбирают и на протяжении нескольких часов выдерживают в холодильнике при 1—0° С. В стаканы на 150 *мл* (высотой 9,5 *см*) вносят по 5 *мл* водопроводной воды и 0,1 *мл* испытуемого раствора. Параллельно с опытными вариантами ставятся стандартные растворы препарата (0,25 и 0,50 *мкг* гиббереллиновой кислоты на стакан) и контроль (вода). На каждый вариант берут 8—10 стаканов.

Проросшие горошины разрезают пополам так, чтобы срез приходился поперек семядолей. Нижнюю половину отбрасывают, а верхнюю с проросшим корешком и наклюнувшимся стебельком помещают срезом вниз на дно стакана с испытуемым раствором. На стакан берут по три растения. Стаканы накрывают стеклянными крышками и помещают в темный термостат (24—26° С) на четверо суток. Для учета ростовой реакции проростки срезают вплотную к семени и измеряют, причем за повторность считается среднее из длины трех растений (на один стакан). Тест обнаруживает гиббереллин при концентрации 0,02 *мкг/мл*. Линейная зависимость между ростом проростков и концентрацией гиббереллина наблюдается до 0,1 *мкг/мл*, поэтому опытные растворы надо готовить с таким расчетом, чтобы предполагаемая концентрация не превышала 5 *мкг/мл* (в стакан вносится 0,1 *мл* этого раствора).

По результатам биотеста со стандартными препаратами строят график, с помощью которого находят концентрации опытных растворов.

Существует еще ряд биотестов для обнаружения гиббереллина, основанных на его способности стимулировать рост отрезков эпикотилей гороха, листьев пшеницы, стеблей овса, колеоптилей кукурузы и главным образом рост целых растений и проростков карликовых сортов кукурузы, фасоли и гороха. Гиббереллины также обнаруживают по стимулированию перехода к цветению длиннодневных растений, выращиваемых на коротком дне.

Ферментный тест на гиббереллины (по Джонсу и Варнеру)

Для определения гиббереллинов используют свойство ячменного эндосперма выделять в среду α-амилазу пропорционально логарифму концентрации гиббереллина. Зерна ячменя (сорт «Гималайя») разрезают поперек, половинки с зародышами отбрасывают. Оставшиеся половинки стерилизуют погружением в 1%-ный гипохлорит натрия на 20 *мин*,

трижды промывают стерильной дистиллированной водой. Половинки 3 дня набухают в стерильном песке (100 *г* песка в чашке Петри +20 *мл* воды). Затем 10 шт. помещают в 25 *мл* коническую колбу, содержащую 2 *мкмоль* ацетатного буфера pH 4,8, 20 *мкмоль* хлористого кальция и опытного раствора, чтобы окончательный объем раствора составлял 2 *мл*. Колбы с буфером и $CaCl_2$ перед опытом автоклавируются. Чтобы предотвратить возможное развитие микроорганизмов, добавляют 20 *мкг* хлорамфеникола. Инкубация продолжается 24 *час* при 25° С с постоянным встряхиванием 40 *об/мин*.

По окончании инкубации жидкость декантируют в центрифужные пробирки, зерна споласкивают и сливают в пробирки до получения объема в 5 *мл*. Центрифугирование проводят в течение 10 *мин* при 2000 *g*.

Из надосадочной жидкости берут 0,02—0,2 *мл*, доводят водой до 1 *мл*, добавляют 1 *мл* крахмального раствора и инкубируют 1 или 10 *мин*. Реакцию останавливают, добавляя 1 *мл* иодного реактива. К образовавшейся смеси добавляют 5 *мл* дистиллированной воды и определяют оптическую плотность при 620 *ммк*.

Раствор крахмала: 150 *мг* натурального картофельного крахмала, 600 *мг* KH_2PO_4 и 200 *мкм* $CaCl_2$ растворяют в общем объеме 100 *мл* воды. Смесь кипятят 1 *мин*, центрифугируют в течение 10 *мин* при 3000 *g*. Для опытов берут чистую надосадочную жидкость.

Иодный раствор: смешивают 6 *г* KI и 600 *мг* I в 100 *мл* воды. 1 *мл* этого раствора разбавляют 0,05-н. HCl до окончательного объема 100 *мл*. Этот раствор используют для остановки реакции α-амилазы.

Расчеты ведутся по стандартной кривой, полученной для известных препаратов гиббереллина.

Хроматографическое определение кинетина

R_f кинетина (*N*-фурфуриладенина) в растворителе изобутанол, насыщенный водой,— 0,92; в смеси *н*-бутанол/вода (43 : 7) — 0,80.

Антибиотики

Низшие растения, особенно грибы и актиномицеты, продуцируют многочисленные биологически активные соединения, обладающие разнообразной химической природой и широким спектром биологического действия. Эволюционно способность к синтезу таких веществ возникла как средство нападения гетеротрофа на живой или неживой субстрат и как средство аллелопатической защиты от соседних конкурирующих организмов. В низших растениях гиббереллины были найдены раньше, чем в высших растениях. Биохимия низших растений, а также состав их биологически активных соединений изучаются очень интенсивно, что имеет огромное практическое значение.

Вещества, образующиеся в растениях и губительно действующие на микроорганизмы, получили название *антибиотиков*. В настоящее время промышленность получает различные синтетические аналоги, которые также называются антибиотиками. Роль антибиотиков в медицине общеизвестна.

Поскольку физиологическое действие антибиотиков связано с блокированием определенных ферментов и важных звеньев метаболизма, они находят широкое применение в физиологии растений при изучении путей и механизмов биосинтеза.

Антибиотики и другие токсины низших организмов

Фитопатогенные микроорганизмы и многие свободноживущие грибы, бактерии и актиномицеты образуют вещества, характеризующиеся антибиотическими или сильнотоксическими свойствами.

Образующиеся в почвах антибиотики, по-видимому, играют существенную роль в формировании иммунитета высших растений по отношению к грибным заболеваниям и бактериозам.

Характеристика некоторых антибиотиков и токсинов, продуцируемых низшими растениями

Вещество	Организм-продуцент	Действие на растение
Альтернариевая кислота	*Alternaria solani*	Специфически действует на растения семейства пасленовых. Тормозит прорастание спор *Absidia glauca*
Ауреомицин (хлортетрациклин)	*Streptomyces aureofaciens*	Подавляет рост вирусных частиц. При 10^{-8}—10^{-6} *моль* стимулирует, а при 10^{-4} *моль* подавляет рост изолированных тканей
Биомицин	*Actinomyces aureofaciens*	Задерживает прорастание, нарушает синтез хлорофилла в проростках
Ботритицин	*Botrytis cinerea*, *Fusarium solani*, *Verticillum alboatrum*	Подавляет спиртовое брожение
Вазинфускарин (белок)	*Fusarium lycopersici*, *F. vasinfectum*, *F. moniliforme*	Вызывает потемнение и закупорку проводящих пучков, увядание растений
Викторин (полипептид)	*Helminthosporium victoriae*	Тормозит рост корней; активирует аскорбиноксидазу, усиливает дыхание

Продолжение

Вещество	Организм-продуцент	Действие на растение
Грамицидин G	*Bacillus brevis*	Действует на грамположительные и грамотрицательные бактерии
Гризеофульвин	*Actinomyces griseus*	Отравляет растения при концентрации 5 *мг/л*, тормозит рост и вызывает утолщение корней
Диапортин	*Endothia parasitica*	Тормозит прорастание спор *Ustillago maydis*, сильно подавляет проницаемость растительных клеток для воды при концентрации 0,025 *мг/л*, вызывает некроз сосудов и увядание растений
Ипомеамарон (сесквитерпеноид)	В батате при поражении *Ceratostomella fimbriata* как защитное вещество	Разобщает окислительное фосфорилирование и дыхание
Итаконовая кислота	*Helicobasidium mompa Tanaka*	Ускоряет распад пектиновых веществ и мацерацию тканей
Кохлиобаин	*Helminthosporium oryzae*	Тормозит рост корней при концентрации 0,07 *мг/мл*
Левомицетин (хлорамфеникол, хлоромицетин)	*Actinomyces venezuelae*	Специфический ингибитор синтеза белка
Лизергиновая кислота	Входит в состав алкалоидов спорыньи (*Claviceps purpurea*)	Галюциноген

Продолжение

Вещество	Организм-продуцент	Действие на растение
Ликомаразмин (дипептид)	*Fusarium lycopersici*	Вызывает некроз на периферии листьев томатов; уменьшает проницаемость клеток для воды; образуя хелатные связи с Fe и Cu, влияет на питание растений этими элементами
Пенициллин	*Penicillum notatum*, *P. chrysogenum*, *Aspergillus* sp.	Активен по отношению к грамположительным бактериям
Перикуларин	*Pericularia oryzae* Cavara	Связывает хлорогеновую кислоту
α-Пиколиновая кислота	*Pericularia oryzae* Cavara	Образует хелатные связи с металлами, инактивирует порфириновые ферменты
Скирин	*Endothia parasitica*, *Penicillium islandica* Sopp. *Enfluens*. *En. gyrosa*	Влияет на водопроницаемость растительных клеток; вызывает некроз сосудистых пучков, увядание растений; тормозит рост культуры *Bacillus subtilis*
Стрептомицин	*Actinomyces globisporus*, *Streptomyces griseus*, *S. bikiniensis*	Подавляет рост корней, стеблей и листьев; вызывает хлороз
Террамицин	*Actinomyces rimosus*	Тормозит рост первичных корней
Фитонивеин (стерин)	*Fusarium oxysporium* f. *niveum*	Подавляет прорастание семян, вызывает увядание растений
Фузариновая кислота	*Fusarium lycopersici*, F. *lycopersici* f. *vasinfectum*, F. *cubense*, *Gibberella fujikuroi* и др.	Повышает проницаемость клеток для воды, подавляет дыхание за счет порфириновых соединений; вызывает увядание томатов; тормозит прорастание спор *Ustillago maydis*, рост культуры *Bacillus subtilis*.

Продолжение

Вещество	Организм-продуцент	Действие на растение
Фузарубин	*Fusarium pisi* *Fusarium solani*	Вызывает увядание побегов томатов, тормозит рост культуры *Bacillus subtilis*
Эннаитины А и В	*Fusarium orthoceras* *F. oxysporum* var *aurantiacum*, *F. Scirpi*, *F. avenaceum*	Сильно тормозят рост томатов

Фитонциды и летучие биологически активные вещества

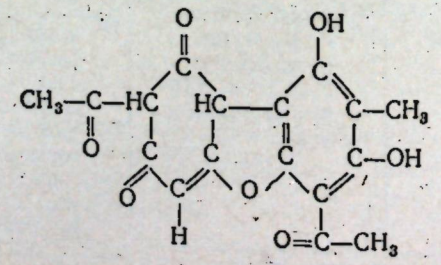
Фитонцидами, по Б. П. Токину (1960), называют летучие и растворимые в воде продукты обмена веществ растений, вредные и губительные для живых организмов. Чаще всего фитонцидами считают летучие испарения растертой растительной массы (кашицы), убивающие простейшие организмы. Они образуются в результате автолиза и окисления веществ в убитых и измельченных клетках и, очевидно, могут быть защитным приспособлением против инфекционного поражения механически поврежденных и целых тканей.

В состав фитонцидов, природа которых в большинстве случаев еще неизвестна, входят различные вещества: альдегиды, окисленные фенольные соединения (хиноны), синильная кислота, гликозиды, лактоны кислот и др.

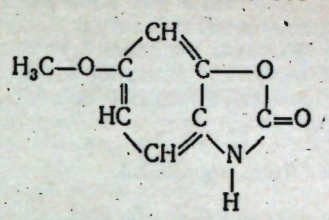
Некоторые фитонциды изучены и идентифицированы.

Аллицин — один из антибиотиков чеснока $C_3H_5—S—\overset{\overset{O}{\|}}{S}—C_3H_5$. Подавляет многие патогенные бактерии при разведениях до 1 : 250 000 и более. Получен ряд синтетических аналогов аллицина, называемых псевдоаллицинами, которые так же активны против микроорганизмов, как и исходный фитонцид.

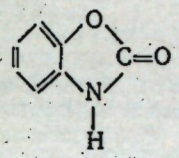
Усниновая кислота выделена из некоторых лишайников, в том числе из *Cetraria islandica*, *nea Usbarbata*.



6-Метоксибензоксазолинон выделен из кукурузы и пшеницы



Бензоксазолинон выделен из ржи



Некоторые растения с высокой фитонцидной активностью

Акация желтая (*Caragana arborescens* L a m.)
Анчар (*Toxicodendron radicans* (L.) K t z e.)
Бирючина овальнолистная (*Ligustrum ovalifolium* H a s s k.)
Борщевик, разные виды (*Heracleum* sp.)
Боярышник (*Crataegus* sp.)
Володушка кустарниковая (*Bupleurum fruticosum* L.)
Горец земноводный (*Polygonum amohibium* L.)
Граб обыкновенный и восточный (*Carpinus betulus* L., *C. orientalis* M i l l.)
Дуб черешчатый, каменный и пушистый (*Quercus robur* L., *Q. ilex* L., *Q. pubescens* W i l l d.)
Дубровник беловойлочный (*Teucrium polium* L.)
Ель (*Picea* sp.)
Жасмин (*Jasminum samback* A. l t.)
Земляничник мелкоплодный (*Arbutus andrachne* L.)
Каштан конский (*Aesculus hippocastanum* L.)
Кедр атлантический и ливанский (*Cedrus atlantica* M a n e t t i., *C. deodara* L o u d.)
Кизил обыкновенный (*Cornus mas* L.)
Кизильник (*Cotoneaster* sp.)
Кипарис (*Cupressus* sp.)
Клен ясенелистный (*Acer negundo* L.)
Клюква обыкновенная (*Oxicoccus palustris* P e r s.)
Лавр коричный (*Cinnamomum Reinwardii* L a m.)
Лимон (*Citrus limon* (L.) B u r m.)
Ломонос (*Clematis* sp.)
Лук репчатый, татарка, круглый и др. (*Allium cepa* L., *A. fistulosum* L., *A. rotundum* L.)
Мандарин (*Citrus sinensis*, *C. unschiu* M a r c.)
Миндаль карликовый, метельчатый (*Amygdalus nana* L., *A. scoparia* S o r a c h.)
Можжевельник (*Juniperus* sp.)

Орех грецкий, черный, серый, сердцевидный, зибольда и др. (*Juglans regia* L., *J. cinerea* L., *J. cordifolia*, *J. Sieboldiana*)
Пихта сибирская (*Abies sibirica* L e d e b.)
Платан восточный (*Platanus orientalis* L.)
Подбел войлочный (*Petasites spurius* R c h b.)
Понцирус трехлисточковый (*roncirus trifoliata* (L.) R a f.)
Редис (*Raphanus sativus* L.)
Роза (*Rosa* sp.)
Смородина черная (*Ribes nigrum* L.)
Сосна (*Pinus* sp.)
Софора (*Sophora pachycarpa* C. A. M e y.)
Сумах (*Rhus* sp.)
Тисс (*Taxus baccata*)
Тополь (*Populus* sp.)
Туя (*Thuja* sp.)
Фикус (*Ficus Cooperi* H o r t., *F. radicans* D e s f.)
Хрен деревенский (*Armoracia rusticana* (L a m.) G a e r t h.)
Черемуха обыкновенная (*Padus racemosa* (L a m.) G i l i b.)
Чернокорень лекарственный (*Cynoglossum officinale* L.)
Чеснок (*Allium sativum* L.)
Эвкалипт (*Eucalyptum* sp.)

Растения с высокой антимикробной активностью

Бадан толстолистый (*Bergenia crassifolia* (L.) F r i t s c h.)
Баклажаны синие (*Solanum melongena* L.)
Береза бородавчатая (*Betula verrucosa* E h r h.)
Валерьяна лоснящаяся (*Valeriana nitida* K r.)
Вишня обыкновенная (*Cerasus vulgaris* M i l l.)
Герань, некоторые виды (*Geranium* L.)
Граб обыкновенный (*Carpinus betulus* L.)
Девясил британский (*Inula britannica* L.)
Дубровник пурпурный (*Teucrium*)
Дурман обыкновенный (*Datura stramonium* L.)
Ежевика сизая (*Rubus caesius* L.)
Зверобой пронзеннолистный (*Hypericum perforatum* L.)
Земляника лесная (*Fragaria vesca* L.)
Золотая розга (*Solidago virga aurea* L.)
Капуста огородная (*Brassica oleraceae* L.)
Картофель (*Solanum tuberosum* L.)
Кизильник, некоторые виды (*Cotoneaster* sp. M e d i k.)
Клен, некоторые виды (*Acer* sp.)
Конопля посевная (*Cannabis sativa* sp.)
Копытень европейский (*Asarum europaeum* L.)
Кубышка желтая (*Nuphar luteum* (L.) S i b t h. et S m.)
Кукуруза (*Zea mays* L.)
Лабазник шестилепестный (*Filipendula hexapetala* G i l i b.)
Лопушник малый (*Arctium minus* B e r n h.)
Лютиковые, многие виды (*Ranunculaceae*)
Люцерна посевная (*Medicago sativa* L.)
Малина обыкновенная (*Rubus idaeus* L.)
Мелколепестник канадский (*Erigeron canadensis* L.)
Настурция большая (*Tropaeolum major* L.)

Облепиха крушиновидная (*Hyppophäe rhamnoides* L.)
Огурец посевной (*Cucumis sativus* L.)
Орех грецкий (*Juglans regia* L.)
Осина (*Populus tremula* L.)
Пижма обыкновенная (*Tanacetum vulgare* L.)
Подмаренник мягкий (*Gallium mollugo* L.)
Помидоры (*Solanum lycopersicum* L.)
Пшеница яровая (*Triticum aestivum* L.)
Смородина черная (*Ribes nigrum* L.)
Смородина красная (*Ribes rubrum* L.)
Солодка голая (*Glycyrrhiza glabra* L.)
Таволга средняя (*Spiraea media* S c h m i d t.)
Туя, некоторые виды (*Thuja* sp.)
Хмель обыкновенный (*Humulus lupulus* L.)
Хрен деревенский (*Armoracia rusticana* (L a m.) G a e r t n.)
Цикорий обыкновенный (*Cichorium intybus* L.)
Цмин песчаный (*Helichrysum arenarium* (L.) D C.)
Чебрец (*Thymus* sp. L.)
Чернокорень лекарственный (*Cynoglossum officinale* L.)
Чистец прямой (*Stachys recta* L.)
Чистотел большой (*Chelidonium majus* L.)
Шалфей аптечный (*Salvia officinalis* L.)
Яблоня домашняя (*Malus domestica* B o r k h.)
Ястребинка волосистая (*Hieracium pilosella* L.)

Фитонциды, антимикробные вещества и различные летучие биологически активные соединения, химическая природа и биологическая роль которых еще не выяснены, довольно широко распространены в природе. Практически каждое высшее и низшее растение обладает набором веществ, обеспечивающих его иммунитет против вредителей и болезней и являющихся средствами химического взаимовлияния организмов (аллелопатии).

Приводим некоторые методы определения фитонцидов и подобных им веществ.

МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ФИТОНЦИДНОЙ АКТИВНОСТИ

Фитонцидную активность чаще всего определяют с помощью биологических проб (биотестов).

Проба с простейшими

Для исследования используют культуру парамеции (*Paramaecium caudatum* L.) либо других простейших, которые хорошо размножаются в отваре из капустных листьев. Висячую каплю культуры парамеции на предметном стекле помещают над часовым стеклом с кашицей из исследуемого материала и, наблюдая в микроскоп, отмечают по секундомеру время прекращения движения протистов. Фитонцидную активность (A) выражают в единицах, рассчитанных по формуле

$$A = \frac{100}{T},$$

где T — время, отсчитанное по секундомеру в опыте, *мин*. Если парамеции гибнут очень быстро и, следовательно, значение T очень мало, активность фитонцидов A выражается большой величиной.

Картины гибели парамеций с разными фитонцидами различны: растворение (лизис), образование вздутий и пузырей, сморщивание, простое прекращение движения и т. д. Наблюдая эти картины, можно составить дополнительное представление о фитонцидной активности.

Поскольку чувствительность парамеций к фитонцидам в течение года изменяется, рекомендуется вносить поправки с помощью так называемой формальдегидной единицы (ФЕ). Для этого параллельно с фитонцидной активностью каждый раз определяют активность стандартного раствора формальдегида, подобранного опытным путем. Пересчет активности ведется по формуле

$$A = \frac{k \cdot A_a}{ФЕ_a},$$

где k — средняя фитонцидная активность формальдегида (*мин*), полученная в различные периоды вегетации; A_a — фитонцидная активность в момент определения (*мин*); $ФЕ_a$ — фитонцидность формальдегида в момент определения (*мин*).

Проба на измерение скорости движения протоплазмы

Листья элодеи, взятые между седьмой и десятой мутовками, считая от верхушки побега, помещают на кусочки фильтровальной бумаги, находящейся на предметном стекле, и обильно смачивают водой из аквариума. В таком виде листья обрабатываются фитонцидами в камере в течение от 30 *мин* до 24 *час*. Скорость движения протоплазмы определяют по передвижению хлоропластов под микроскопом с окуляр-микрометром при увеличении 600. Наблюдают клетки срединной жилки в средней части листа. Контрольные листья подвергаются таким же обработкам, кроме воздействия фитонцидов.

Микробиологические тесты

Для изучения фитонцидов применяют культивирование микроорганизмов на соответствующих питательных средах, к которым добавляют исследуемый раствор равномерно по всей поверхности агара или в определенные места чашки (канавки, отверстия в агаре, кружочки из фильтровальной бумаги и т. д.). В случае летучих фитонцидов засеянные чашки помещаются над растертой массой, выделяющей антимикробные летучие вещества. О наличии фитонцидов судят по появлению светлых, не заселенных микробами зон.

Другие биологические тесты

Используются любые биотесты, применяемые для определения ростовых веществ. Водорастворимые вещества вводят в среду, на которой выращивают тест-объект, либо источник летучих веществ помещают с тест-объектом в одной посуде так, чтобы контакт между ними происходил только через воздух.

«Подводная проба» на антимикробные вещества в высших растениях

Целые, неповрежденные листья разных видов растений помещают в банки с колодезной или дистиллированной водой, к которой добавлено немного воды, взятой из пруда Банки оставляют в теплом затемненном месте на одну-две недели. В течение этого времени неустойчивые к бактериальному разложению листья разлагаются, а устойчивые сохраняются. Например, устойчивыми видами являются: олеандр, листья которого могут сохраняться живыми в воде до года, чистотел, ива, лютик едкий, подорожник.

Фотографический метод определения фитонцидов

Принцип метода основан на том, что некоторые летучие вещества (альдегиды, спирты и др.), играющие роль фитонцидов, вызывают почернение фотографической эмульсии, пропорциональное их концентрации. Для определения фитонцидности растертую растительную массу помещают в небольшие сосуды с ровными краями (например, в стеклянные бюксы, фарфоровые тигли и т. п.), которые в темноте накрываются фотопластинкой (эмульсией книзу). После 2—5 суток экспозиции пластинка проявляется; по степени почернения судят об активности фитонцидов. Этот метод пригоден только для тех растений, у которых летучие фракции действуют на фотоэмульсию. Допустимо сравнение пятен на одной фотопластинке (при работе с несколькими пластинками на каждой из них должно быть стандартное пятно, отвечающее фитонцидности определенного стандартного источника). Для измерения интенсивности почернения пластинок можно пользоваться соответствующими денситометрами, фотометрами и пр.

Биологические пробы на газообразные вещества

Проба Молиша I

Двух-, трехдневные проростки гороха или посевной вики в маленьких горшочках помещают под стеклянный колпак, где находится источник газообразных продуктов. Через неделю сравнивают вид опытных и контрольных растений (под колпаком с чистым воздухом).

Показатели: задерживается рост, происходит этиоляция или наблюдается эпинастия.

Проба Молиша II

Срезанные ветки с листьями желтой акации и других кустарников или деревьев ставят в воду и помещают под стеклянный колпак, в атмосфере которого находятся газообразные выделения. При наличии активных газов листья опадают скорее, чем на контроле.

1. На дно широкогорлых склянок кладут смоченную фильтровальную бумагу (контроль) или увлажненный материал, выделяющий исследуемые пары. К пробке на проволоке подвешивают шарообразный комок обильно увлажненной ваты с приклеенными семенами кресса или льна (рис. 27). Наблюдают за появлением всходов и ростом проростков.

2. В большие пробирки на дно помещают 1,5 *г* исследуемого материала; пробирки располагают наклонно, вблизи горлышка кладут сложенный втрое фильтр, который увлажняют 1—2 *мл* воды и засевают мел-

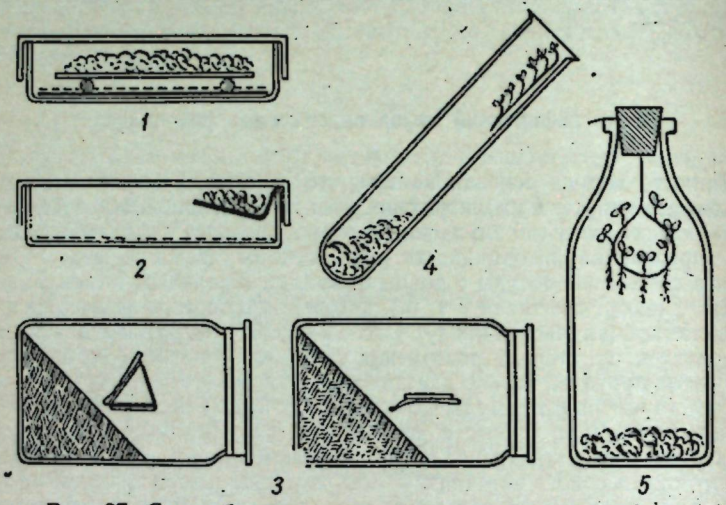


Рис. 27. Схема биотестов для изучения летучих веществ:

1 и *2* — в чашках Петри на семенах или высечках из листьев; *3* — проба по Холодному на корнях кукурузы, люпина или подсолнечника; *4* — проба на мелких семенах; *5* — проба на семенах кресс-салата, прикрепленных к влажному шарику из ваты (по Браунеру — Букачу).

кими семенами мака, салата, рыжика и пр. Через два дня производят оценку степени прорастания семян.

3. В чашки Петри с бумажными фильтрами и тройничками, разделяющими чашку на три равных сектора, наливают по 5 *мл* воды и высевают по три заранее отмеренные порции редиса, которые содержат по 100 штук всхожих семян. На стеклянной пластинке размером 4,5 × 6 $см^2$ помещают 3 *г* изучаемой массы (влажную бумагу — в случае контроля). Источник летучих веществ можно помещать также на полочке из станиоля или в тигельке. Всхожесть редиса подсчитывают, когда на контроле прорастет точно 50% семян (К-50%). При температуре 25—27° С и хороших семенах это происходит через 14—16 часов после посева. Повторность должна быть не менее 2 чашек (600 семян) на вариант. Полученные данные выражаются в процентах от контроля. Для удобства активность можно выражать в обратных единицах, вычисляемых по следующей формуле:

$$\text{Условная активность} = \frac{100}{\%\ \text{всхожести по отношению к К-50\%}} - 1.$$

Тест позволяет получать сопоставимые количественные результаты.

У проростков кукурузы, гороха, подсолнечника и других растений отрезают корни так, чтобы они имели одинаковую длину — 2,5 или 3 *см* (отсчет производится от кончика корня до плоскости среза). Для получения прямых корней проростки проращивают в мелких просеянных опилках, сфагновом торфе и т. п. Изолированные корни несколько минут выдерживают в колодезной воде или слабом растворе Кнопа, а затем по 10 шт. располагают горизонтально или наклонно на предметных стеклах, которые помещают во влажные камеры с источниками летучих выделений. Корни можно располагать и вертикально, легко зажимая их между двумя параллельными предметными стеклами. Длина корней измеряется через двое суток, так как через больший срок корни начинают отмирать, а наблюдения за их состоянием ведутся до 7 дней. При длительных опытах камеры следует время от времени проветривать.

РАЗДЕЛ VII

ФОТОСИНТЕЗ И ДЫХАНИЕ В РАСТЕНИЯХ

Фотосинтез и дыхание являются фундаментальными процессами в растениях, составляющими энергетическую основу их жизни. Значение фотосинтеза для жизни на Земле переоценить нельзя. Ф. Жолио-Кюри считал изучение фотосинтеза проблемой более важной и перспективной, чем освоение атомной энергии. И это вполне оправдывается.

Фотосинтез и дыхание представляются внешне как два противоположных, взаимно исключающих процесса. При более детальном изучении выясняется, что у них много общих реакций, ферментов и веществ, так что они не конкурируют, но, наоборот, тесно связаны и дополняют друг друга.

Словарь

Автолиз — самопереваривание, распад содержащихся в растительном материале веществ под действием ферментов, имеющихся в этом материале. Автолиз наблюдается при механическом измельчении ткани либо при отмирании клеток под действием низких температур, высушивания, а также под действием некоторых ядовитых веществ (хлороформа, толуола).

Автотроф, автотрофный организм — живое существо, способное к самостоятельному синтезу органических соединений своего тела за счет CO_2, воды и энергии света (фотосинтеза) или химических превращений (хемосинтеза). К автотрофам принадлежат все зеленые наземные растения и водоросли, содержащие фотосинтетические пигменты, и хемотрофные бактерии.

Альбинизм растений — отсутствие окраски у всего растения или у его отдельных частей; вызывается факторами, препятствующими синтезу пигментов. При полном альбинизме, наблюдаемом иногда у кукурузы, растение не способно к фотосинтезу и погибает; частичный альбинизм наблюдается у пестролистных, мозаичных форм, весьма ценных в декоративном садоводстве и цветоводстве. Альбинизм возникает также под влиянием некоторых гербицидов, например, из группы триазинов.

Анаэробное (интрамолекулярное) дыхание — дыхательный процесс, при котором необходимый для окисления кислород поглощается не из воздуха, как при аэробном дыхании, а из воды и гидроксильных групп сахаров. По своему химизму этот тип дыхания очень близок к спиртовому брожению, поскольку в качестве конечных продуктов возникают этиловый спирт и CO_2. Анаэробное дыхание до некоторой степени может заменять нормальное кислородное дыхание органов и тканей растений,

испытывающих недостаток в кислороде (например, при затоплении растений водой, а также в мясистых органах), однако малый выход энергии и отравление спиртом делают невозможным для большинства высших растений длительное поддержание жизни за счет только этого процесса. К анаэробному дыханию можно отнести всякий переход атомов кислорода или водорода между двумя частями молекулы, при котором образуется свободная энергия. Если окислительно-восстановительный процесс осуществляется только в пределах отдельной молекулы, его называют интрамолекулярным дыханием. Анаэробная фаза является обязательным компонентом общего дыхательного процесса, причем ее значение заключается не только в высвобождении энергии химических связей, но и в том, что промежуточные продукты, возникающие при расщеплении молекул или внутримолекулярных перегруппировках, используются как исходный материал для многих биосинтезов.

Антивитамины — вещества, инактивирующие витамины и оказывающие на организм противоположное им действие; например, стрептоцид является антивитамином аскорбиновой кислоты. По своему строению многие антивитамины близки к соответствующим витаминам и являются их структурными аналогами; они могут «конкурировать» с витаминами в соответствующих реакциях.

Антиметаболиты — вещества, которые по своей структуре или функциональным группам аналогичны метаболитам растений. Они заменяют метаболиты на некоторых стадиях биохимических процессов, при этом происходит нарушение нормального хода реакций и, в конечном счете, их блокирование. Введение в растения антиметаболитов используют для изучения реакций, в которых участвуют метаболиты.

Ассимиляты — первичные органические вещества, образующиеся в хлоропластах при фотосинтезе.

Ассимиляционное число — отношение между интенсивностью фотосинтеза и содержанием хлорофилла в листе:

$$\frac{мг\ CO_2,\ поглощенной\ листом}{час \cdot мг\ хлорофилла}.$$

Характеризует эффективность использования хлорофилла в фотосинтезе. У большинства растений ассимиляционное число равно 4—8, у теневых растений с небольшим содержанием хлорофилла — 20—70, а у этиолированных — выше 100.

Ассимиляция (анаболизм) — превращение организмом веществ, поступающих извне, в соединения, тождественные обычным составным веществам данного организма. Иногда ассимиляцией называют процесс фотосинтетического усвоения углекислоты.

Биос — группа органических веществ, образуемых дрожжами, биологически активных в чрезвычайно малых концентрациях и крайне необходимых для нормальной жизнедеятельности организмов. В состав биоса входят витамины B_1 и B_6, биотин, инозит, пантотеновая кислота и другие соединения. Вещества группы биоса иногда называют фитогормонами группы Б.

Брожение — ферментативное разложение органических веществ на более простые соединения, вызываемое бактериями; различают обычно по концевому продукту — спиртовое, уксусное, молочнокислое и т. д. брожение. Поскольку некоторые фазы дыхательного метаболизма в высших растениях совпадают с анаэробным спиртовым брожением, термин *брожение* иногда применяют по отношению к процессам, происходящим в растениях.

Гетеротрофность — неспособность к самостоятельному синтезу каких-либо веществ. Так, корни вообще гетеротрофны по отношению к органическим энергетическим соединениям. Микроорганизмы, которые не способны синтезировать витамин B_1, гетеротрофны по отношению к B_1 и т. д.

Гетеротрофные организмы — организмы, неспособные образовывать органические вещества из CO_2, воды и солей и питающиеся готовыми соединениями. Гетеротрофами являются все животные организмы, большая часть бактерий, грибы, некоторые высшие растения — сапрофиты и паразиты.

Гетеротрофный период питания — промежуток времени от зарождения нового организма (зиготы), когда он находится на материнском растении, до перехода его к самостоятельному процессу фотосинтеза после прорастания семени, укоренения и развития первичных листьев.

Гидролиз — разложение веществ, происходящее с присоединением молекулы воды. При гидролизе к одной части расщепляющейся молекулы присоединяется водород, а к другой — гидроксильная группа.

Диссимиляция (катаболизм) — распад в живой ткани органических веществ, связанный с образованием необходимой для жизнедеятельности энергии. Дыхание и брожение являются основными диссимиляционными процессами.

Дыхательный коэффициент — отношение объема углекислого газа, выделяемого при дыхании, к объему поглощенного при этом кислорода. Обычно дыхательный коэффициент бывает близок к единице. Если субстратом дыхания являются высоковосстановленные соединения (например, жиры) или дыхание не завершается полным окислением, дыхательный коэффициент может быть значительно меньше 1. При окислении органических кислот и преобладании анаэробной фазы дыхания дыхательный коэффициент может превышать 1.

Компенсационная точка — сочетание внешних условий (интенсивности света, температуры и пр.), при котором процессы фотосинтеза и дыхания вполне уравновешивают друг друга; при этом растение не обнаруживает ни привеса, ни убыли органического вещества, а окружающая атмосфера не обогащается ни кислородом, ни углекислотой. Различают компенсационную точку для концентрации углекислоты, освещенности и др.

Конституционные вещества — вещества, из которых состоят протопласты и оболочки живых клеток; в отличие от запасных веществ и продуктов обмена конституционные вещества постоянно присутствуют в клетке и не могут быть извлечены без ее разрушения.

Метаболизм — обмен веществ, совокупность процессов биохимического превращения веществ и энергии в живых организмах.

Метаболиты — продукты жизнедеятельности клеток.

Провитамины — вещества, из которых образуются витамины. Например, каротин является провитамином А, так как при расщеплении его молекулы образуются две молекулы витамина А.

Фоторедукция — фотовосстановление вещества. Например, у зеленых и пурпурных серобактерий происходит фоторедукция углекислоты, связанная с переносом водорода не от воды, а от сероводорода.

Фотосинтетический коэффициент — отношение объема выделенного в процессе фотосинтеза кислорода к объему поглощенного CO_2. В норме составляет 1. В том случае, когда восстановлению подвергаются нативные органические кислоты, коэффициент может быть выше 1; если же поглощаемый углекислый газ преимущественно расходуется на карбоксилирование кетокислот, а фотосинтез идет слабо, коэффициент будет меньше 1 единицы.

Хемосинтез — процесс образования органических веществ из неорганических, при котором для восстановления углекислоты используется химическая энергия, получаемая при окислении некоторых минеральных веществ (аммиака сероводорода и т. п.). Осуществляется хемосинтезирующими бактериями. Процесс хемосинтеза впервые был описан С. Н. Виноградским.

Хилла реакция — фотохимический процесс восстановления акцепторов электрона в присутствии изолированных хлоропластов на свету. Общий вид реакции:

$$\text{Свет} + A + H_2O \rightarrow H_2A + {}^1/_2O_2,$$

где A — акцептор электронов или водорода, но не CO_2.

Хлороз — желтоватая окраска листьев, обусловленная разными причинами, например недостатком железа, которое необходимо для синтеза хлорофилла. Хлороз может быть связан также с недостаточностью марганца, меди, серы, калия и других элементов, а также с некоторыми вирусными заболеваниями, вызывающими нарушение синтеза хлорофилла.

Эмерсона эффект — усиление квантового водорода фотосинтеза в более далекой красной области при дополнительном освещении растения более коротковолновыми лучами.

Фотосинтез

Среди биологических процессов, происходящих на нашей планете, фотосинтезу, безусловно, принадлежит главнейшее место. Свободная энергия, которая используется любой живой клеткой, в конечном счете связана с запасанием энергии солнечного света в химических связях соединений, возникающих при фотосинтезе.

С биофизической точки зрения фотосинтез представляет собой конверсию энергии, происходящую путем передачи энергии поглощенного пигментом кванта света электрону и постепенного расходования ее на образование химических связей.

Дальнейшая судьба запасенной при фотосинтезе свободной энергии связана с ее реализацией в жизнедеятельности гетеротрофного мира и обесцениванием при ее неизменном переходе в тепловую форму энергии. Общие количества веществ и энергии, превращающихся при фотосинтезе растительности земного шара, чрезвычайно велики.

Прикладное значение теории фотосинтеза вытекает из того, что от фотосинтеза зависит накопление органической массы культивируемых растений, их урожай. Практическая деятельность растениеводов направлена на то, чтобы создавать условия оптимального течения фотосинтетических процессов.

В самом общем виде фотосинтез определяется как процесс использования энергии квантов видимого света для восстановления двуокиси углерода до уровня углеводов.

Суммарная формула и основные термодинамические характеристики процесса фотосинтеза:

$$6CO_2 + 6H_2O \xrightarrow{\text{Свет}} C_6H_{12}O_6 + 6O_2.$$

Изменение общей энергии системы $\Delta G = +686\,000$ *кал/моль*.
Изменение энтропии системы $\Delta S = -43{,}6$ *кал/моль · град*.

Как видно из формулы, фотосинтез представляет собой эндергоническую реакцию, идущую с уменьшением энтропии системы. За сравнительно простой формулой скрыты очень сложные процессы, происходящие на разных уровнях проявления биологических событий, начиная с электронных переходов и кончая уровнем клеточной и тканевой организации растения. Естественно, система фотосинтеза, способная к осуществлению такого уникального процесса, должна быть структурированной. Поэтому теория фотосинтеза базируется на разнообразных подходах в исследованиях: энергетических, квантовомеханических, физических, структурных, химических и физиологических.

Для объединения разнообразных систем фотосинтетического аппарата и происходящих в них процессов необходима высокоорганизованная система интеграции и управления. Поэтому проблема фотосинтеза требует привлечения понятий не только физики и химии, но также математики, в частности теории информации.

Количество энергии, запасаемой на Земле благодаря фотосинтезу, огромно. Ежегодно в результате ассимиляции углекислоты зелеными растениями образуется около 100 млрд. *т* органических веществ, в которых заключено около $450 \cdot 10^{15}$ *ккал* солнечной энергии, воплощенной в виде энергии химических связей. Эти процессы сопровождаются такими грандиозными по своим масштабам явлениями, как ассимиляция растениями около 170 млрд. *т* углекислого газа, фотохимическое разложение около 130 млрд. *т* воды, из которой выделяется 115 млрд. *т* свободного кислорода.

Связывание углерода растениями

Местообитание растений	Площадь, млн. км²	Связывание углерода, млрд. *т* за один год
Суша		
леса	44	~11
пашни	27	~ 4
степи	31	~1,1
пустыни	47	~0,2
		Итого: ~ 16,3
Океан	371	127±87

В настоящее время в качестве пищи человечество потребляет всего лишь 0,6% общей фотосинтетической продукции Земли.

На всю площадь посевов земного шара потенциально активной энергии фотосинтетически активной радиации (ФАР) приходится за средний период вегетации растений около $4{,}5 \cdot 10^{18}$ *ккал*, запасается же культурными растениями всего $2{,}5 \cdot 10^{16}$, т. е. около 0,55%.

Как видим, перед человеком открываются большие возможности в дальнейшем развитии производительности зеленых растений.

КОЛИЧЕСТВО УГЛЕРОДА НА ЗЕМЛЕ, *т*

Литосфера (земная кора на 16 *км* вглубь)	$2 \cdot 10^{16} - 8 \cdot 10^{16}$
Гидросфера (океаны и моря)	$5 \cdot 10^{13}$
Тропосфера (воздух на 11 *км* в высоту)	$6 \cdot 10^{11}$

Источником углекислого газа в атмосфере являются выбросы CO_2 из вулканов и грязевых сопок, выветривание известняков, разложение растительных и животных остатков, дыхание животных и растений, сжигание угля, нефти, торфа, природного газа и т. д. Углекислый газ атмосферы растворяется в водах морей и океанов, благодаря чему поддерживается постоянная концентрация его в атмосфере. CO_2 частично расходуется на выветривание полевых шпатов, но основная масса его поглощается при фотосинтезе.

При фотосинтетическом связывании углекислоты растениями в год расходуется приблизительно 3% запаса CO_2 атмосферы и около 0,3% запаса CO_2 в мировом океане.

СПЕКТР ДЕЙСТВИЯ ФОТОСИНТЕЗА

Фотосинтез имеет в своей основе фотохимические реакции, происходящие благодаря поглощению определенных квантов света хлорофиллом. В связи с тем, что лучи с разной длиной волны используются неодинаково, фотосинтез можно охарактеризовать спектром действия (рис. 28), под

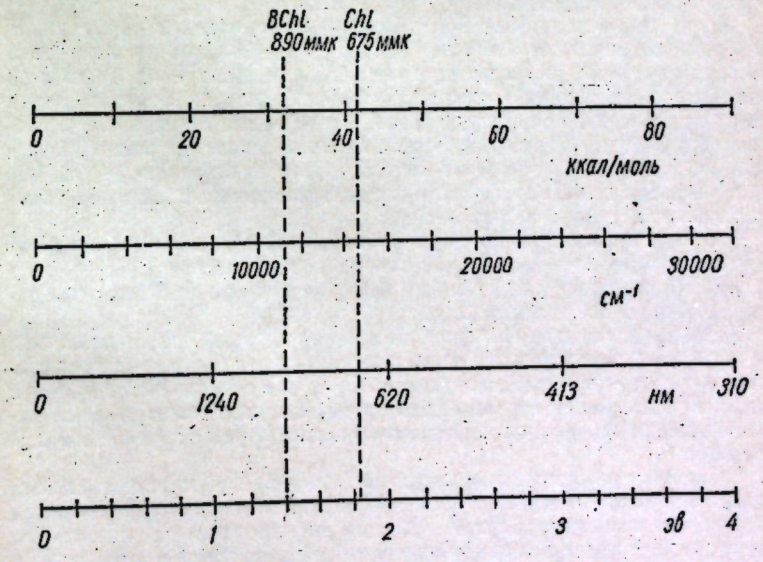


Рис. 28. Номограмма для пересчета энергий, соответствующих квантам отдельных участков видимого спектра.

На примере хлорофилла и бактериохлорофилла показано, как пользоваться номограммой.

которым понимают его относительную эффективность в разных областях солнечного спектра.

В соответствии с законом Гротгуса в фотохимической реакции эффективны лишь те кванты, которые поглощаются реагирующим веществом. Если бы все поглощаемые листьями растения кванты света использовались для фотосинтеза, то при соответствующем выборе масштаба координатных осей следовало бы ожидать совпадения кривой поглощения света со спектром его действия. В действительности чаще наблюдается расхождение спектров поглощения листа от кривой спектра действия фотосинтеза, так как в растительной клетке содержатся пигменты, которые не имеют прямого отношения к фотосинтетическим процессам.

Основные пигменты и строение фотосинтезирующих органов

Основным пигментом фотосинтезирующих органов всех зеленых растений является хлорофилл *a* — $C_{55}H_{22}N_4O_5Mg$, сопровождаемый обычно хлорофиллом *b* и связанный с ним генетически. В водорослях встречаются хлорофиллы *c* и *d*. В бактериях, способных к фотосинтезу, содержится бактериохлорофилл — $C_{55}H_{47}O_6N_4Mg$. В зеленых клетках содержится протохлорофилл — $C_{55}H_{70}O_5N_4Mg$, который не обладает фотосинтетической активностью, но рассматривается как один из предшественников хлорофилла.

Хлорофилл и родственные ему соединения относятся к порфиринам. В основе соединений этой группы находится порфин, молекула которого состоит из четырех пиррольных колец. Пиррольные кольца объединены метиновыми мостиками в общую систему. Группу порфиринов разделяют на собственно порфирины, дигидропорфирины (хлорины) и тетрагидропорфирины. Фотосинтетические пигменты являются магнийпорфиринами: хлорофилл — магнийхлорин, бактериохлорофилл — магниевый комплекс тетрагидропорфирина с противоположным расположением гидрированных пиррольных колец.

Спектры поглощения порфиринов в видимой области спектра имеют четыре полосы, отстоящие примерно на равных расстояниях друг от друга. На границе с ультрафиолетовой областью имеется весьма интенсивная полоса поглощения Соре.

Спектры поглощения порфиринов зависят от характера заместителей. У различных хлорофиллов четко выделяются два максимума поглощения: в области коротких волн (полоса Соре) и в области более длинных волн. Можно рассчитать отношение коэффициентов молекулярных экстинкций для максимумов поглощения в полосе Соре и в красной области спектра.

У преобладающего большинства водорослей и у всех автотрофных высших растений основными фотосинтетическими пигментами являются хлорофилл *a* и хлорофилл *b*. Обычно эти хлорофиллы сопутствуют друг другу. В последнее время получено большое число мутантов разных видов растений, у которых нет хлорофилла *b*.

Основные максимумы поглощения хлорофилла *a* расположены в области 420 и 662 *нм*, а у хлорофилла *b* — в области 455 и 644 *нм*. Отношения молярных коэффициентов экстинкции в максимумах поглощения

для хлорофилла *a* $\frac{117{,}5\ (420)}{90{,}1\ (662)} = 1{,}3$; для хлорофилла *b* $\frac{158{,}6\ (455)}{56{,}3\ (644)} = 2{,}8$ (в скобках указаны значения длин волн в максимуме).

Хлорофилл *c* (хлорофилл-гамма, или хлорофуцин) извлечен из диатомовых и бурых водорослей. Формула его пока еще не установлена. Максимумы поглощения — при 447 и 628 *нм*. Отношение коэффициентов экстинкций: $\frac{213\ (447)}{19{,}7\ (628)} = 10{,}1$.

Хлорофилл *d* содержится в сравнительно малых концентрациях в красных водорослях. Максимум его основных полос поглощения — 447 и 688 *нм*. Отношение коэффициентов экстинкций: $\frac{87{,}3\ (447)}{98{,}6\ (688)} = 0{,}89$.

Хлорофилл *e* определен в водоросли *Tribonema borubicinum*, относящейся к *Xanthophyceae*.

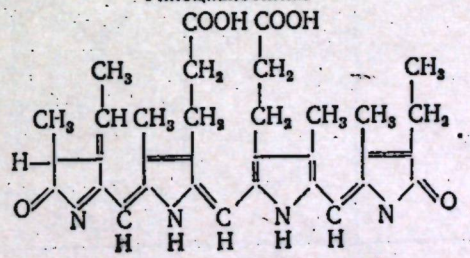
В фототрофных пурпурных бактериях содержится бактериохлорофилл, у которого красный максимум поглощения смещен в дальнюю красную область, по сравнению с иными хлорофиллами, и приходится на 773 *нм*. Полоса Соре лежит в области 464 *нм*. Отношение молярных коэффициентов экстинкции: $\frac{78{,}1\ (464)}{96{,}0\ (773)} = 0{,}8$.

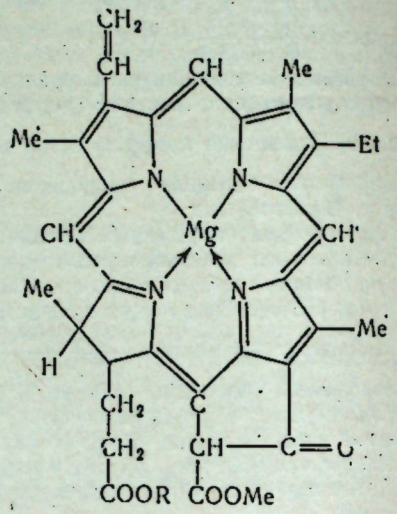
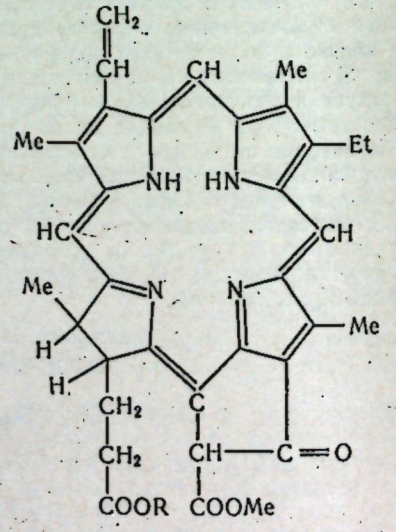
Хлорофиллы-хлоробиум содержатся в зеленых фототрофных бактериях *Chlorobium* и *Chloropseudomonas*. Различают несколько видов этих пигментов, среди которых более исследованы бактериовиридин, хлоробиум-хлорофилл 660, хлоробиум-хлорофилл 650, хлоробиум-хлорофилл 770. Пигменты здесь характеризуются областью красного максимума поглощения.

Отношения коэффициентов экстинкций весьма сильно различаются для разных пигментов.

Для синезеленых и красных водорослей, не имеющих хлорофилла *b*, характерны фикоцианины и фикоэритрины — пигменты, благодаря которым клетки и талломы этих водорослей приобрели свойственную им окраску. В основе этих пигментов также лежит тетрапиррол, однако он не образует замкнутого цикла — порфирина, а является линейным. В состав хромофора не входит ни магний, ни какой-либо иной металл. Для обозначения пигментов к их названию присоединяют буквы C для пигмента синезеленых, R — для красных или B — для бангиаллиевых водорослей, например: C-фикоцианины, R-фикоцианины, C-фикоэритрины и т. д. Пигменты представляют собой связанные с белком хромофоры. Число хромофорных групп на молекулу белка различно. Например, для C-фикоцианина при молекулярном весе белка — 45 000 имеются три хромофорные группы.

Фикоцианобилин

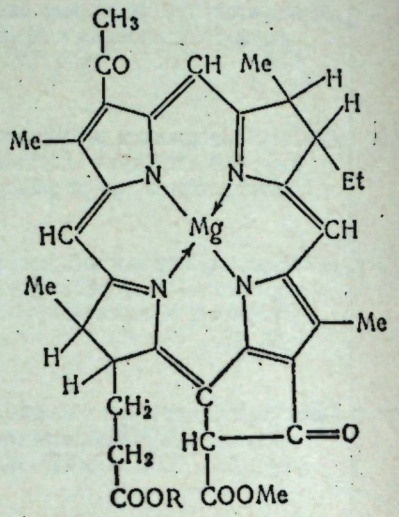
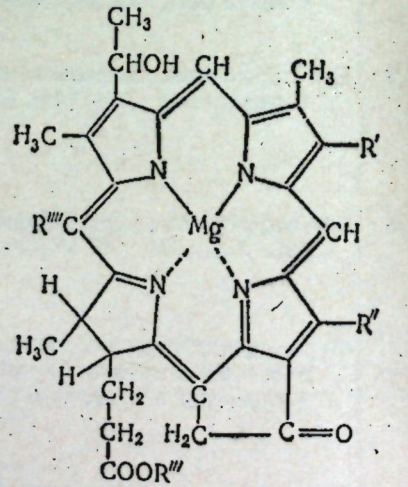


Название, синоним	Формула	Молекулярный вес	Распространение. Физиолого-биохимические особенности
Хлорофилл *a*	 $R = C_{20}H_{39}$ (фитил) $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$	893,5	Все фотосинтезирующие организмы, выделяющие в процессе фотосинтеза кислород, т. е. высшие растения, зеленые, красные, бурые водоросли и т. п. Флуоресцирует с максимумами 668 и 723 *нм* (в эфире). Нестабилен, особенно на свету. Максимумы поглощения в эфире (*нм*): 662, 615, 578, 533,5, 430, 410
Феофитин *a*	 $R = C_{20}H_{39}$ (фитил) $C_{55}H_{74}O_5N_4$	871,2	Как и хлорофилл *a*. Флуоресцирует с максимумом 672,5; 715 *нм* (в эфире). Нестабилен, особенно на свету. Максимумы поглощения в эфире (*нм*): 667, 609,5, 560, 534, 505, 471, 408,5

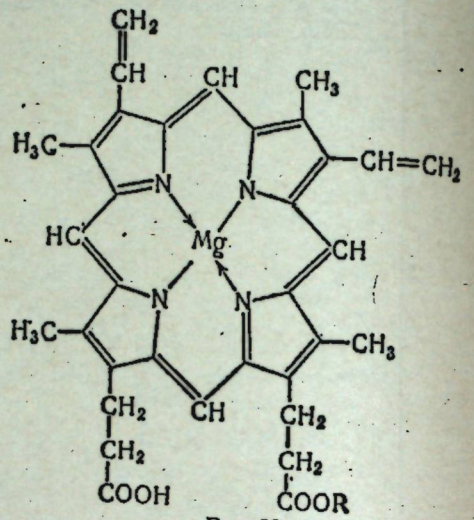
Продолжение

Название, синоним	Формула	Молекулярный вес	Распространение. Физиолого-биохимические особенности
Хлорофиллид *a*	Как хлорофилл *a*, но R = H $C_{35}H_{34}O_5N_4Mg$	614,9	Образуется при фотопревращениях протохлорофиллида. Максимумы поглощения в эфире (*нм*): 662, 615, 578, 533,5, 430, 410
Этилхлорофиллид *a*	Как хлорофилл *a*, но R = C_2H_5 $C_{37}H_{38}O_5N_4Mg$	643,0	Обычно содержится в спиртовых экстрактах из зеленых тканей как продукт действия хлорофиллазы. Максимумы поглощения в эфире (*нм*): 662, 615, 578, 533,5, 430, 410
Хлорофилл *b*	Как хлорофилл *a*, но у C_3 вместо $-CH_3$ присоединен — CHO $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$	907,5	Во всех зеленых высших растениях и во многих зеленых водорослях. Флуоресцирует с максимумами 657 и 707 *нм* (в эфире). Максимумы поглощения в эфире (*нм*): 614, 595, 549, 455, 430
Этилхлорофиллид *b*	Как хлорофилл *b*, но R = C_2H_5 и у C_3 вместо CH_3 присоединен — CHO $C_{37}H_{36}O_6N_4Mg$	657,0	Обычно присутствует в спиртовых экстрактах как продукт действия хлорофиллазы. Максимумы поглощения в эфире (*нм*): 644, 595, 549, 455, 430
Протохлорофилл	Как хлорофилл *a*, но связь между C_7 и C_8 ненасыщенная $C_{55}H_{70}O_5N_4Mg$	891,5	В этиолированных тканях проростков. Флуоресцирует с максимумами 627 и 685 *нм* (в ацетоне). Максимумы поглощения в эфире (*нм*): 623, 571, 535, 432
Протохлорофиллид, Mg-винилфеопорфирин a_5 монометиловый эфир	Как протохлорофилл, R = H $C_{35}H_{32}O_5N_4Mg$	612,9	Этиолированные проростки, мутанты хлореллы. Максимумы поглощения в эфире (*нм*): 623, 571, 535, 432
Винилфеопорфирин, a_5 монометиловый эфир	Как протохлорофилл, но без Mg, R = H $C_{35}H_{34}O_5N_4$	590,6	Мутант хлореллы. Максимумы поглощения в эфире (*нм*): 638, 585, 565, 524, 417
Хлорофилл *c*, хлорофуцин	По-видимому, смесь магнийгексадегидрофеопорфирина a_5 монометилового эфира и магнийтетрадегидрофеопорфирина a_5 моноэтилового эфира	—	Бурые диатомовые водоросли, динофлагелляты. Флуоресцирует с максимумами 629 и 690 *нм* (в эфире). Максимумы поглощения в эфире (*нм*): 628, 580, 449
Хлорофилл *d*	Не выяснена; по-видимому, как хлорофилл *a*, но при C_2 вместо CH CH_2—CHO	—	Некоторые красные водоросли. Флуоресцирует с максимумами 696 и 752 *нм*. Может существовать в нескольких изомерных формах. Максимумы поглощения в эфире (*нм*): 688, 643, 595, 548,5, 512, 447, 392

Продолжение

Название, синоним	Формула	Молекулярный вес	Распространение. Физиолого-биохимические особенности
Бактериохлорофилл *a*	 $R = C_{20}H_{39}$ (фитил) $C_{55}H_{74}O_6N_4Mg$	911,5	Пурпурные и бурые фотосинтезирующие бактерии, некоторые зеленые серобактерии. Флуоресцирует с максимумом 805 *нм*. Максимумы поглощения в эфире (*нм*): 773, 577, 391,5, 358,5
Хлоробиум-хлорофилл 650	 $R' — C_2H_5$, C_3H_7 или *изо*-C_4H_{10}; $R'' — CH_3$ или C_2H_5; $R''' —$ *транс-транс*-фарнезил ($C_{15}H_{25}$); $R'''' — H$	—	Зеленые серобактерии. Флуоресцирует с максимумом 653 *нм*. Максимумы поглощения в эфире (*нм*): 650, 612, 575, 530, 425, 406

Продолжение

Название, синоним	Формула	Молекулярный вес	Распространение. Физиолого-биохимические особенности
Хлоробиум-хлорофилл 660	Сходен с хлоробиум-хлорофиллом 650, но R'''' — CH_3 или C_2H_5	—	Зеленые серобактерии. Флуоресцирует с максимумом 666 *нм* (в эфире). Максимумы поглощения в эфире (*нм*): 660, 622, 432, 412
Магнийпротопорфирин	 $R = H$ $C_{34}H_{32}O_4N_4Mg$	585,0	Мутант хлореллы. Возможно, является промежуточным продуктом при синтезе хлорофилла. Максимумы поглощения в эфире (*нм*): 589, 551, 510, 419, 340
Магний протопорфирин монометиловый эфир	Как магний протопорфирин, но $R = CH_3$ $C_{35}H_{32}O_4N_4Mg$	599,0	В этиолированных листьях ячменя, в *Rhodopseudomonas* sp. Максимумы поглощения в эфире (*нм*): 589, 551, 510, 419, 340

Содержание хлорофилла в листьях некоторых растений, % на сырое вещество

Айлант	0,460	Какаовое дерево	0,790
Араукария	0,097	Клен	0,400—0,493
Аспидистра	0,400	Лавр благородный	0,127
Бузина	0,227	Липа	0,281
Вяз	0,162	Пихта	0,175
Дуб	0,250	Подсолнечник	0,165
Ель	0,250	Сосна	0,109—0,178
Заячья капуста	0,106	Тыква	0,175
Земляника	0,177	Ульва (зеленая водоросль)	0,008—0,070
Зостера морская	0,293		

Содержание хлорофилла в листьях растений колеблется от 0,008 до 0,8% на сырое вещество. Как правило, содержание хлорофилла у теневыносливых растений выше, чем у светолюбивых. При большом недостатке света содержание хлорофилла значительно меньше, чем при обычных условиях освещения. Листья, приспособленные к меньшей интенсивности света, содержат относительно больше хлорофилла. Отношение $\frac{\text{хлорофилл } a}{\text{хлорофилл } b}$ у светолюбивых растений составляет величину порядка 3,9 а у теневыносливых оно близко к 2,3.

Соотношение между хлорофиллом, каротиноидами и другими пигментами в значительной степени зависит от условий произрастания растений. Например, у пшеницы соотношение $\frac{\text{хлорофилл}}{\text{каротиноиды}}$ колеблется в пределах от 1 до 1,5.

ХЛОРОПЛАСТЫ

Фотосинтетический аппарат растения сосредоточен в специальных органоидах клетки — хлоропластах. Структуре хлоропластов посвящено большое количество исследований. С развитием электронной

микроскопии открылись возможности детального изучения ультрамикроструктуры хлоропластов. От остальных органелл клетки хлоропласт отличается большей автономностью: он содержит не только полный фотосинтетический аппарат, но и собственную белок-синтезирующую систему, оболочку, через которую происходит регулируемый обмен веществами с цитоплазмой, и даже генетическую информацию в виде пластидной ДНК.

Хлоропласт представляет собой гетерогенное по структуре образование, заключенное в двойную осмиофильную мембрану. Он состоит из стромы (гидрофильного белкового содержимого), в которую включены зернистые образования пластинчатой природы — граны.

В клетках разных растений форма хлоропластов неодинакова. Так, у высших растений хлоропласты имеют сферическую, яйцевидную либо дисковидную форму. У водорослей хлоропласты приобретают более сложную форму, например, они могут иметь вид длинной спиральной ленты (у спирогиры) или пластинчатого звездчатого образования.

Размеры хлоропластов также бывают разными. У высших растений диаметр хлоропластов составляет в среднем 4—6 *мк*. Предполагается, что в клетках поддерживается более или менее постоянное количество хлоропластов, причем увеличение числа хлоропластов осуществляется благодаря их делению. Деление хлоропластов изучено недостаточно полно. Оно осуществляется путем растяжения хлоропласта и образования перетяжки в центральной части. Деление хлоропласта занимает около 8 дней, хотя *in vitro* этот процесс происходит быстрее.

Полное развитие структуры хлоропласта достигается не сразу, но путем более или менее сложного онтогенеза.

Граны, возникающие в процессе становления хлоропласта, состоят как бы из плоских пузырьков — мешочков, ограниченных мембранами, причем отдельные мешочки соединены между собой сложными анастомозами трубочек. Эти образования называются тилакоидами. Тилакоиды бывают двух типов: одни тянутся на большие расстояния в строме, другие — более короткие и располагаются в виде стопы. Первые имеют название *ламелл стромы*, вторые — *ламелл гран*. Число гран на один хлоропласт сильно варьирует и зависит от вида растения, стадии онтогенеза и т. д.

Хлорофиллы и другие пигменты, необходимые для фотосинтетического процесса, сосредоточены в гранах — в их тилакоидах. Здесь же происходят и основные процессы фотосинтеза — фотофизическая и фотохимическая стадии. Углеродный цикл осуществляется вне граны — в строме хлоропласта.

Функции изолированных хлоропластов

Исследование элементарных реакций фотосинтеза и метаболических путей ассимилированного углерода на целых органах растения или клетках затруднено тем, что процессы фотосинтеза могут маскироваться явлениями, свойственными цитоплазме, гетеротрофным участкам клетки, а в случае ткани — специализированным клеткам и т. д. Поэтому четко наметилась тенденция использовать в исследованиях фотосинтеза модельные системы в виде изолированных хлоропластов и создавать такие условия, при которых они могли бы сохранять присущую им функциональную активность. В настоящее время можно считать хорошо разработанными реакционные среды, более или менее продолжительное время

поддерживающие способность хлоропластов осуществлять отдельные реакции фотосинтеза. Следует отметить, что пока еще не из всех видов растений научились выделять функционирующие хлоропласты.

Основными фотосинтетическими процессами, которые способны осуществлять изолированные хлоропласты, являются реакция Хилла с использованием различных веществ в качестве доноров электронов (дихлорфенолиндофенола, феррицианида и др.), циклическое и псевдоциклическое фотосинтетическое фосфорилирование, нециклическое фотосинтетическое фосфорилирование и, наконец, фотосинтетическое восстановление поглощаемой из среды двуокиси углерода.

Выделение хлоропластов производят в изоосмотических растворах, содержащих, кроме осмотических веществ, трис-буфер или трициновый буфер.

Интенсивность фотосинтетического фосфорилирования выражают в *мкг* этерифицированного ортофосфата в единицу времени препаратом хлоропластов, содержащим 1 *мг* хлорофилла. Разные исследователи получили весьма неодинаковые значения интенсивности фосфорилирования — от единиц до нескольких сотен *мкг/мг* хлорофилла в час.

Изолированные хлоропласты при надлежащих условиях хранения сохраняют способность к фотосинтетическому фосфорилированию весьма продолжительное время. Лиофилизация хлоропластов, хотя существенно и снижает их способность к фосфорилированию, но все же полностью не подавляет этого процесса.

Изолированные хлоропласты являются важнейшей моделью фотосинтетического фосфорилирования для исследования механизмов запасания поглощенной хлорофиллом световой энергии в виде макроэргических связей АТФ и накопления высоковосстановленных соединений. Изолированные хлоропласты используются при установлении кофакторов фотосинтетического фосфорилирования.

Реакции восстановления на свету феррицианида и других способных к восстановлению веществ при наличии хлоропластов в суспензии проходят очень четко. Гораздо более трудным является осуществление ассимиляции углекислоты изолированными хлоропластами. Способность к этой реакции у изолированных хлоропластов сохраняется весьма непродолжительное время, однако найдены такие составы реакционных смесей, которые позволяют добиваться *in vitro* высокой интенсивности фотосинтеза изолированных хлоропластов.

Выделение и очистка целых хлоропластов шпината (по Арнону, Аллену и Уотли)

Листья промывают в дистиллированной воде и после стряхивания капель воды помещают в пластиковом мешочке в холодильник на один час или несколько часов, чтобы листья приобрели хорошую тургесцентность. Далее из листа удаляют жилки. Остаток быстро взвешивают, измельчают на кусочки. 50 *г* измельченных листьев растирают в предварительно охлажденной 20-сантиметровой ступке в изотоническом растворе такого состава: 100 *мл* 0,35-м. NaCl и 10 *мл* 0,2-м. *трис*-буфера pH 8. Используют также около 50 *г* охлажденного песка. Иногда NaCl заменяют 0,5-м. раствором сахарозы или глюкозы. Продолжительность измельчения в ступке не более 2 *мин*.

Массу продавливают через ткань, полученный сок центрифугируют при 0° С в течение 1 *мин* при 200 *g*, чтобы отделить песок, остатки жилок

и целые клетки. Супернатант декантируют и центрифугируют в течение 7 *мин* при 1000 *g*. Осадок содержит большую часть целых хлоропластов. Его суспендируют в 2 *мл* охлажденной до 0° С 0,35-м. NaCl, тщательно взмучивают с помощью стеклянной палочки, на конце которой укреплен ватный тампончик. Суспензию разбавляют 50 *мл* 0,35-м. NaCl и вновь центрифугируют 7 *мин* при 1000 *g*. Остаток ресуспендируют в 10 *мл* 0,35-м. NaCl.

Получение фрагментированных хлоропластов (по Уотли, Аллену, Арнону)

После второго центрифугирования суспензии целых хлоропластов ресуспендирование проводят в гипотоническом растворе хлористого натрия — 0,035-м. вместо 0,35-м. При этом получают «экстракт хлоропластов», содержащий водорастворимые энзимы и кофакторы, которые ранее были в хлоропластах, а также частицы лопнувших органелл. Полученный центрифугированием на холоду при 18 000 *g* в течение 10 *мин* осадок суспендируют примерно в 40 *мл* 0,035-м. NaCl и 10 *мин* центрифугируют при 18 000 *g* на холоду. Осадок вновь ресуспендируют в 10 *мл* 0,035-м. NaCl.

Для большей стабильности выделенных частиц хлоропластов желательно добавлять в растворы аскорбат натрия в концентрации 0,01-м. (200 *мг*/100 *мл*).

Реакционные смеси для изучения фотофосфорилирования в хлоропластах

Метод Арнона, Уотли для циклического фосфорилирования

Реакция проводится в коническом манометрическом сосудике на 18 *мл*, содержащем:

Трис-буфер/HCl, pH 8,3	80 *мкмоль*
$MgCl_2$	5 или 10 »
Аскорбат натрия	10 »
АДФ, нейтрализованный до pH 8	10 »
Кофактор фотофосфорилирования и вода	до 3 *мл*

Из кофакторов фотофосфорилирования избирают одно из следующих веществ:

Феназинметасульфат	0,1 *мкмоль*
Флавинмононуклеотид	0,1 »
Витамин K_3 (в 0,1 *мл* метанола)	0,3 »

При использовании флавинмононуклеотида прибавляют также 0,3 *мкмоль* НАД.

В боковом отростке сосудика находится 10 *мкмоль* $K_2HP^{32}O_4$ (активность $1 \cdot 10^5$—$5 \cdot 10^5$ *имп/мин*). Сосуд охлаждают в толченом льду и вводят суспензию хлоропластов, содержащую 0,2 *мг* хлорофилла. Заполненный сосуд при 15°С 3—5 *мин* продувают азотом. Реакция начинается введением в смесь фосфата и включением света. Интенсивность света на уровне колб — порядка 50 000 *лк*. Останавливается реакция выключением света и добавлением в каждый сосуд 0,3 *мл* 20%-ной трихлоруксусной кислоты. Продолжительность инкубации — от 5 *мин* до 1 *час*. Кривая интенсивности реакции имеет насыщение. Подкисленную смесь центрифугируют на холоду. В супернатанте определяют органический фосфат, для чего смешивают 1 *мл* аликвотной части супернатанта с 1 *мл* магнезиальной смеси. В осадке определяют радиоактивность неэтерифицированного неорганического фосфата, затем радиоактивность АТФ в фильтрате, получающемся после отделения осадка.

Метод Арнона, Уотли и Аллена для нециклического фотофосфорилирования

Проводится по такой же схеме, как и изучение циклического фотофосфорилирования. Реакционная смесь в *мкмоль* на объем 3 *мл* содержит:

Трис-буфер/HCl, pH 8	80
$MgCl_2$	2—5
АДФ, нейтрализованный до pH 8	10
НАДФ, нейтрализованный до pH 8	4
$K_2HP^{32}O_4$	10

К раствору, объем которого составляет 3 *мл*, прибавляют «фотосинтетическую» НАДФ-редуктазу, приготовленную по методу Хилла и Бендалла. $K_2HP^{32}O_4$ и НАДФ помещают в боковой отросток манометрического сосудика. Препарат хлоропластов содержит около 0,2 *мг* хлорофилла. Сосудики продувают азотом. Реакцию начинают одновременным включением света и введением компонентов из боковых отростков в основную смесь. Манометрическим путем определяют выделение кислорода. При этом в центральном объеме сосудика находится КОН и полоска фильтровальной бумаги. $АТР^{32}$ регистрируют таким же способом, как и при изучении циклического фосфорилирования.

Интенсивность фотофосфорилирования обычно выражают в количестве *мкмоль* неорганического фосфата, этерифицированного в течение 1 *час* из расчета на 1 *мг* хлорофилла. Получают значения от 0 до 150 и больше $\frac{\text{мкмоль P}}{\text{час} \cdot \text{мг хлорофилла}}$.

Среда для изучения фотосинтетического фосфорилирования у хлоропластов 1—2-недельных проростков гороха (Сисакян, Бекина), *мкмоль*

Трис-буфер/HCl	80
K_2HPO_4	10
АДФ	10
$MgCl_2$	5
НАДФ	0,3
Флавинмононуклеотид	0,06
Объем пробы	3 *мл*
pH смеси	7,6—7,8

Температура в момент инкубации — 19—20° С; освещенность — около 7000 *лк*; концентрация хлорофилла в пробе — 0,16 *мг* на пробу. При таких условиях проведения опыта интенсивность фотофосфорилирования достигает 450 *мкмоль* P на 1 *мг* хлорофилла в час.

Среда для изучения фотосинтетического фосфорилирования изолированными хлоропластами фасоли (Гоуве и Штерн), *мкмоль*

Трис-буфер/HCl, pH 8	45
$MgCl_2$	8
АДФ	4
1-н. К-фосфатный буфер, pH 8	24
Бычий альбумин	0,045 (3 *мг*)
Феназинметасульфат	0,06
или $K_3[Fe(CN)_6]$	1,5

Общий объем реакционной смеси — 3 *мл*. Препарат содержит около 24—45 *мкг* хлорофилла. О фотофосфорилировании судят по включению в АТФ меченого фосфата, для чего в среду вводят $K_2HP^{32}O_4$ с активностью 1—4 · 10^6 *имп/мин*. Наблюдаемые значения фотофосфорилирования — до 300 $\frac{\text{мкмоль P}}{\text{час} \cdot \text{мг хлорофилла}}$.

В последние годы было испытано много различных реакционных смесей для изучения фосфорилирования хлоропластами. У многих видов растений вообще не удалось наблюдать фотофосфорилирования в изолированных хлоропластах, так как, по-видимому, таннины, полифенолы, хиноны, жирные кислоты, *in vivo* пространственно отделенные от хлоропластов, при гомогенизации ингибируют фотофосфорилирование.

В качестве веществ, которые могут защищать структурную целостность хлоропластов и уменьшать ингибирование фотофосфорилирования, применяют сахарозу, полиэтиленгликоль, декстран, фикол. Поэтому иногда используются реакционные смеси, содержащие эти вещества.

Среда для изучения фиксации CO_2 изолированными хлоропластами, выделенными из листьев китайской капусты, *мкмоль*

$MgCl_2$	10
Трис-буфер/HCl, pH 8,0	80
Цистеин (нейтрализованный)	7,5
$NaHC^{14}O_3$	4,50
АТФ	2
Рибозо-5-фосфат	2

Объем водного экстракта хлоропластов берут соответственно количеству хлоропластов в пробе. Общий объем среды 3 *мл*.

Сосуды продувают азотом. Продолжительность экспозиции — до 15 *мин*. По окончании экспозиции в реакционную смесь вводят 0,2 *мл* уксусной кислоты. При этом неусвоенная меченая кислота переходит в воздушную фазу. Определяют активность усвоенного радиоуглерода.

Приводим состав смеси, в которой хлоропласты долго сохраняют свою жизнеспособность и могут даже делиться.

Состав среды для поддержания жизнеспособности у изолированных хлоропластов (по Ридли, 1969)

Компонент среды	Вещество	Концентрация
Факторы, сохраняющие структуру	Фикол	2,5%
	Бычий альбумин	0,01%

Продолжение

Компонент среды	Вещество	Концентрация
Осмотически активное вещество	Сорбитол	0,25 *моль*
Буфер	*Трицин*-буфер NaOH pH 7,3	0,05 »
Кофакторы	Магний	0,5 *мкмоль*
	Марганец	1,0 »
	Хлорид	2,0 »
Основные компоненты для обеспечения биосинтеза	Источник углерода:	
	бикарбонат	0,05 *моль*
	ацетат	0,5 *мкмоль*
	Источник фосфора — пирофосфат	0,5 »
	Источник азота — глутамат	1,0 »
	Источник серы — сульфат	0,5 »
Стабилизаторы среды	ЭДТА	1,5 »

Определение хлорофилла в растениях

Хлорофиллы извлекают из измельченных листьев с помощью ацетона. Для этого листья растирают в ступке с кварцевым песком или толченым стеклом, небольшим количеством $CaCO_3$ и ацетоном.

Ацетоновый экстракт отсасывают через стеклянный фильтр; остаток повторно 2—3 раза обрабатывают ацетоном. Экстракты объединяют. Хлорофиллы определяют либо суммарно на фотоколориметре, либо после разделения хроматографическим путем на бумаге в тонком слое, либо на колонке с сахарозой.

Эффективным методом является спектрофотометрическое измерение при двух длинах волн с последующим расчетом концентрации хлорофиллов *a* и *b*.

Формулы для расчета содержания хлорофиллов a и b по данным спектрофотометрического анализа

Концентрации хлорофиллов *a* и *b* в растворах определяются по значениям экстинкции, измеренным при двух длинах волн.

Обозначив через $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ — численные коэффициенты, через C_a и C_b — концентрации соответственно хлорофиллов *a* и *b*, а через D_λ — измеряемые коэффициенты экстинкции в *мг/л* при данной длине волн в *ммк*, запишем формулы для расчета концентраций хлорофилла в следующем виде:

$$C_a = \alpha D_{\lambda_1} + \beta D_{\lambda_2},$$

$$C_b = \gamma D_{\lambda_2} + \delta D_{\lambda_1},$$

Значения коэффициентов зависят от растворителя, в связи с чем для каждого из них существуют свои формулы.

Формулы для растворов 80%-ного ацетона (водного):

Мак-Кини — Арнона: $C_a = 12{,}7D_{663} - 2{,}69D_{645}$; $C_b = 22{,}9\ D_{645} - 4{,}68\ D_{663}$.

Вернона: $C_a = 11{,}63D_{665} - 2{,}39D_{649}$; $C_b = 20{,}11D_{649} - 5{,}18D_{665}$.

Циглера — Эгле: $C_a = 11{,}78D_{664} - 2{,}29D_{647}$; $C_b = 20{,}05D_{647} - 4{,}77D_{664}$.

Формулы для растворов хлорофилла в безводном ацетоне:

Хольма: $C_a = 9{,}784D_{662} - 0{,}990D_{644}$; $C_b = 21{,}426D_{644} - 4{,}650D_{662}$.

Шлыка: $C_a = 11{,}70D_{662} - 2{,}09D_{644}$; $C_b = 21{,}19D_{644} - 4{,}56D_{662}$.

Формулы для растворов хлорофилла в этиловом эфире:

Комара — Цигейля: $C_a = 9{,}93D_{660} - 0{,}777D_{642{,}5}$; $C_b = 17{,}6D_{642{,}5} - 2{,}81D_{660}$.

Смита — Бенитея: $C_a = 10{,}1D_{662} - 1{,}01D_{644}$; $C_b = 16{,}4D_{644} - 2{,}57D_{662}$.

Формулы для растворов хлорофилла в 96%-ном этаноле:

$$C_a = 13{,}70D_{665} - 5{,}76D_{649};\ C_b = 25{,}80D_{649} - 7{,}60D_{665}.$$

Формулы для растворов хлорофилла в 100%-ном метаноле:

Мак-Кини: $C_a = 16{,}5D_{665} - 8{,}3D_{650}$; $C_b = 33{,}8D_{650} - 12{,}5D_{665}$.

Для определения только суммы хлорофиллов экстракты спектрофотометрируют при одной длине волны и расчеты ведут по формулам Бруинзма и Холдена соответственно: $C_{a+b} = 27{,}8D_{652}$ и $C_{a+b} = 91\ D_{802}$.

Классификация количественных методов определения фотосинтеза у наземных растений

Известно большое количество разнообразных методов исследования интенсивности фотосинтеза. Большая часть этих методов основана на изучении газообмена. Следует различать два значения интенсивности фотосинтеза: наблюдаемый (кажущийся) фотосинтез, когда характеризуют процесс, измеряя баланс углекислоты в воздухе или в листе, и истинный (фактический) фотосинтез, когда учитывают количество усвоенного углерода в отдельности, измеряя поглощаемый при фотосинтезе и выделяющийся одновременно с этим в результате дыхания углекислый газ. Обычно принятыми методами удается определить только величину кажущегося фотосинтеза. Для установления истинного фотосинтеза необходимо вводить поправку на дыхание, происходящее одновременно с фотосинтезом на свету. Для этого применяют методы, основанные на одновременном использовании двух способов регистрации интенсивности процессов выделения и поглощения углекислоты или кислорода: газометрический метод и метод меченых атомов.

Методы определения кажущегося фотосинтеза

1. По количеству углекислоты, поглощенной растением или его отдельными органами. Воздух или газовую смесь пропускают через камеру с листом или растением и определяют концентрацию CO_2 во входящем и выходящем из камеры воздухе.

Модификации метода: а) по изменению веса поглощающего CO_2 вещества (Вильштеттер и Штоль, 1918); б) по изменению объема газа после поглощения углекислоты — эвдиометрический метод (Ингенхауз, 1779; Соссюр, 1804); в) по изменению давления газа — манометрический метод с применением кислородных буферов (Варбург, 1927); г) по изменению титра поглощающего углекислоту раствора, когда он определяется методом самотитрования (Починок, 1960); д) по изменению титра поглощающего углекислоту раствора, когда он определяется химическим методом (Рихтер, 1937; Починок, 1960); е) по изменению pH поглощающего углекислоту раствора — колориметрический метод (Остергаут, 1918); ж) по установлению равновесия между концентрацией углекислоты в воздухе и индикаторным раствором $NaHCO_3$ (Варбург, 1936); з) по изменению электропроводности поглощающего углекислоту раствора — кондуктометрический метод (Вознесенский, 1959); и) по изменению теплопроводности газа — катарометрический метод; к) по степени поглощения инфракрасных лучей в сухом воздухе, которая зависит от концентрации углекислоты — приборы типа УРАС.

2. По изменению радиоактивности газовой смеси, содержащей $C^{14}O_2$, которую пропускают через камеру с листом или с растением.

Модификации метода: а) по поглощению радиоактивного углерода листом (Заленский, 1960); б) по изменениям радиоактивности газовой смеси (Заленский, 1955).

3. По количеству выделяющегося при фотосинтезе кислорода.

Модификации метода: а) по изменению объема газа — эвдиометрический метод (Ингенхауз, 1779; Соссюр, 1804); б) по изменению давления — манометрический метод с применением щелочных буферов (Варбург, 1927); в) по химическим определениям кислорода в среде (Винклер, 1915).

4. По накоплению ассимилятов в растении.

Модификации метода: а) по изменению сухого вещества высечек из листа или из половинок листа (метод листовых половинок Сакса); б) по накоплению углеводов в ассимилирующем листе (Крашенинников, 1901); в) по изменению теплоты сгорания сухого вещества листьев за период экспозиции их на свету — калориметрический метод (Толмачев, 1948); г) по накоплению углерода, определяемого сжиганием высечек из листа по методу Тюрина (Бородулина, Колобаева, 1951).

Прекращение оттока продуктов фотосинтеза из листьев достигается у злаков путем подрезания листовой пластинки с обеих сторон главной жилки листа на небольшом расстоянии от листового влагалища; у других растений (с черешчатыми листьями) — путем химического кольцевания. Для этого черешок листа или стебель обвертывают колечком из ваты, которая пропитывается 2—10%-ным раствором иода в спирте или эфире.

Методы определения фотосинтеза

Метод сбора кислорода в воде. Водяные растения (элодею, уруть, хвостник, ясколку, рдест) помещают в аквариум срезом вверх, а над ними устанавливают наполненную водой воронку с резиновой трубкой и зажимом. Открывая зажим и погружая воронку, можно вытеснить собранный кислород через трубку.

Метод счета пузырьков. Обращенный кверху срез стебля элодеи или иного растения на свету выделяет пузырьки кислорода. Изменяя температуру воды, содержание CO_2 или бикарбоната, интенсивность

и качество света (цвет) и подсчитывая число пузырьков в единицу времени, можно определить зависимость фотосинтеза от этих условий.

Метод окисления индиго. К ярко-синему водному раствору сернокислого индиго добавляют 1/10 часть теплого 10%-ного раствора желатины и по каплям приливают раствор $Na_2S_2O_4$ (дитионит натрия) до обесцвечивания (бледно-желтая окраска). В раствор, помещенный в герметически закрытую колбу, опускают лист или ветку. Выделяющийся кислород окисляет индиго. При этом образуются синие струйки, сохраняющиеся благодаря вязкости раствора.



Рис. 29. Камера для газового анализа (по Винклеру).

Метод Принсгейма. Из воды путем кипячения или продувания азотом удаляют кислород, вносят бикарбонат, служащий источником углекислоты для фотосинтеза. В колбу помещают растение, заливают его водой до пробки и герметически закрывают. После окончания опыта в воду вносят по 1 *мл* свежеприготовленного 10%-ного пирогаллола (желтоватого цвета) и по 1 *мл* 30%-ного NaOH. По побурению судят о наличии кислорода. Колба без растений дает исходное содержание кислорода в воде.

Метод Винклера. Широкогорлые колбы на 100 *мл* с притертыми пробками заполняют водопроводной водой с постоянным содержанием кислорода (запас воды для всех опытов следует сохранять в бутылях) и вводят туда опытные растения. Причем колбы закрывают так, чтобы пузырьков воздуха в них не было. Для этой цели применяют также простые ассимиляционные камеры (рис. 29). Колбы (или камеры) помещают в сосуд при постоянной температуре и освещении. Дыхание растений определяют в колбах, находящихся в темноте при той же температуре. После опыта растения из колбы или камеры удаляют и при помощи длинной пипетки вводят на дно по 1 *мл* 40%-ного $MnCl_2 \cdot 4H_2O$ и 1 *мл* 30%-ного NaOH (с добавкой 10 *г* KIO_3 на 100 *мл* раствора), не встряхивая. Тщательно закрывают колбу (без пузырьков), раствор взбалтывают, затем в течение 5—10 *мин* дают отстояться белому осадку, после чего приливают 2 *мл* концентрированной HCl, закрывают и вновь сильно встряхивают. Раствор желтеет (буреет) от освобождающегося иода. Отбирают 25—50 *мл* раствора и титруют 0,1-н. гипосульфитом ($Na_2S_2O_3$) почти до обесцвечивания. Затем добавляют несколько капель 1%-ного растворимого крахмала и титруют до исчезновения синей окраски. 1 *мл* 0,1-н. гипосульфита соответствует 0,8 *мг* O_2 или 0,56 *см*^{3} O_2. Расчеты производят, учитывая поправку на титр растворов, изменения объема жидкостей, разницу в массе растений. Метод, хотя и точен, пригоден лишь для растений, нормально существующих в погруженном состоянии.

Метод «фотографии» на листьях. Ранним солнечным утром к широким листьям винограда, фасоли и других растений с верхней стороны прижимают негативы, шаблоны, вырезанные из станиоля и т. п. В 14—16 *час* листья срезают, фиксируют погружением в кипяток и обесцвечивают в кипящем спирте. Обесцвеченные листья «проявляют» в кювете с раствором иода в иодистом калии (проба Сакса на крахмал), споласкивают и высушивают под прессом.

Манометрический метод Варбурга для изучения газообмена. Этот метод осуществляется на специальных аппаратах. Принцип его состоит в том, что в небольшие сосуды с боковым отростком помещают суспензию водорослей, небольшие листья или отрезки крупных органов. Эти сосуды соединяются с манометрами. В боковом отростке сосуда находится либо щелочь, поглощающая выделяемую при дыхании углекислоту, либо карбонатно-бикарбонатный буфер, обеспечивающий нужную для фотосинтеза концентрацию CO_2 в воздухе сосуда и т. д. Изменение объема газа, которое происходит во время фотосинтеза или дыхания, выражается в увеличении (уменьшении) давления, регистрируемого при помощи манометров высокой чувствительности. По этим данным рассчитывают интенсивность дыхания на единицу веса и времени, интенсивность фотосинтеза и т. д. Во время опыта сосуды устанавливают на качающейся подставке (100—120 движений в минуту) в ванне с водой, температура которой точно контролируется. Методом Варбурга определяют также активность ферментов, субстраты которых в результате реакции образуют или поглощают газы (каталаза, пероксидаза, полифенолоксидаза, аскорбиноксидаза и др.).

Для наполнения манометров применяют практически не поглощающую газов жидкость с давлением столба высотой 10 000 *мм*, равным давлению 760 *мм* ртути.

1. Жидкость Броди: 5%-ный NaCl, 1%-ный холеиновокислый натрий (плотность жидкости — 1,033).

2. Жидкость Кребса: 4,4%-ный NaBr, содержащий 0,1% вещества, уменьшающего поверхностное натяжение (стерген, лиссапол N, бутиловый спирт) и 0,03% синего Ивенса для подкрашивания.

Сосуды рекомендуется мыть смесью серной и азотной кислот, так как следовые количества хромовой смеси иногда оказывают действие надыхание или фотосинтез.

Объем сосудов определяют путем заполнения их и пустого пространства соответствующего манометра (до средней отметки уровня жидкости) ртутью, которая затем взвешивается.

Объем 1 *г* ртути при разной температуре следующий:

Температура, °С	Объем, *см*^{3}	Температура, °С	Объем, *см*^{3}
10	0,07370	22	0,07384
12	0,07372	24	0,07386
14	0,07375	26	0,07388
16	0,07377	28	0,07391
18	0,07379	30	0,07398
20	0,07382		

Расчеты. После опыта вращают зажим, размещенный внизу манометра, чтобы мениск в правом (закрытом) колене привести к начальному уровню. На левом (открытом) колене делают отсчет h со знаком «+», если уровень оказался выше, или «—», если уровень ниже начальной отметки. Образовавшийся или расходованный объем газа равен произведению $h \cdot k$, причем k — константа сосуда, которую необходимо рассчитывать для сосуда, каждого типа газа и для температуры:

$$k = \frac{V_r \cdot 273/T + V_l \cdot \alpha}{P_0},$$

где V_r — объем сосуда и манометра до исходной отметки за вычетом объема реактивов и объекта; V_f — объем реактивов и объекта; T — абсолютная температура в градусах Кельвина ($273 + t°$ C); P_0 — нормальное давление воздуха в *мм* жидкости Броди (760 *мм рт. ст.* = = 10 000); α — коэффициент поглощения Бунзена для определенных газов в жидкости.

Коэффициенты Бунзена * для водных растворов

Температура раствора, °С	Коэффициенты газов			
	O_2	H_2	N_2	CO_2
0	0,049	0,021	0,024	1,713
5	0,043	0,020	0,021	1,424
10	0,038	0,020	0,019	1,194
15	0,034	0,019	0,017	1,019
20	0,031	0,018	0,015	0,878
25	0,028	0,018	0,014	0,759
30	0,026	0,017	0,013	0,665
35	0,024	0,017	0,013	0,592
37	0,024	0,017	0,012	0,567
38	0,023	0,017	0,012	0,550
40	0,023	0,016	0,012	0,530
45	0,022	0,016	0,011	0,479
50	0,021	0,016	0,011	0,436

* Коэффициенты абсорбции газов (коэффициенты Бунзена) выражаются в объеме газа, растворяющегося в 1 *мл* воды или другой жидкости при нормальном давлении. Коэффициенты Бунзена зависят от температуры раствора.

Чтобы исключить влияние колебаний давления и температуры, в каждом опыте один сосуд устанавливают с водой как контроль. Его показания вычитают из показаний остальных сосудов.

Сосуды присоединяются к манометрам на шлифах, смазанных тонким слоем чистого ланолина.

БИОХИМИЯ ФОТОСИНТЕЗА

Реакция фотосинтетического процесса представлена следующим выражением:

$$CO_2 + H_2O \xrightarrow{\text{Свет}} (CHOH) + O_2.$$

Как видно из уравнения, при фотосинтетической реакции 1 *моль* поглощенной углекислоты восстанавливается и происходит выделение 1 *моль* кислорода.

Процесс фотосинтеза можно разделить на такие фазы: *фотофизическую*, при которой происходит поглощение кванта света и накопление энергии в виде возбужденного состояния электрона, а также миграция энергии электронного возбуждения; *фотохимическую*, при которой имеют место химические реакции, связанные с реализацией энергии электронного возбуждения; *биохимическую*, которая включает последовательность ферментативных реакций превращения органических веществ, приводящих к образованию продуктов фотосинтеза и воссозданию акцептора углекислоты.

Первые две фазы обычно объединяются в так называемую световую стадию фотосинтеза, в то время как биохимическая фаза происходит независимо от света, потому она называется темновой фазой фотосинтеза.

Световая стадия фотосинтеза

Квант света, поглощаясь молекулой хлорофилла, сообщает свою энергию электрону, который переходит в возбужденное состояние. Если при этом спин электрона не изменяется, возникающее возбужденное состояние очень недолговечно. Это состояние называется *синглетным*. В том случае, когда спин электрона меняется, возникает метастабильное *триплетное* состояние. Длительность существования триплетного состояния значительно больше, чем синглетного. Из возбужденного синглетного состояния электрон возвращается к основному, что сопровождается излучением кванта света. Это явление носит название *флуоресценции*. Может иметь место также тепловая деградация энергии из синглетного состояния.

Из триплетного состояния электрон переходит в основное, при этом излучается свет так называемого длительного послесвечения — *фосфоресценция*.

Молекула хлорофилла, находясь в триплетном возбужденном состоянии, имеет два валентных электрона с неспаренными спинами и представляет поэтому *бирадикал*.

Молекулы хлорофилла энергетически объединены в фотосинтетические единицы. В состав фотосинтетической единицы входит по несколько сотен или больше тысячи молекул хлорофилла. Фотосинтетическая единица связана с ферментативным центром, куда направляется энергия электронного возбуждения, мигрирующая по «собирающим» свет молекулам хлорофилла.

Предполагается, что фотосинтетические процессы связаны с функционированием двух в известной мере обособленных систем, одна из которых осуществляется длинноволновыми формами хлорофилла *a*, другая — коротковолновыми формами хлорофилла *a* с максимумами поглощения около 660—670 *ммк* и хлорофиллом *b*. Для эффективного протекания фотосинтеза необходимо кооперированное действие обеих фотосистем, когда каждая из них получает достаточное количество квантов света соответствующих длин волн. В том случае, когда возбуждение происходит лишь в одной из систем, должно наблюдаться снижение квантового выхода фотосинтеза.

В каждой фотохимической системе происходит процесс окисления-восстановления, в результате чего возникают соответствующие окислитель и восстановитель. Кооперация двух фотохимических систем означает, что между этими фотопродуктами должна существовать связь (рис. 30).

В одной из световых реакций возникает сильный окислитель и слабый восстановитель, в другой — слабый окислитель и сильный восстановитель. При этом между слабым восстановителем и слабым окислителем существуют электронные донорно-акцепторные отношения. В результате такого взаимодействия интервал окислительно-восстановительных

потенциалов сильного окислителя и сильного восстановителя оказывается весьма значительным, и сильный окислитель может вызывать окисление воды, а сильный восстановитель — восстановление карбоксильной группы.

Системы включают: фотосистему I — длинноволновую, фотосистему II — коротковолновую. Сильные окислитель и восстановитель определяются по окислительно-восстановительным потенциалам химических

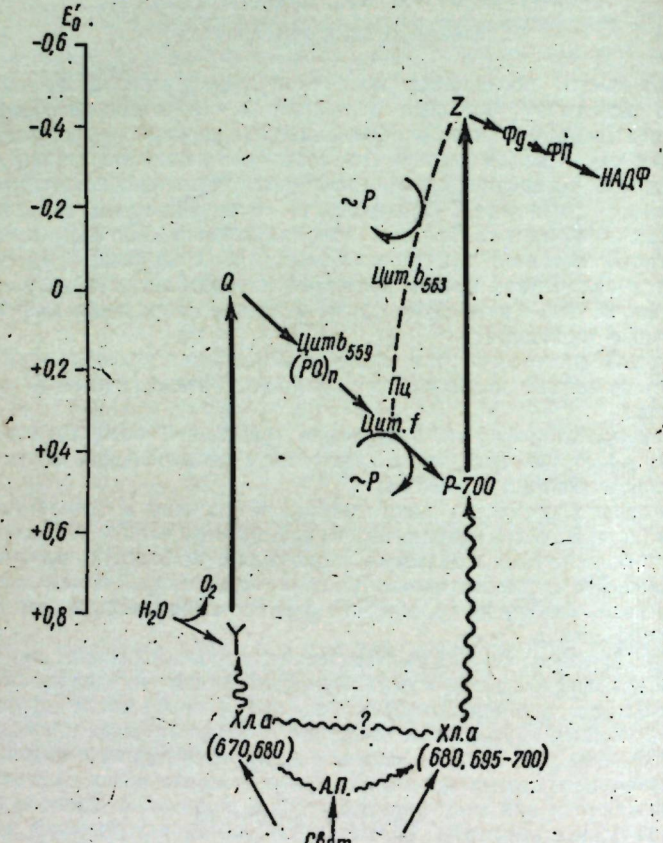


Рис. 30. Схема двух фотохимических систем фотосинтеза:
слева — шкала потенциалов в *в*; *Y* и *Q* — первичные окислитель и восстановитель коротковолновой системы II; *Z* — первичный восстановитель системы I; *Пц* — пластоцианин; *Цит* — цитохромы; *Фд* — ферредоксин; *ФП* — флавопротеин; *АП* — акцессорные пигменты; ~ *P* место фосфорилирования.

компонентов хлоропластов. Сильный восстановитель системы I восстанавливает НАДФ в $НАДФН_2$, сильный окислитель системы II способен отобрать электрон от воды.

Для восстановления НАДФ достаточно, чтобы потенциал электрона имел значение около —400 *мв*. Акцептором для электрона воды может быть окислитель, потенциал которого измеряется величиной до +800 *мв*.

Между системами I и II, т. е. слабым восстановителем и слабым окислителем, имеется цепь переноса электронов. Компонентами цепи переноса являются компоненты хлоропласта, окислительно-восстановительные потенциалы которых находятся в промежутке между значениями, большими —400 *мв*, но меньшими +800 *мв*. К ним относятся пластохиноны, убихиноны, цитохромы группы *b*, цитохром *f* и пигмент Р-700.

Процесс представляют в следующем виде: поглощая квант света, система II образует в ферментативном центре сильный окислитель, который является «дыркой», обладающей сродством к электрону воды. Возбужденный электрон восстанавливает первый слабый восстановитель. Если «дырка» заполнится электроном воды, а возбужденный электрон будет использован для восстановления, то система II возвратится в основное невозбужденное состояние. В системе I возбуждение электрона приводит к восстановлению соответствующего сильного восстановителя, к «дырке» же движется электрон по электронно-транспортной цепи.

Кооперация двух фотосистем показана на рис. 30.

В хлоропластах имеются 4 типа пластохинонов PQ — A, B, C и D. У фототрофных бактерий существенную роль играют убихиноны. Из высших растений выделены 3 цитохрома — *f*, b_6 и b_3.

Цитохромы *f* содержат по два гема на белковую молекулу, молекулярный вес которой около 110 000. У водорослей цитохром *f* (или его аналог) имеет всего один гем; молекулярный вес его 12 000.

При фракционировании хлоропластов цитохром *f* оказывается во фрагментах, с которыми связана фотосистема II; с фотосистемой I связан цитохром типа *b*, характеризующийся максимумом поглощения в главной полосе — 559 *нм*. Соотношение между цитохромом *f* и хлорофиллом близко к 1/400, а между цитохромом *b*-559 и хлорофиллом — 1/200. Значения этих отношений близки к концентрации ферментативных центров в общей массе хлорофилла. Впрочем, это еще не служит доказательством тому, что указанные цитохромы входят в состав ферментативных центров. Относительно цитохрома *f* имеются определенные указания на то, что он связан с реакцией восстановления Р-700. Что же касается роли цитохрома *b*-559, то она менее ясна.

В хлоропластах обнаружен также пластоцианин — медьсодержащий белок с молекулярным весом около 21 000. В молекуле пластоцианина содержится 2 атома меди. Концентрация пластоцианина определяется его соотношением с хлорофиллом, близким к 1/600.

Несомненно, очень важную роль в окислительно-восстановительных процессах и в транспорте электрона при фотосинтезе играет железосодержащий белок — ферредоксин. Молекулярный вес ферредоксина — 11 500—12 000, железо находится в негеминной форме по 2 атома на молекулу. Содержание ферредоксина определяется примерным соотношением его и хлорофилла 1/400.

Темновая фаза фотосинтеза

В результате переноса энергии электронного возбуждения образуются вещества с высокоэнергетическими связями. Энергия этих связей используется для восстановления углекислоты, поглощаемой растением из воздуха либо выделяющейся в клетке в результате дыхания.

Основным высокоэнергетическим продуктом световой реакции фотосинтеза является аденозинтрифосфат — АТФ, а восстановленным веществом — никотинамидадениндинуклеотидфосфат (НАДФ — H_2), возникновению которого предшествует восстановление ферредоксина.

Фотосинтетическое фосфорилирование

Часть запасенной при поглощении светового кванта энергии используется для образования макроэргических связей АТФ. Этот процесс получил название *фотосинтетического фосфорилирования*. Фотосинтетическое фосфорилирование было впервые исследовано Арноном в реакциях изолированных хлоропластов.

Различают *циклическое* и *нециклическое* фосфорилирование.

Циклическое фосфорилирование приводит к возникновению АТФ при фосфорилировании АДФ с использованием энергии поглощенного кванта.

Уравнение циклического фотофосфорилирования:

$$АДФ + Ф_{неорг} \rightarrow АТФ.$$

Реакция циклического фотофосфорилирования сопряжена с экзергонической реакцией транспорта электрона в цепи его переноса. В простейшем случае фотосинтетическое фосфорилирование у бактерий состоит в следующем: хлорофилл, находящийся в возбужденном состоянии, способен восстанавливать убихинон, который в свою очередь восстанавливает имеющийся в цепи переноса электрона цитохром. Последняя реакция экзергоническая, с нею сопряжен эндергонический процесс образования макроэргической связи.

При циклическом фотофосфорилировании электрон, проходя через систему окислителей-восстановителей, вновь возвращается к хлорофиллу, т. е. проходит циклический маршрут и, в конечном счете, не используется на образование восстановителей.

В опытах с изолированными хлоропластами высших растений могут быть созданы условия, при которых накапливается АТФ, но не образуется восстановленных веществ и не происходит выделения кислорода, иначе говоря, когда фосфорилирование не сопряжено с реакцией Хилла. Скорость этой реакции сильно возрастает, если к реакционным составам добавлять кофакторы — аскорбиновую кислоту, флавинмононуклеотид, производные витамина К и феназинметасульфат. В данном случае кофакторы включаются в систему переноса электрона и могут создавать несколько искусственные условия протекания фотосинтетического фосфорилирования.

Нециклическое фосфорилирование связано не только с образованием АТФ, но и восстановителей и сопровождается разложением воды. Суммарное уравнение нециклического фотофосфорилирования:

$$НАДФ + АДФ + Ф_{неорг} + H_2O \rightarrow НАДФ \cdot H_2 + \frac{1}{2} O_2 + АТФ.$$

Судьба электрона при нециклическом фосфорилировании иная: из возбужденного состояния фотохимической системы II через компоненты электронно-транспортной цепи электрон переносится к возбужденному хлорофиллу системы I, откуда попадает на восстановитель — НАДФ, а потерянный ферментативным центром фотосистемы II электрон компенсируется за счет электрона воды. Следовательно, здесь цикл электрона не замыкается. Полагают, что нециклическое фотофосфорилирование локализовано в том участке электронно-транспортной цепи, который связан с пластохинонами и цитохромом *f*. Локализацию мест фосфорилирования еще нельзя считать хорошо установленной.

В циклическом фотофосфорилировании следует различать два его типа: собственно циклическое и псевдоциклическое. Последнее представляет собой как бы биохимически «зашунтированный» нециклический процесс. Псевдоциклический процесс имеет место тогда, когда соответствующий акцептор электрона, например флавинмононуклеотид, восстанавливается. При этом происходит образование кислорода. Однако восстановленный акцептор сразу же окисляется кислородом. Схемы этих реакций таковы:

$$ФМН + АДФ + Ф_{неорг} + H_2O \rightarrow ФМНН_2 + \frac{1}{2} O_2 + АТФ$$

$$ФМН\,H_2 + O_2 \rightarrow ФМН + H_2O_2$$

$$H_2O_2 \rightarrow H_2O + \frac{1}{2} O_2$$

Суммарная реакция: $АДФ + Ф_{неорг} \rightarrow АТФ$.

Как видим, суммарная реакция та же, что и при циклическом фотофосфорилировании, хотя в основе составляющих этой реакции лежат совсем иные, чем при циклическом процессе, явления.

В отношении циклического фосфорилирования в хлоропластах предполагается, что циклический ход электрона связан с системой I. Реакционный центр этой системы восстанавливает ферредоксин, от которого электрон передается не на $НАДФ^+$, а на цитохром b_6 или на пластохинон, откуда электрон через цитохром *f* попадает на Р-700. Таким образом, в этом типе фосфорилирования фотосистема II участия не принимает. Благодаря такой относительной автономности системы I фотосинтез может осуществляться и при участии лишь длинноволновой системы, а также при разных вкладах в общую продуктивность фотосинтетического процесса со стороны каждой из фотосистем. В пользу таких представлений говорят опыты с мутантами, лишенными хлорофилла *b*, либо, с растениями, где вторая фотохимическая система очень слабо выражена и т. д.

Углекислотный цикл фотосинтеза

Углекислотный цикл представляет собой процесс усвоения углекислого газа растением, восстановления углекислоты с помощью веществ, образующихся на свету, и превращения образовавшихся продуктов, содержащих ассимилированный углерод. В настоящее время наибольшее признание получила схема движения углерода в биохимической фазе фотосинтеза — цикл Кальвина (рис. 31).

Согласно этой схеме акцептором углекислоты является рибулозодифосфат. Реагируя с CO_2, рибулозодифосфат образует нестабильное шестиуглеродное соединение, которое затем расщепляется на два трехуглеродных вещества. Одно из этих веществ является 3-фосфоглицериновой кислотой (ФГК), другое — каким-либо триозофосфатом. Поскольку в изолированных системах показано, что и второе вещество является ФГК, возможно, что этот же триозофосфат возникает и в целостной клетке.

Фосфоглицериновая кислота в присутствии АТФ или $НАДФ{\cdot}H_2$ восстанавливается до 3-фосфоглицеринового альдегида (ФГА). Затем следует сложное взаимодействие многочисленных сахаров с тремя, четырьмя, пятью, шестью и семью углеродными атомами, которые путем

конденсации и перегруппировок превращаются один в другой без большой потери энергии.

Часть пентоз фосфорилируется с образованием рибулозодифосфата, которым и замыкается цикл. Рассмотрим баланс атомов углерода,

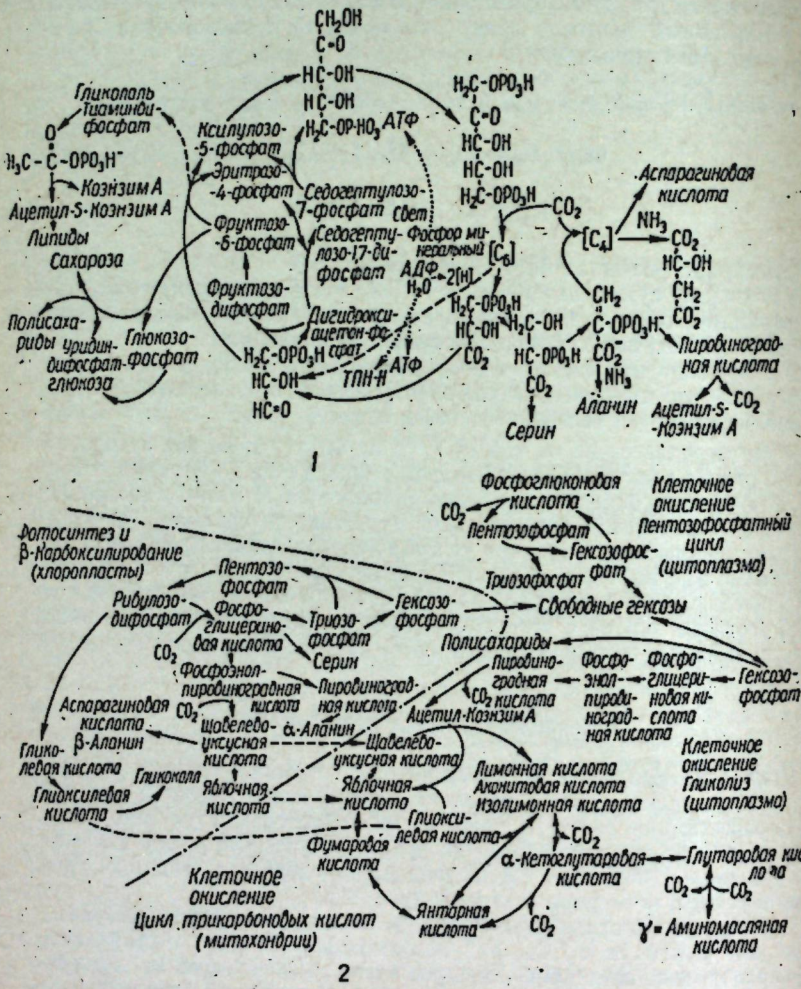
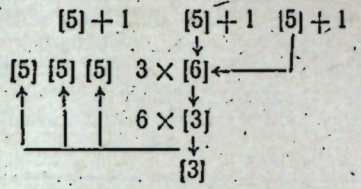


Рис. 31. Путь углерода в фотосинтезе:

1 — цикл восстановления углекислоты (по М. Кальвину); *2* — соотношение между механизмом фотосинтеза и другими процессами обмена веществ в растении (по Моизу).

восстановителей и АТФ в одном обороте цикла углерода. Для того, чтобы каждая реакция произошла по крайней мере один раз, три молекулы рибулозо-1,5-дифосфата должны карбоксилироваться тремя молекулами углекислоты. При этом образуется шесть молекул 3-фосфоглицериновой кислоты (18 атомов углерода). Из 18 атомов углерода 15 необходимы для регенерации акцептора углекислоты, а 3 атома могут быть использованы как «чистый» продукт для синтеза сахаров или иных продуктов. Этот процесс показан в виде цифровой схемы.



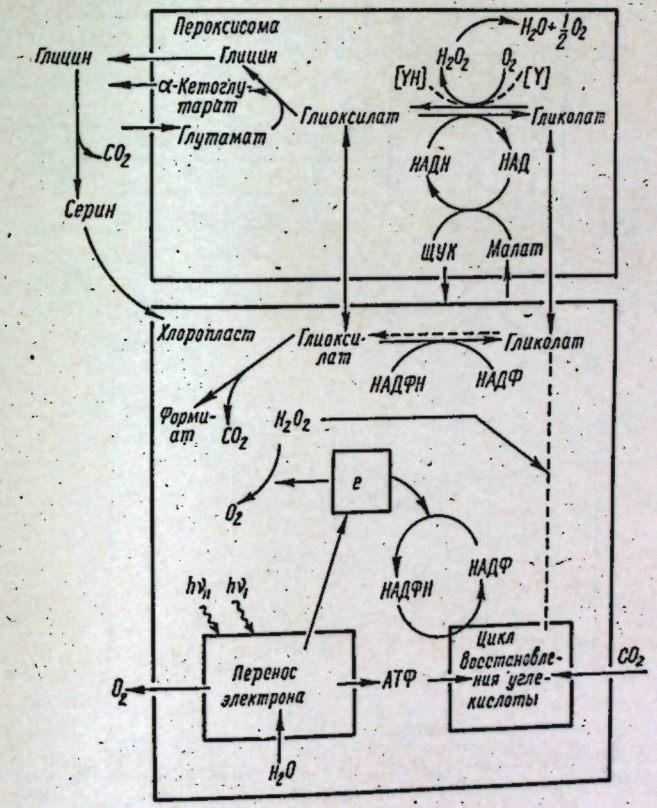


Рис. 32. Связь между фотосинтезом и гликолатным механизмом (по Джексону и Волку).

На осуществление полного цикла необходимо затратить 9 молекул АТФ и 6 молекул НАДФ-H_2. В свое время Кальвином была предложена гипотеза о том, что в хлоропласте, возможно, происходит не окислительное, а восстановительное карбоксилирование рибулозодифосфата с использованием ферредоксина. В таком случае потребность в энергетических кофакторах для цикла будет иной: 6 молекул АТФ, 3 молекулы

НАДФ-H_2 и 6 молекул восстановленного ферредоксина на каждые 3 молекулы фиксированной CO_2. Скорость обращения цикла весьма значительна: в опытах с хлореллой и другими растениями метка в течение секундных экспозиций оказывается во всех метаболитах цикла.

Пространственная организация цикла изучена пока еще не очень подробно. По-видимому, реакции цикла локализованы в околотилакоидном пространстве стромы; осуществляются они под влиянием мультиэнзимных комплексов, локализованных в окаймленных ламеллярных мембранах. Подведение кофакторов осуществляется из тилакоидов,

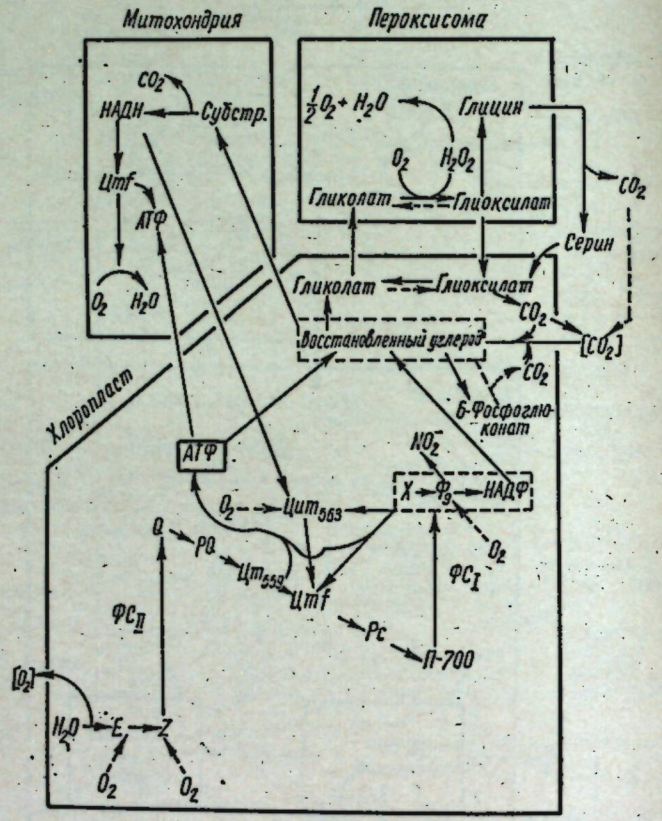


Рис. 33. Связь между фотосинтетическим переносом электронов и некоторыми дыхательными процессами (по Джексону и Волку).

Источником для всех дальнейших реакций, приводящих к конечным продуктам фотосинтеза, является фосфоглицериновый альдегид, возникающий таким путем: ФГК фосфорилируется с помощью АТФ, превращаясь в фосфорил-3-ФГК, который восстанавливается НАДФ-H_2 под влиянием триозофосфатдегидрогеназы. Эта реакция является единственным актом восстановления в цикле.

Среди продуктов фотосинтеза у хлореллы выявлены уридиндифосфатглюкоза, уридиндифосфатгалактоза и аденозиндифосфатглюкоза. Через

эти соединения благодаря реакциям конденсации возникают разные углеводы: сахароза, крахмал.

Из 3-ФГК путем превращений в 2-ФГК и фосфоенолпируват возникает пируват, подвергающийся трансаминированию, что приводит к

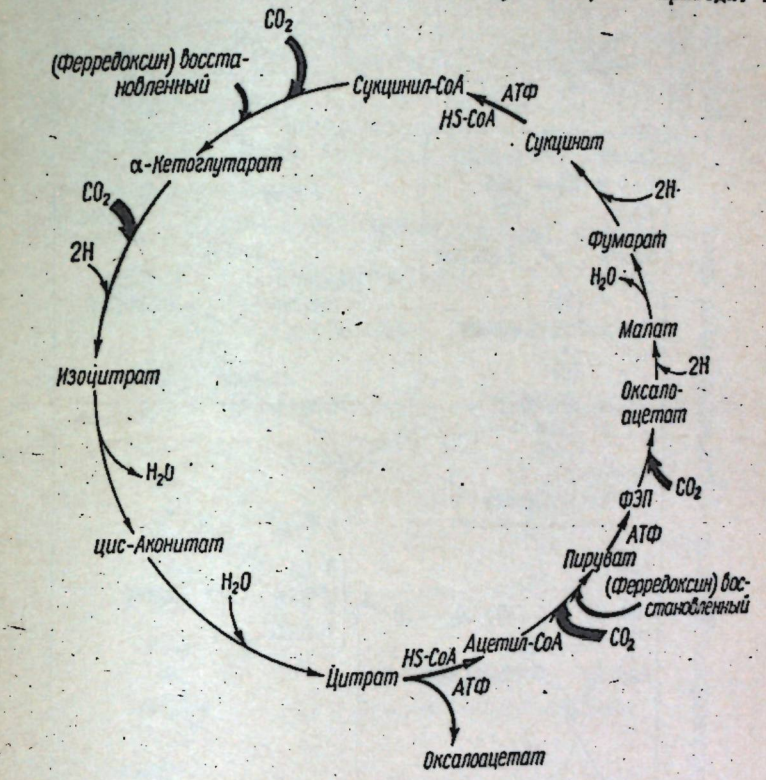


Рис. 34. Полный восстановительный цикл карбоновых кислот у фотосинтезирующих бактерий (по Арнону).

появлению аланина. Близкими путями возникают серин, щавелевоуксусная и аспарагиновая кислоты.

Все эти вторичные реакции ведут свое начало от ФГК или ФГА.

Цикл Кальвина не является единственно возможным путем фотосинтетического усвоения углекислоты. В последние годы приводятся доказательства существования другого пути углерода, где карбоксилированию подвергается не рибулозодифосфат, а фосфоенолпируват.

Биохимические реакции фотосинтетического метаболизма теснейшим образом связаны в единую систему клеточных метаболических процессов. Поэтому можно говорить о кооперации органелл клетки в осуществлении ее биохимических функций. В этом выражается интеграция обменных процессов. Для осуществления интеграции в цитоплазме клетки через системы эноплазматического ретикулума достигается связность отдельных метаболических фондов либо их компартментализация. На рис. 32 представлена связь между фотосинтетическим и гликолатным

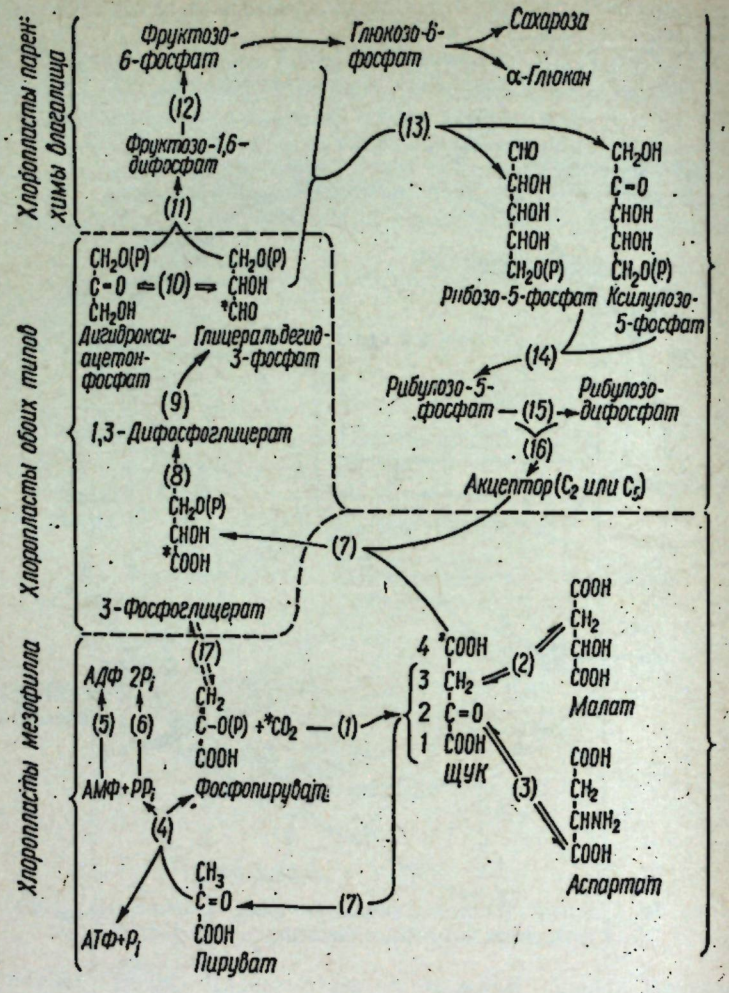


Рис. 35. Схема Хача — Слека для фотосинтетического пути C_4-дикарбоновых кислот:

пунктирными линиями ограничены реакции, происходящие в хлоропластах, размещающихся в разных тканях. *1* — ФЕП-карбоксилаза; *2* — НАДФ-специфичная и, возможно, НАД-специфичная малатдегидрогеназа; *3* — аспартатаминотрансфераза; *4* — пируват-Р-дикиназа; *5* — аденилаткиназа; *6* — пирофосфатаза; *7* — C_4-транскарбоксилаза; *8* — 3-ФГК-киназа; *9* — НАДФ-глицеральдегид-3-Р-дегидрогеназа; *10* — триозофосфатизомераза; *11* — фруктозодифосфатальдолаза; *12* — фруктозодифосфатаза; *13* — реакции цикла Кальвина; *14* — пентозофосфатизомераза и эпимераза; *15* — фосфорибулокиназа; *16* — вероятные реакции, приводящие к образованию C_2-соединений; *17* — 3-ФГК-мутаза и енолаза.

механизмами. В этом процессе принимают участие хлоропласт и пероксисома, между которыми происходит обмен глиоксилатом, малатом, щавелевоуксусной кислотой и гликолатом.

На рис. 33 показано скооперированное взаимодействие трех органелл: хлоропласта, пероксисомы и митохондрии. Видны предполагаемые связи энергетических процессов митохондрии с электронно-транспортной цепью хлоропласта, связь цикла Кальвина со снабжением митохондрии субстратами дыхательных процессов, генерирование кислорода в системе II фотосинтеза и в результате разложения перекиси водорода в пероксисоме. Показано также превращение углекислоты, образующейся в пероксисоме и хлоропласте в гликолатглиоксилатном цикле.

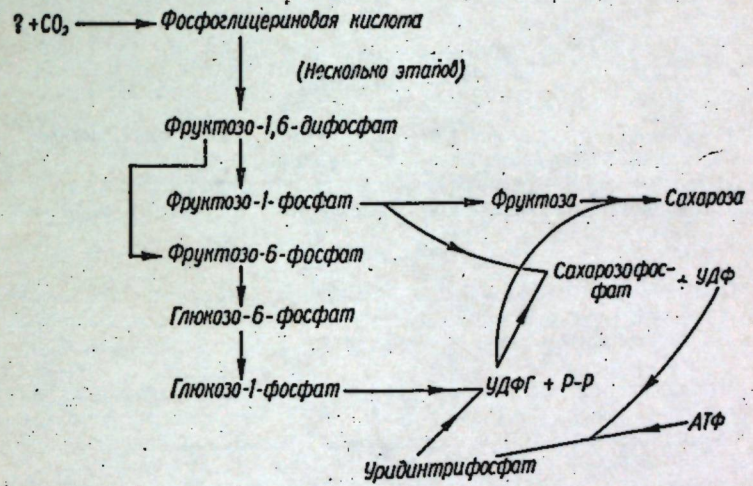


Рис. 36. Суммарная реакция синтеза сахарозы.

Ингибиторы фотосинтеза

Фотосинтетический процесс замедляют наркотики (например, эфир или хлороформ), которые являются ингибиторами большинства ферментов, участвующих в фотосинтезе и дыхании.

К специфическим ингибиторам относится цианистый калий, который в концентрациях порядка 1 *мкмоль/мл* (~ 0,01%) снижает световую кривую фотосинтеза; действие его усиливается при увеличении освещенности. Реакция Хилла почти не чувствительна к нему, в то время как углекислотный цикл в значительной мере подавляется им.

Известны ингибиторы светового цикла, действие которых не зависит от интенсивности освещения, например *о*-фенантролин, связывающий в хелатные соединения металлы в простетические группы ферментов. При внесении ионов железа или цинка его действие устраняется. *о*-Фенантролин угнетает фотосинтетическое фосфорилирование, фиксацию CO_2 и лишь частично фотоокисление воды.

Динитрофенол при концентрациях порядка 0,0008—0,0016 *моль/л* тормозит фотосинтетическое фосфорилирование и фиксацию CO_2.

Фтиокол конкурирует с витамином К в реакции восстановления хлорофилла, не передает энергии акцепторам, в результате чего снижает продуктивность фотосинтеза. Витамин К и другие хиноны, сходные с ним, также являются сильными ингибиторами.

Дикумарол — антагонист витамина К.

Уретаны и фенилдиметилмочевина действуют, соединяясь, по-видимому, с хлорофилло-белковым комплексом; свободно передвигаются по всему растению и задерживаются в листьях. Фотосинтез ингибируется лишь в части листа, обработанной ингибиторами при концентрации порядка 1%.

Ингибиторы светового цикла подавляют реакцию Хилла и фотосинтез в целом.

Превращение веществ и энергии при дыхании

Дыхание — совокупность реакций, приводящих к окислению органических веществ в более простые соединения.

Простые сахара — гексозы, являющиеся основным субстратом дыхания, окисляются в дыхательном процессе по следующему уравнению:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O.$$

При таком полном дыхательном окислении сахаров на каждый *моль* глюкозы или фруктозы приходится 6 *моль* поглощенного кислорода и 6 *моль* выделенного углекислого газа и воды. Соотношение между CO_2 и O_2 равно единице.

Кроме сахаров, субстратами дыхания могут быть и другие вещества, например органические и жирные кислоты. Так, окисление яблочной кислоты при дыхании происходит по следующему уравнению:

$$C_4H_6O_5 + 3O_2 \rightarrow 4CO_2 + 3H_2O.$$

В этом случае соотношение между углекислотой и кислородом больше единицы (1,33).

Когда окислению подвергаются вещества, более бедные кислородом, чем углеводы, дыхательный коэффициент оказывается меньше единицы.

Дыхательное окисление веществ представляет собой сложную последовательность процессов, прохождение которых связано с действием многих ферментов. Эти процессы могут быть разделены на две фазы: начальную, когда сахара превращаются в пировиноградную кислоту, и конечную, при которой происходит окончательное окисление пировиноградной кислоты до углекислого газа и воды.

В процессе дыхательного превращения веществ освобождается химическая энергия, запасенная в них. Если эта энергия не превращается сразу в тепло, то, прежде чем превратиться в какую-либо другую форму (механическую или осмотическую), она переходит в особую форму химической энергии. Такой специальной формой химической энергии является энергия, заключенная в пирофосфатных связях АТФ.

В процессах высвобождения энергии при дыхательном окислении веществ свободная энергия расходуется на синтез пирофосфатных связей. Общий коэффициент полезного действия этого процесса составляет около 60—70%.

ТРИ ФАЗЫ ОСВОБОЖДЕНИЯ ЭНЕРГИИ ИЗ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ

В фазе I крупные молекулы питательных веществ распадаются на более мелкие единицы: белки — до аминокислот, сложные углеводы — до гексоз, жиры — до глицерина и жирных кислот. При этом выделяются сравнительно небольшие количества энергии.

Вещества, образующиеся в фазе I, подвергаются неполному сгоранию в фазе II. Конечными продуктами этого сгорания являются: углекислота и вода, уксусная кислота в форме ацетил-кофермента А, α-кетоглутаровая кислота и щавелевоуксусная кислота.

Образовавшиеся в фазе II три вещества окисляются до конца в цикле трикарбоновых кислот, который представляет собой общий конечный путь окисления веществ.

ГЛИКОЛИЗ

Гликолизом называется последовательность биохимических реакций, приводящая к превращению глюкозы в пировиноградную кислоту. При гликолизе на одну разложившуюся молекулу глюкозы приходится четыре молекулы АТФ; две из них расходуются на фосфорилирование глюкозы, две — на фосфорилирование фруктозо-6-фосфата.

Гликолиз происходит в цитоплазме и осуществляется ферментами, которые не связаны с какими-либо мембранными структурами.

Схема гликолиза

1. Глюкоза + АТФ = Глюкозо-6-фосфат + АДФ при участии гексокиназы.
2. Глюкозо-6-фосфат = Фруктозо-6-фосфат при участии фосфоглюкоизомеразы.
3. Фруктозо-6-фосфат + АТФ = Фруктозо-1,6-дифосфат + АДФ под воздействием фермента фосфогексокиназы.
4. Фруктозо-1,6-дифосфат под влиянием альдолазы расщепляется на фосфоглицериновый альдегид (ФГА) и фосфогидроксиацетон (ФДГА).
5. ФДГА превращается в ФГА под влиянием триозофосфатизомеразы.
6. При участии триозофосфатдегидрогеназы ФГА соединяется с молекулой минерального фосфата, образуя 1,3-дифосфоглицериновый альдегид (ДФГА).
7. При участии той же дегидразы два атома водорода переносятся от ДФГА на НАД: 2НАД-Н → 2НАД-Н. В результате реакции образуются АТФ и 3-фосфоглицериновая кислота (3-ФГК).
8. 3-ФГК при участии фосфоглицеромутазы превращается в 2-ФГК.
9. От 2-ФГК при участии энолазы происходит отщепление молекулы воды с образованием 2-фосфоенолпировиноградной кислоты (2-ФЕП).
10. От 2-ФЕП фосфат переносится на АДФ. Эта реакция осуществляется под влиянием пируватфосфокиназы и приводит к образованию енолпировиноградной кислоты и АТФ.
11. Енолпировиноградная кислота превращается в пировиноградную кислоту.

Тип фосфорилирования, происходящий при гликолизе, называется фосфорилированием, связанным с субстратом.

Пировиноградная кислота подвергается как анаэробному расщеплению, так и аэробному в цикле Кребса. Анаэробное расщепление

пировиноградной кислоты может происходить путем спиртового брожения, при котором образуется спирт и углекислый газ, или путем молочнокислого брожения, при котором образуется молочная кислота. В реакциях этих брожений принимает участие НАД—Н.

Цикл Кребса

Аэробный распад пировиноградной кислоты на углекислоту и воду осуществляется посредством реакций, которые называются в совокупности циклом ди- и трикарбоновых кислот, либо циклом Кребса (по имени ученого, изучившего цикл в 1937 году.) Цикл Кребса (рис. 37) является циклическим процессом, поскольку щавелевоуксусная кислота, образующая путем конденсации с ацетилкоэнзимом А цитрат, в ходе реакций возникает вновь. Цикл представляет собой последовательные окислительно-восстановительные реакции, осуществляющиеся в митохондриях клеток.

Цикл начинается с окислительного декарбоксилирования пировиноградной кислоты с образованием активированной уксусной кислоты. Окислительное декарбоксилирование состоит в том, что возникший после потери CO_2 уксусный альдегид присоединяет молекулу воды и теряет два атома водорода, превращаясь в уксусную кислоту. Освобождающаяся при этом энергия достаточна для образования макроэргической связи между уксусной кислотой и ацетилкоэнзимом А.

Ацетилкоэнзим А реагирует с энольной формой щавелевоуксусной кислоты и, присоединяя воду и отщепляя восстановленный коэнзим А, образует лимонную кислоту. Последняя, теряя воду, превращается в *цис*-аконитовую кислоту, которая после присоединения молекулы воды образует изолимонную кислоту.

Изолимонная кислота под действием дегидразы отдает два атома водорода, образуя щавелевоянтарную кислоту, которая декарбоксилируется с образованием α-кетоглутаровой кислоты. При окислительном декарбоксилировании отделяется молекула CO_2 и два атома водорода, образуется янтарная кислота, которая в свою очередь теряет два атома водорода, окисляясь до фумаровой кислоты.

После присоединения молекулы воды и потери двух атомов водорода от образовавшейся яблочной кислоты возникает молекула щавелевоуксусной кислоты; ею и замыкается цикл.

Ферменты цикла трикарбоновых кислот

Реакция дегидрирования катализируется ферментами, которые называются *дегидрогеназами*. Чтобы фермент мог действовать, необходимо присутствие кофактора (коэнзима). Таким фактором является никотинамидадениндинуклеотид (НАД). При восстановлении НАД пиридиновое кольцо приобретает два электрона и одно ядро атома водорода; второе ядро водорода выходит в окружающую среду в качестве протона H^+.

Как пировиноградная, так и α-кетоглутаровая кислота окисляется дегидрогеназами, действующими вместе с НАД. Кофактором дегидрогеназы изолимонной кислоты является НАДФ.

Окисление янтарной кислоты осуществляется непосредственно флавопротеином, коэнзимом которого является флавин. Известны такие флавины: флавин мононуклеотид (ФМН) и флавинаденинпуклеотид (ФАН). Активной группой этих коферментов является ядро изоаллоксазина.

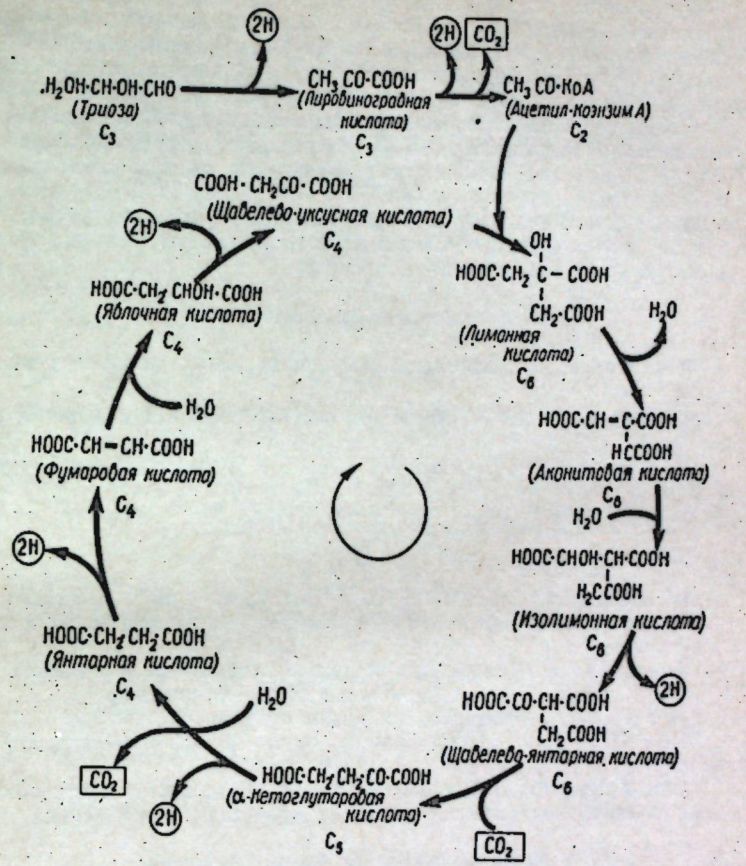


Рис. 37. Цикл ди- и трикарбоновых кислот (цикл Кребса).

ОКИСЛИТЕЛЬНОЕ ФОСФОРИЛИРОВАНИЕ

В цикле трикарбоновых кислот освобождаются 3 молекулы CO_2 и 10 атомов водорода, из которых 4 происходят из молекулы пировиноградной кислоты и 6 из воды. Атомы водорода по цепи ферментов переносятся до окончательного окисления кислородом с образованием воды. Энергия, выделяющаяся при этом, используется для синтеза АТФ. Такой процесс называют *окислительным фосфорилированием*.

Способность осуществлять окислительное фосфорилирование присуща митохондриям. При этом процесс окисления веществ осуществляется ферментами в повторяющихся структурных единицах наружной митохондриальной мембраны, во внутренней мембране митохондрий сосредоточены вещества, составляющие цепь переноса электронов.

По Грину 10 электронов, освобождающихся при окислении каждой молекулы пирувата до CO_2 и H_2O, обеспечивают энергией синтез 15 молекул АТФ. Два из 10 электронов служат для синтеза двух молекул АТФ; восемь электронов, входящие в цепь через НАД—Н, участвуют в синтезе 12 молекул АТФ. Еще одна молекула АТФ синтезируется в наружной митохондриальной мембране. Последний процесс называется фосфорилированием на уровне субстрата.

Комплексы дыхательной цепи

Имеются четыре комплекса, осуществляющих реакции переноса электрона:

I. НАД · Н + H^+ + Убихинон → $НАД^+$ + Восстановленный убихинон.

II. Сукцинат + Убихинон → Фумарат + Восстановленный убихинон.

III. Восстановленный убихинон + Цитохром *c* (Fe^{3e+}) → Убихинон$^{++}$ + Цитохром *c* (Fe^{2e+}).

IV. Цитохром *c* (Fe^{2e+}) + O_2 → Цитохром *c* (Fe^{3e+}) + H_2O.

Совокупность комплексов I, II, III, IV образует всю цепь переноса электронов.

Комплексы объединяются в следующие кофакторы и ферменты:

I + III + IV — митохондриальная НАД · Н-оксидаза.

II + III + I — митохондриальная сукциноксидаза.

II + III — митохондриальная сукцинат: цитохром *c*—оксидоредуктаза.

Общая цепь может быть реконструирована *in vitro* при смешивании изолированных комплексов в стехиометрических соотношениях.

Места локализации фосфорилирования

Одно из мест фосфорилирования — комплекс I. Второе локализовано между КоQ и цитохромом *c*, то есть в пределах комплекса III; третье тоже находится в области цитохромоксидазы.

Количественное измерение окислительного фосфорилирования достигается определением потребления кислорода с помощью аппарата Варбурга в реакционной смеси такого состава: свежий препарат митохондрий, субстрат (промежуточное соединение цикла Кребса), магний, АДФ в каталитических количествах, кислород, флуорид, гексокиназа, глюкоза и неорганический фосфат. По окончании реакции определяют уменьшение концентрации неорганического фосфата.

Отношение числа эквивалентов этерифицированного неорганического фосфата к числу атомов потребленного кислорода указывает на число макроэргических связей, образующихся на каждый атом потребленного в реакции кислорода. При благоприятных условиях проведения реакции отношение $\frac{P}{O}$ составляет 2—3. Цианиды, окись углерода и особенно ди-

нитрофенол уменьшают это число, поскольку, не влияя на потребление кислорода, резко уменьшают фосфорилирование.

В результате гликолиза и при окислении в цикле Кребса 1 *моль* глюкозы может образовываться свыше 30 *моль* АТФ. Каждая связь при переходе АТФ в АДФ освобождает около 335 *кдж/моль*.

Таким образом, различают два типа окислительного фосфорилирования, общее уравнение для которых записывается в виде

$$АН_2 + Б + АДФ + Р_{неорг} \rightleftarrows А + БН_2 + АТФ.$$

I тип — субстратное фосфорилирование. В качестве $АН_2$ выступают фосфоглицеральдегид, пировиноградная кислота или α-кетоглутаровая кислота.

II тип — фосфорилирование в дыхательной цепи (на уровне переноса электронов). $АН_2$ и Б — члены дыхательного цикла.

ПЕНТОЗОФОСФАТНЫЙ ЦИКЛ

Кроме цикла трикарбоновых кислот, имеются и другие механизмы, осуществляющие распад сахаров. Реакция пентозофосфатного цикла представлена на рис. 38.

Окисление восстановленного НАДФ атмосферным кислородом может быть использовано для образования АТФ посредством окислительного

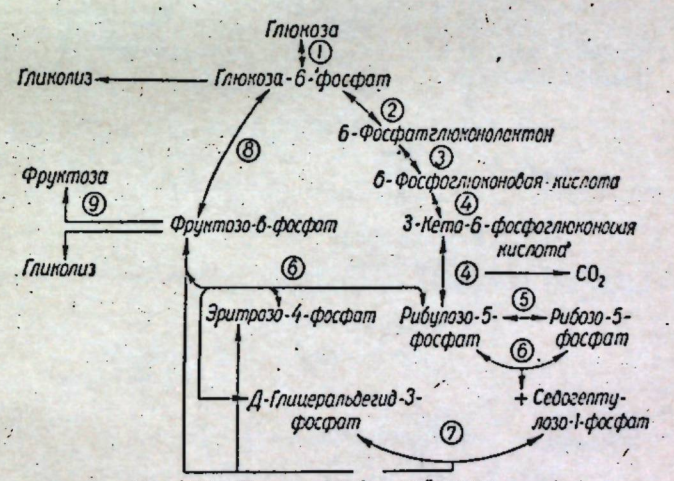


Рис. 38. Пентозофосфатный цикл.

фосфорилирования. Цикл углерода при фотосинтезе включает большую часть обращенных реакций цикла пентоз.

ГЛИОКСИЛЕВЫЙ ЦИКЛ

Накопление большого количества определенных органических кислот в клетках растений иногда обусловлено глиоксилевым циклом.

Глиоксилевый цикл, который приводит к образованию янтарной кислоты в растительных клетках, состоит из взаимодействия

ацетилкоэнзима А со щавелевоуксусной кислотой, образующих лимонную кислоту; превращения лимонной кислоты в *цис*-акотиновую, затем в изолимонную, из которой получаются янтарная и глиоксилевая; образования из глиоксилевой кислоты и ацетилкоэнзима А яблочной кислоты, из которой снова получается щавелевоуксусная кислота.

ОКИСЛЕНИЕ ЖИРНЫХ КИСЛОТ

Окисление жирных кислот является источником свободной энергии, которая может использоваться для образования высокоэнергетических фосфатных связей АТФ.

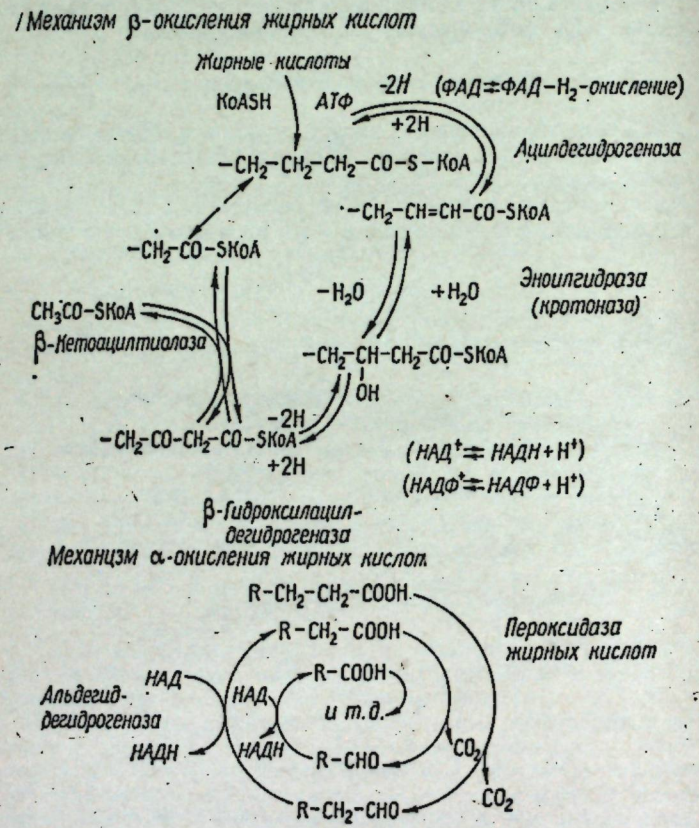


Рис. 39. Окисление жирных кислот.

Наиболее распространен тип распада жирных кислот, называемый β-окислением (рис. 39). Конечным продуктом распада жиров при окислении по этому типу оказывается ацетилкоэнзим А.

При β-окислении последовательно происходят активация при одновременном превращении АТФ в АМФ, процессы дегидрирования, гидратации, снова дегидрирования и сопряженная реакция с участием коэнзима А.

Кофактором дегидрогеназы, катализирующей первую реакцию дегидрирования, служит ФАД. Вторая дегидрогеназа действует совместно с НАД. На каждую полученную молекулу ацетилкоэнзима А образуется одна молекула восстановленного флавопротеина и одна молекула НАД-Н. Последние два вещества окисляются в энзиматической системе митохондрий при участии кислорода в качестве акцептора для электрона. Окисление 1 *моль* флавопротеина и 1 *моль* НАД-Н позволяет получать соответственно 2 и 3 *моль* АТФ посредством окислительного фосфорилирования.

Связь цикла Кребса с биосинтезом веществ в растении

Кроме энергетического значения, цикл трикарбоновых кислот играет важную роль для биосинтеза ряда веществ, поскольку он поставляет определенные исходные продукты.

Кетокислоты под влиянием аминаз легко превращаются в аминокислоты: щавелевоуксусная — в аспарагиновую, α-кетоглутаровая — в глутаминовую и пировиноградная — в аланин.

Образующийся в цикле при окислительном декарбоксилировании ацетил-коэнзим А является исходным продуктом в цикле жирных кислот. При распаде белков и жиров образуются пировиноградная, α-кетоглутаровая и щавелевоуксусная кислоты, которые входят непосредственно в цикл Кребса.

Анаэробные брожения углеводов и некоторых других веществ

Тип брожения	Суммарное уравнение	Распространение
Молочнокислое	Гексоза → 2 Молочная кислота	В тканях растений, всех тканях животных; многих бактериях, например, в *Lactobacillus, Clostridium, Streptococcum*
	Глицерин → 2 Молочная кислота + 2H	
Спиртовое	Гексоза → 2 Этиловый спирт + $2CO_2$	В дрожжах, плесневых грибах, высших растениях, многих бактериях, например, в группах *Coli, Bacillus macerans*

Продолжение

Тип брожения	Суммарное уравнение	Распространение
Пропионовокислое	1,5 Гексоза → 2 Пропионовая кислота + Уксусная кислота + CO_2 (или 3 Молочная кислота)	В *Propionibacterium, Veillonella*
	Глицерин → Пропионовая кислота + H_2O	В *Propionibacterium*
Янтарнокислое	0,5 Гексоза + CO_2 + 2H или Глицерин + CO_2 → Янтарная кислота + H_2O	Во многих бактериях, например, в группах *Coli, Propionibacterium*
Маслянокислое	Гексоза → Масляная кислота + $2CO_2$ + $2H_2O$	В *Clostridium*
Брожения, не получившие названия	2 Гексоза → Бутиловый спирт + Ацетон + $5CO_2$ + $4H_2O$	В *Clostridium butyricum*
	Гексоза → Бутиленгликоль + $2CO_2$ + 4H	В *Aerobacter, Bacillus subtilus*
	Гексоза → Ацетилметилкарбинол + $2CO_2$ + 4H	*Bacillus polymyxa, Lactobacillus*
	2 Пировиноградная кислота + H_2O → Молочная кислота + Уксусная кислота + CO_2	В тканях животных, в *Staphylococcus*
	Пировиноградная кислота + H_2O → Уксусная кислота + Муравьиная кислота или CO_2 и H_2	В бактериях группы *Coli*
	3 Щавелевоуксусная кислота + 2H_2O → Янтарная кислота + 2 Уксусная кислота + $4CO_2$	В бактериях группы *Coli*

Продолжение

Тип брожения	Суммарное уравнение	Распространение
Брожения, не получившие названия	7 Фумаровая кислота + $4H_2O$ → 6 Янтарная кислота + $4CO_2$	В бактериях группы *Coli*
	7 Яблочная кислота + $4H_2O$ → 6 Янтарная кислота + $4CO_2$ + $3H_2O$	В бактериях группы *Coli*
	3 Лимонная кислота + $2H_2O$ → Янтарная кислота + $4CO_2$ + 5 Уксусная кислота	В *Lactobacillus*
	2 Лимонная кислота → 2 Ацетилметилкарбинол + 2 Уксусная кислота + $2CO_2$	*Streptococcus Aerobacter*

Фотосинтез и его продуктивность

ОСНОВНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ РАСТЕНИЙ

1. Ход увеличения площади листьев.
2. Ход возрастания биомассы урожая по отдельным органам: листьям, стеблям, корнеклубнеплодам, репродуктивным органам.
3. Чистая продуктивность фотосинтеза.
4. Фотосинтетический потенциал.
5. Коэффициент хозяйственной годности урожая ($k_{хоз}$).

Фотосинтетический потенциал (ФП) получают, суммируя величины площади листьев в $м^2/га$ за каждые сутки в течение всего вегетационного периода.

Чистая продуктивность фотосинтеза в отдельные промежутки времени определяется путем деления привеса биомассы урожая ($B_2 - B_1$) за промежуток времени T (обычно 5—10 дней) на среднюю площадь листьев $\frac{Л_1 + Л_2}{2}$.

Чистая продуктивность фотосинтеза $Ф_{ч.пр} = \frac{2(B_2 - B_1)}{(Л_1 + Л_2) \cdot T}$.

Коэффициент хозяйственной годности урожая измеряют отношением веса веществ, используемых на образование хозяйственной части урожая, к весу биологического урожая.

Интенсивность ассимиляции у некоторых растений при температуре 18—20° С, максимальном освещении 25—100 % дневного света и нормальном содержании углекислоты в воздухе

Растение	Ассимиляция CO_2 на 1 *дм*² листовой поверхности, *мг/час*	Количество образующихся углеводов ($C_6H_{12}O_6$) на 1 *м*² листовой поверхности, *г/час*
Кислица обыкновенная	4,8	0,33
Помидоры	16,84	1,15
Конские бобы	17,66	1,20
Сахарная свекла	18,52	1,26
Фасоль	18,54	1,26
Картофель	19,14	1,30
Шпинат	19,56	1,33
Огурцы при 1,22% CO_2	81,4	5,14
Овес	До 20 *мг* на 1 *г* свежего веса	1,36
Сосна обыкновенная	3,00	0,20
Ель обыкновенная	2,00	0,14

Квантовый расход фотосинтеза у различных типов растений

Тип растений	Вид организма	Цвет или длина волны света, *нм*	Число квантов для восстановления 1 молекулы CO_2	Порядок величины
Зеленые серобактерии	—	Белый	7,8—11,8	8—12
Пурпурные серобактерии	Штамм Д	540—600	8,5—11,8 на тиосульфате, 8,5—16 на водороде	8—10 8—12
Зеленые водоросли	Хлорелла	546	8,8—9,1	8—10
		546	7,3—9,3	8—10
		436	5,1—5,7	4—6
		578	3,8—4,3	4—6
		660	4,1—4,4	4—5

Продолжение

Тип растений	Вид организма	Цвет или длина волны света, *нм*	Число квантов для восстановления 1 молекулы CO_2	Порядок величины
Зеленые водоросли	Ульва	436	14,3	12—20
		500	18,1	
		560	20,0	
		620	16,6	
		675	12,5	
Бурые водоросли	—	436	14,5	13—14
		500	13,7	
		560	14,3	
		620	13,2	
		675	13,3	
Красные водоросли	—	436	35,6	14—36
		500	17,2	
		560	13,3	
		620	14,5	
		675	23,2	
Цветковые растения	—	436	17,0	14—21
		500	20,8	
		560	17,9	
		620	14,7	
		675	13,3	

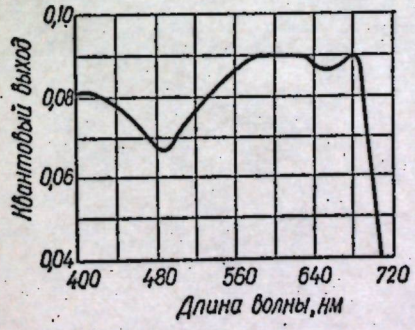


Рис. 40. Квантовый выход фотосинтеза как функция длины волны света (по Эмерсону и Льюису).

Поверхность листьев некоторых растений и растительных сообществ

Группы растений	Количество растений, тыс. шт./га	Общая поверхность листьев, м² на м² площади посева
Зерновые злаки	5 000	Около 8
Кукуруза на зеленый корм	—	12,0
Хлопчатник, сахарная свекла	100	Около 5
Картофель	28	3,66
Табак	38	3,50
Бобовые травы	200	12,0
Виноград	4	2,20
Плодовые деревья	0,2	Около 2
Лиственный лес	3—5	Около 6

Коэффициенты использования энергии солнечной радиации в случаях высоких зарегистрированных урожаев (по А. А. Ничипоровичу)

Посев или ценоз и географическая широта, *град*	Средний приход энергии за вегетационный период, млрд. *ккал/га*	Сезонное накопление		Коэффициент использования, %
		биомасса, *т/га*	энергии, млн. *ккал/га*	
Тропические леса (0—20)	10	60	240	2,5
Сахарный тростник (10—25)	8	40	150	1,9
Кукуруза, сахарная свекла (40—50)	4	20—25	84	2,0
Картофель (50—55)	3	15	60	2,0

Суммарные приросты фотосинтетически активной радиации за время возможной вегетации

Географическая широта, *град*	ФАР, млрд. *ккал/га*
70	2,0—1,0
60	3,5—2,0
50	5,0—3,5
40	6,0—4,5
30	9,0—6,0
20, 10, 0	10,0—9,0

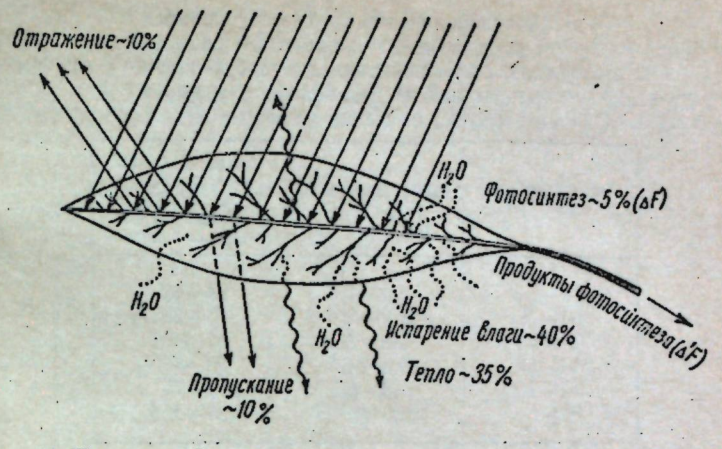


Рис. 41. Примерный энергетический баланс листа растения (в процентах указаны траты поглощенной листом световой энергии на различные виды работ).

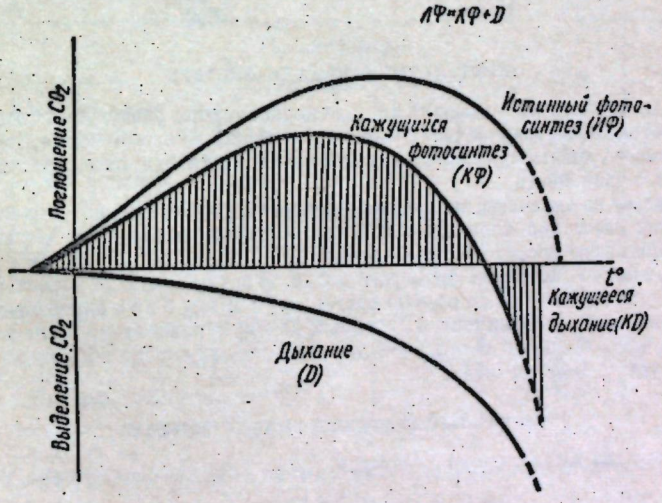


Рис. 42. Схема, объясняющая соотношение между истинным и кажущимся фотосинтезом при различных температурах.

Размеры биологически возможных урожаев в разных географических широтах при показателях прихода солнечной радиации и 5%-ном ее использовании на формирование урожаев (по А. А. Ничипоровичу)

Географические зоны, *град*	Возможные приходы энергии радиации за сезон, млрд *ккал/га*	Реально возможные биологические урожаи современных растений, *т/га*
70—60	2,0—1,0	25—12
60—50	3,5—2,0	40—25
50—40	5,0—3,5	70—40
40—30	6,0—4,5	75—55
30—20	9,0—6,0	110—75
20—0	10,0—9,0	125—110

Количество воды, необходимой для испарения полноценными посевами в разных географических зонах (по А. А. Ничипоровичу)

Географические зоны, *град*	Количество влаги, необходимое для испарения, *мм*
70—60	190
60—50	280
50—40	500
40—30	800
30—20	1000
20—0	1600

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПЛОЩАДИ ЛИСТЬЕВ

Для определения площади листьев используются следующие методы.

Фотопланиметрирование с помощью специального прибора, определяющего уменьшение интенсивности светового потока, пропорциональное площади листа.

Расчет по высечкам, заключающийся в том, что взвешивают несколько высечек известной площади и, поделив общий вес листа M на вес высечек, получают общую площадь листа.

Расчет по линейным размерам листа. В зависимости от формы площадь листа равна произведению длины a на ширину b и на определенный поправочный коэффициент κ, который для кукурузы равен 0,68, ячменя — 0,65, сахарной свеклы — 0,76. Для разных сортов яблони он колеблется от 0,62 до 0,74.

ЧИСТАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА

Формула Кидда, Веста и Бриггса:

$$\Phi_{ч.пр} = \frac{B_2 - B_1}{\frac{Л_1 + Л_2}{2} \cdot T},$$

где $\Phi_{ч.пр}$ — чистая продуктивность фотосинтеза (сухая масса урожая в граммах, образуемая 1 $м^2$ листьев за 1 сутки, в среднем для данного промежутка времени T); B_1 и B_2 — вес сухой массы растений с 1 $м^2$ в начале и конце учитываемого периода; $Л_1$ и $Л_2$ — площадь листьев растений с той же площади посева в начале и конце того же промежутка времени T.

Образование сахара и крахмала в растениях при полном освещении за 1 *час* на 1 $м^2$ листовой поверхности

Растение	Сахар, *г*	Растение	Крахмал, *г*
Арум	1,004	Табак	1,378
Лук	1,193	Подсолнечник	1,823
Безвременник осенний	1,217	Щавель	2,215
Тюльпан	1,267	Кувшинка белая	2,273

Интенсивность дыхания различных растительных тканей

Растение	Орган	Температура, °С	Интенсивность дыхания, $см^3$ O_2 или CO_2/*г · сутки*
По кислороду			
Пшеница	Молодые корни	15—18	67,9
Клевер красный	Листья	20—21	27,2
Рис	Молодые корни	14—17	44,4
Мята водяная	Корни	18—19	37,2
По углекислому газу			
Сирень	Листовые почки	15	35,0
Липа	То же	—	66,0
Салат	Прорастающие семена	16	82,5
Мак	То же	16	122,0
Низшие грибы	Мицелий	—	1800,0

Коэффициенты дыхания за счет ряда растительных веществ

Гексозы, гексозофосфаты и ангидриды гексоз	1,000	Инозит и фитин	1,000
		Эдестин (белок) до аммиака	0,991

Эдестин (белок) до аспарагина	0,743	Фенилаланин	0,900
Трилинолеин (жир)	0,740	Лизин	0,857
Тристеарин (жир)	0,699	Аспарагиновая кислота	1,333
Яблочная и лимонная кислоты	1,333	Глутаминовая кислота	1,111
Щавелевая кислота	4,000	Глутамин	1,111
Гликокол	1,333	Аспарагин	1,333
Лейцин	0,800		

Минимальные значения коэффициента дыхания во время прорастания семян при 12—25° С

Кукуруза	0,73	Люпин желтый	0,76
Пшеница	0,61	Подсолнечник	0,55
Гречиха	0,47	Лен	0,30
Ячмень (цельное зерно)	0,74	Клещевина	0,30
Ячмень (зародыш)	0,23	Кресс-салат	0,35
Конские бобы	0,35	Тыква	0,64
Сладкий горох	0,85	Горчица	0,49

РАЗДЕЛ VIII

ВОДНЫЙ РЕЖИМ РАСТЕНИЙ

Вода является важнейшим исходным, промежуточным и конечным продуктом многих превращений и средой, в которой протекает обмен веществ. Она имеет огромное экологическое и физиологическое значение в жизни растений. Вместе с током поглощенной воды передвигаются в надземную часть усвоенные корнями извне или синтезированные в них вещества. Вода обеспечивает тургесцентность тканей растений, предохраняет их от перегрева путем испарения и служит благоприятной средой для размножения, расселения спор, семян и т. д. В ряде случаев с водой вымываются излишние и вредные продукты метаболизма.

Постоянный круговорот воды по растению и потеря ее в окружающее пространство являются, по выражению К. А. Тимирязева, «необходимым злом». Чтобы обеспечить фотосинтез и поглощение углекислоты листьями, необходим непосредственный контакт тонких и нежных тканей, клеток и межклетников с наружным воздухом. Это неизбежно влечет за собой обезвоживание растений и необходимость притока свежих масс воды из почвы.

Только гидрофиты — растения, постоянно живущие в воде, никогда не испытывают в ней недостатка. Все остальные растения в большей или меньшей степени вынуждены регулировать свой водный баланс или водный режим, т. е. поддерживать необходимую влажность тканей путем выравнивания поступления и расхода воды при помощи различных механизмов.

Поступление воды зависит от ее подвижности в почве и доступности корням. Почвы обладают различной водоудерживающей способностью, зависящей от содержания коллоидных и осмотически активных веществ. Корни развивают в почве сосущую силу, которая для успешного поступления воды должна превышать осмотическое давление почвенного раствора. Скорость передвижения воды по проводящей системе определяется скоростью расходования ее при транспирации, которая в свою очередь зависит от комплекса внешних условий (относительной влажности воздуха, скорости ветра, температуры, освещенности и др.) и величины листовой поверхности, числа и расположения устьиц и т. д.

В большинстве районов земного шара водный режим почвы является сильнейшим сдерживающим фактором развития растительности, общая годовая продуктивность которой на единицу поверхности тесно коррелирует с количеством осадков. Даже в северных районах, относительно хорошо увлажненных, а иногда даже избыточно увлажненных, бывают засушливые периоды, которые резко сказываются на жизнедеятельности растений.

Словарь

Анатоноз — повышение осмотического давления в клетках под влиянием внешних или внутренних воздействий (например, при продолжительном пребывании в концентрированных растворах); достигается переводом крахмала в сахар или накоплением органических кислот с малым молекулярным весом (щавелевой и др.).

Богара, богарное земледелие — выращивание растений в засушливых районах без искусственного орошения.

Гигрофиты — растения, требующие много воды, растут лишь на влажных почвах (например, многие лесные растения).

Гидроактивное движение устьиц — закрывание устьиц в жаркое время дня в результате возникающего в листьях недостатка водного насыщения.

Гидропассивное движение устьиц — закрывание устьиц вследствие сдавливания замыкающих клеток соседними клетками эпидермиса при очень высокой степени насыщенности листьев водой (например, во время продолжительных дождей); при наступлении ясной погоды объем эпидермальных клеток уменьшается и устьичные щели пассивно открываются.

Гидрофиты — водные растения, постоянно живущие в воде.

Гипертонический раствор — раствор, имеющий осмотическое давление более высокое, чем осмотическое давление клеточного сока; при погружении клеток в такой раствор происходит плазмолиз.

Гипотонический раствор — раствор, имеющий осмотическое давление ниже, чем у сравниваемого с ним клеточного сока; всасывание воды клеткой возможно только из гипотонических растворов. Для успешного роста растений почвенный или питательный растворы должны быть гипотоническими по сравнению с содержимым их клеток.

Гомойогидрические (гомеогидровые) растения — растения, способные поддерживать оводненность тканей на более или менее постоянном уровне и регулировать поступление и расходование воды в зависимости от внешних условий. К ним относится большинство высших сосудистых растений.

Гуттация — способность растений выделять воду в капельно-жидкой форме из специальных водяных устьиц — гидатод, расположенных на листьях (обычно на кончиках, острых зубцах). Гуттация обусловлена избыточным снабжением надземных частей водой в условиях резко сниженной транспирации. Гуттация присуща большинству высших растений. У мхов гуттация облегчает процесс полового размножения. Чаще всего гуттация наблюдается у проростков из семейства злаковых, у хвощей, ароников и др. Гуттация является хорошим показателем состояния жизнедеятельности растения.

Деплазмолиз — процесс исчезновения плазмолиза и возвращение клетки в состояние тургора, происходящие при всасывании воды плазмолизированной клеткой; наблюдается при погружении плазмолизированной клетки в воду или слабый раствор; может происходить и самопроизвольно благодаря явлению анатоноза, а также вследствие постепенного проникновения молекул плазмолитика в клетку.

Дефицит водный в растениях — нарушение водного баланса растения вследствие преобладания расхода воды над ее поступлением, например, в полуденные часы в солнечные летние дни; сопровождается завяданием растений.

Заленского закон — листья и другие органы растения, расположенные в верхних ярусах и развивающиеся по сравнению с листьями или органами нижних ярусов в условиях большей физиологической сухости, отличаются более мелкоклеточной, ксероморфной структурой и большей засухоустойчивостью.

Изотонический раствор — раствор, имеющий осмотическое давление, равное осмотическому давлению клеточного сока.

Интенсивность транспирации — количество воды, испарившееся за единицу времени с единицы площади или веса листовой поверхности.

Кататоноз — понижение осмотического давления в клетках; наблюдается, например, при превращении сахара в крахмал.

Коэффициент завядания — количество почвенной влаги, недоступной растениям; выражается в граммах воды на 100 *г* абсолютно сухой почвы.

Ксерофиты — растения, приспособившиеся к жизни в засушливых местообитаниях. Различают по П. А. Генкелю: суккуленты, характеризующиеся мясистыми листьями или стеблями, в которых запасается вода; эвксерофиты (настоящие ксерофиты) с низкой транспирацией, высокой жароустойчивостью, высоким осмотическим давлением, хорошей способностью переносить обезвоживание; гемиксерофиты (полузасушливые растения), которые выдерживают засушливые условия благодаря глубокой корневой системе, бесперебойно снабжающей растения водой и обеспечивающей высокую интенсивность транспирации. Гемиксерофиты не переносят обезвоживания. Выделена также группа стипаксерофитов, в которую входят узколистные степные злаки, отличающиеся повышенными скоростями реагирования на внешние условия: они быстро поглощают кратковременную влагу и быстро приспосабливаются к засушливым условиям.

Мезофиты — растения умеренных климатических зон; все наши культурные растения являются мезофитами.

Осмос — обмен растворенных частичек между двумя разделенными пористой перегородкой жидкостями. Движение частичек через поры зависит от их размеров, скорости диффузии, причем мембраны, сквозь которые ионы и некрупные молекулы проходят свободно, а коллоидальные частицы не проходят, называются полупроницаемыми. Оболочки или граничные слои протоплазмы большинства растительных клеток являются проницаемыми или полупроницаемыми перепонками, через которые проходит выравнивание концентрации веществ. Возникающее при этом давление называется осмотическим.

Плазмолиз — отделение протоплазмы от клеточной стенки и свертывание внутри клетки. Происходит вследствие чрезмерной потери воды под влиянием повышения концентрации в окружающем растворе или в соседних клетках. Различают колпачковый плазмолиз, который вызывается одновалентными ионами, и вогнутый, или судорожный,— многовалентными ионами.

Плазмолитик — вещество, раствор которого вызывает явление плазмолиза; в качестве плазмолитиков обычно используют сахарозу, NaCl, полиэтиленоксид или «карбовакс» и другие безвредные вещества, плохо проникающие внутрь клетки через протоплазму.

Плач растений — выделение водного раствора (сока плача, или пасоки) под влиянием корневого давления при повреждении или перерезании стебля; наблюдается у всех сосудистых растений (слабо выражен у хвойных).

Пойкилогидридные (пойкилогидрические) растения — бактерии, водоросли, грибы, лишайники, мхи, некоторые папоротники и очень немногие цветковые растения, неспособные самостоятельно регулировать свою гидратуру и набухающие или пересыхающие в зависимости от окружающих условий.

Транспирационный коэффициент — количество воды в граммах, израсходованное на накопление растением 1 *г* сухого вещества.

Тургор, тургесцентность — состояние внутреннего напряжения клетки, обусловленное высоким содержанием воды и развивающимся давлением содержимого клетки на ее оболочку. Для многих травянистых растений тургор является важнейшим средством укрепления; с потерей воды связано уменьшение тургора и увядание.

Фотоактивное движение устьиц — открывание устьиц при переходе от темноты к свету. Происходит благодаря усиленному всасыванию воды замыкающими клетками, в которых на свету повышается концентрация сахара. Движения устьиц к синему свету в 200 раз чувствительнее, чем к красному; ультрафиолетовый свет не действует на открывание устьиц.

Циторриз — стягивание стенок клетки ее содержимым, уменьшающимся в объеме в результате потерь воды; наблюдается при увядании клеток или при погружении тканей в осмотические растворы, если протоплазма не отстает от стенок и не наступает плазмолиз.

Поступление воды в растения

ВОДНЫЙ БАЛАНС

Содержание воды

Содержание воды в растениях колеблется в значительных размерах. В среднем при пересчете на сырое вещество оно составляет:

Растения и их ткани	Содержание воды, %
Водные растения, грибы	Свыше 80
Сочные плоды, корне- и клубнеплоды	75—85
Листья	70—80
Хвоя	50—70
Древесина:	
свежая	40—50
лежалая	Около 20
Сухие семена	12—20

Удобнее выражать содержание воды в процентах на сухое вещество, хотя это, к сожалению, используется редко.

Насыщающее содержание воды, % к сухому веществу

Аэрофильная водоросль (*Pleurococcus vulgaris*)	60
Кустовые и листовые лишайники	170—300
Листовые и печеночные мхи	300—500
Бурая водоросль (*Fucus* sp.)	400
Высшие растения — мезофиты	450
Водоросль (*Zygogonium ericetorum*)	460

Наземная водоросль (*Prasiolacrispa*)	880
Зеленая водоросль (*Entheromorpha linza*)	900
Лишайник (*Collema multifidum*)	1400
Высшие растения — суккуленты	До 1600
Шляпочные грибы	1000—2000
Желатина	500
Агар-агар	700

Максимальная сосущая сила корней различных растений, *атм*

Плесневые грибы (мицелий) и литотические водоросли (слоевище)	до 158
Пустынные растения	17—100
Приморские растения	15—50
Культурные растения	
северных районов	9
Средиземноморья	10
Северной Африки	14
Западной Азии	20
Пшеница	10
Свекла	15
Картофель	20
Кукуруза	25

В обычной полевой культуре сосущая сила корней составляет 5—7 *атм*. Сосущая сила 6—12-дневных проростков кукурузы колеблется от 1,9 до 3,2 *атм*, ячменя — 2,2—2,8 *атм*; начальный плазмолиз наступает у них при 6,5—7,2 *атм*.

РАСЧЕТЫ ПОСТУПЛЕНИЯ ВОДЫ

Скорость поступления воды в корни рассчитывается по формуле

$$V = \frac{M}{Ft},$$

где M — количество воды, прошедшее через корни (определяется по транспирации или сбором пасоки); F — активная поверхность протопласта корней; t — время опыта.

Проницаемость клеток для воды рассчитывается по формулам

$$K = \frac{M}{FtS} \text{ или } K = \frac{V}{S},$$

где S — сила, действующая при поступлении воды в корень. Она равна разности между сосущей силой корней и сосущей силой почвы. Сосущая сила корней измеряется непосредственно на корнях либо принимается равной сосущей силе нижнего листа растения, поскольку ксилема корней оказывает незначительное сопротивление, которым можно пренебречь.

Примерные величины проницаемости клеток для воды по Губеру и Гёфлеру — от $330 \cdot 10^{-4}$ до $6{,}6 \cdot 10^{-4}$ *см/час · атм*; по Пальва — $0{,}18 \cdot 10^{-4}$ *см/час · атм*.

Удельная водопроницаемость клетки нителлы при эндосмосе — 3,04 *мм³/сек · кн*, при экзосмосе — 1,15 *мм³/сек · кн*.

Проницаемость протоплазмы косвенно определяют по скорости выделения электролитов в воду, электропроводность которой при этом повышается. Берут определенное соотношение между навеской ткани и водой (например, 1 : 20) и одинаковую экспозицию при постоянной температуре; измерение электропроводности осуществляют приборами, построенными по типу реохордного моста (мостика Уитстона). Экзосмос веществ кусочками тканей в воду в таких же экспериментальных условиях определяют на спектрофотометре по какому-либо характерному для данного растения пику. Чем выше электропроводность или содержание оптически активного метаболита, тем выше относительная проницаемость протоплазмы. Разумеется, сравнивать можно лишь данные одного опыта, поскольку экзосмос веществ зависит от многих условий и может изменяться со временем. Поэтому схему опыта следует строить таким образом, чтобы в ней всегда был контрольный вариант.

Относительную вязкость протоплазмы определяют под микроскопом по времени перехода от судорожного, или вогнутого, плазмолиза к выпуклому, колпачковому.

МЕТОДЫ СБОРА, ИЗУЧЕНИЕ ПАСОКИ (СОКА ПЛАЧА) И ГУТТАЦИИ РАСТЕНИЙ

При определении корневого давления растение срезают на 3 *см* от поверхности земли и на пенек надевают короткую резиновую трубку, которую соединяют с небольшим отрезком стеклянной трубки. В резиновую трубку (перед тем, как в нее вставляют стеклянную) наливают воду, и уровень ее отмечают на стекле резиновым колечком или карандашом по стеклу. Почву вокруг растения обильно поливают водой и ведут наблюдения за изменением положения воды в трубке. Выделяющуюся жидкость можно собрать. Для этого к резиновой трубке присоединяют стеклянную с оттянутым концом, который опускают в пробирку, куда и стекает сок плача (см. рис. 51).

Можно к косо срезанному пеньку приделать бумажный фитилек для стекания пасоки. Для сбора пасоки разработан ряд приемников, обеспечивающих стерильность растворов.

Определение активной подачи воды

По количеству выделяемой растением воды судят о размерах корневой системы и ее активности. М. В. Марков предложил полевой способ определения активной подачи воды корнем по количеству вытекающей пасоки, состоящий в следующем. Из пергаментной бумаги изготавливают стаканчики высотой 5 *см* и шириной несколько большей, чем диаметр стеблей изучаемых растений. В стаканчики вкладывают гигроскопическую вату (слоем около 2 *см*) и кружок из фильтровальной бумаги. Стаканчики подсушивают, нумеруют, взвешивают и сохраняют в эксикаторе. Растения срезают на расстоянии 5 *см* от поверхности почвы и пеньки немедленно закрывают перевернутыми стаканчиками. Через 60 *мин* стаканчики снимают, закрывают, загибая края пергаментной бумаги для исключения потери воды, и взвешивают. После прекращения опыта верхнюю часть пенька срезают для определения поверхности всего среза и поверхности срезанной ксилемы. Количество воды, вытекшей за 1 *час*, из расчета на 1 *мм²* поперечного сечения ксилемы, составляет скорость активной подачи воды корнем.

Средняя скорость поступления воды в корневые волоски

Растение	Скорость, $\frac{мк^3/мк^2}{мин}$	Растение	Скорость, $\frac{мк^3/мк^2}{мин}$
Ячмень	0,30	Пшеница	0,50
Озимая рожь	0,44	Кукуруза	1,70
Овес	0,50		

Сбор ксилемного сока для анализа

Не всегда корневое давление достаточно для того, чтобы вызвать появление пасоки над пеньком. В летние месяцы, напротив, наблюдается явление, получившее название «отрицательного плача», когда через срез

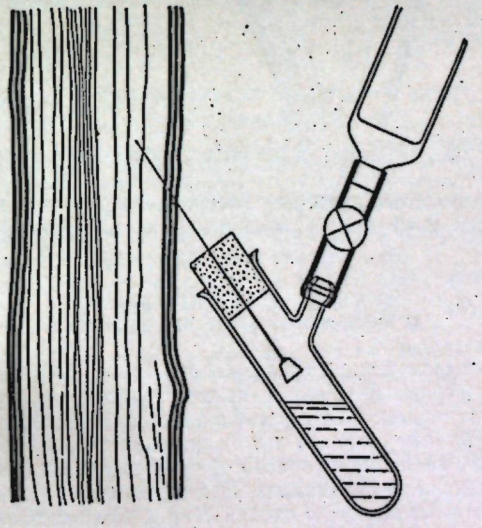


Рис. 43. Схема прибора для сбора ксилемного сока растений.

вода не выделяется, а впитывается. Поэтому приходится откачивать ксилемный сок с помощью шприца или бюретки, соединенной с насосом, как показано на рис. 43 и 44.

Ксилемный сок (пасоку) можно получить и центрифужным способом. Отрезки побегов и корней, отделив кору, помещают в центрифужные пробирки. Предварительно на дно пробирок помещают мелкопористую пластинку или толстое часовое стекло выпуклой стороной вверх, или

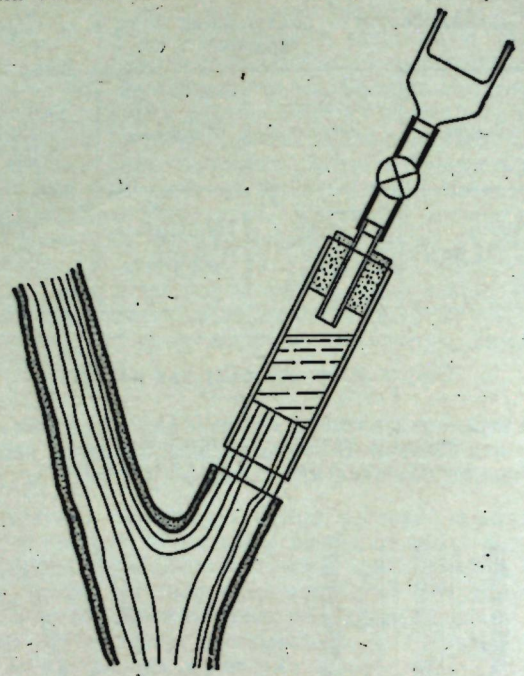


Рис. 44. Прибор для сбора пасоки растения.

слой крупнозернистого инертного материала. Продолжительность центрифугирования 2—5 *мин*. Полученный сок забирают пипеткой для анализа.

Характеристика интенсивности и качественного состава гуттации

Растения выращивают в узких металлических сосудах (консервных коробках), поверхность почвы заливают парафином, а аэрацию корней осуществляют при помощи отверстий в дне сосуда. На время определения растения накрывают стаканом такого же диаметра, как и сосуд, затем устанавливают наклонно к горизонту, чтобы появляющиеся гуттационные капли стекали на дно стакана. Для герметичности щель между стаканом и сосудом заклеивается липкой лентой. Если состав гуттационной воды не предполагают изучать, растения помещают в перевернутом положении в общую камеру с атмосферой, насыщенной парами воды, а гуттационные капли собирают в заранее взвешенные чашечки с невысыхающим минеральным маслом.

Для получения искусственной гуттации через срезанное растение прокачивают воду или питательный раствор под давлением 0,1—1 *бар*. Этим методом изучают секреторно-адсорбционные свойства гидатод.

Размеры устьиц колеблются от 7 × 3 *мкм*² у бобов и фасоли до 38 × 8 *мкм* у овса. Устьица с длиной щелей более 40 *мкм* или шире, чем 12 *мкм*, не обнаружены. При равной площади сечения длинные устьица

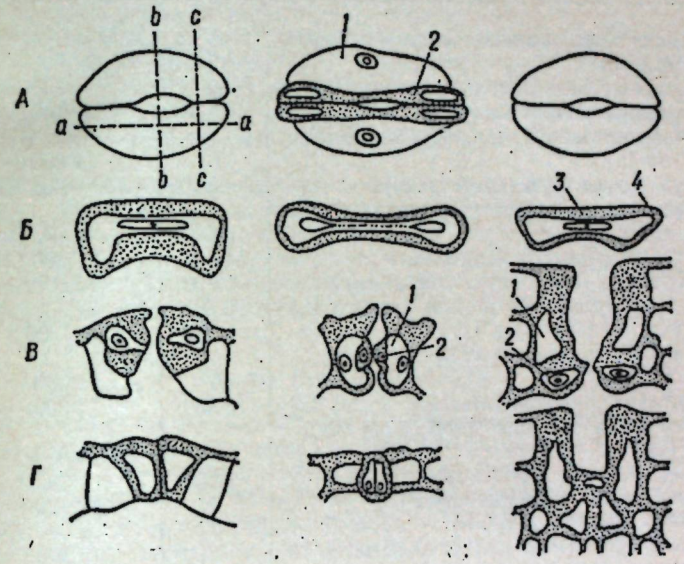


Рис. 45. Типичное строение устьиц двудольного мезофита, злака и голосемянного:

А — вид сверху; *Б* — разрез по линии *аа*; *В* — разрез по линии *bb*; *Г* — разрез по линии *cc*; *1* — побочная клетка; *2* — замыкающая клетка; *3* — одревесневшая часть оболочки; *4* — неодревесневшая часть оболочки; слева — слива, в центре — ожига, справа — сосна.

выгоднее для диффузии, чем круглые, так как истечение пара происходит пропорционально периметру отверстия (рис. 45).

Общая площадь устьичных отверстий в % от площади листа колеблется от 0,52 у пшеницы и фасоли до 3,13—5,28 у подсолнечника и яблони.

Листья, у которых устьица расположены на нижнем эпидермисе, называются гипостоматическими, листья с верхним расположением устьиц — эпистоматическими, а листья, имеющие устьица с обеих сторон,— амфистоматическими.

Расположение устьиц в листьях разных растений (число устьиц на 1 *см*²)

Растение	Верхний эпидермис	Нижний эпидермис
Барбарис обыкновенный (*Berberis vulgaris* L.)	0	22 000
Бегония (*Begonia coccinea*)	0	4 000

Продолжение

Растение	Верхний эпидермис	Нижний эпидермис
Вишня обыкновенная (*Cerasus vulgaris* Mill.)	0	24 900
Герань луговая (*Geranium pratense* L.)	0	14 500
Горох посевной (*Pisum sativum* L.)	10 100	21 600
Дербенник иволистный (*Lythrum salicaria* L.)	0	14 600
Дуб, разные виды (*Quercus* sp.)	0	45 000÷58 000
Ежеголовник простой (*Sparganium simplex* Huds.)	10 600	8 500
Капуста (*Brassica oleracea* L.)	14 100	22 600
Картофель (*Solanum tuberosum* L.)	5 100	16 100
Клевер луговой (*Trifolium pratense* L.)	12 700	24 900
Кукуруза (*Zea mays* L.)	5 200	6 800
Липа сердцелистная (*Tilia cordifolia* Bess.)	0	13 000
Люцерна посевная (*Medicago sativa* L.)	16 900	13 800
Настурция большая (*Tropaeolum majus* L.)	0	13 000
Овес посевной (*Avena sativa* L.)	2 500	2 300
Орех черный (*Juglans nigra* L.)	0	46 100
Падуб (*Ilex opaca* Ait.)	0	17 000
Пеларгония (*Pelargonium domesticum* L.)	1 300	5 900
Персик обыкновенный (*Persica vulgaris* Mill.)	0	22 500
Платан западный (*Platanus occidentalis* L.)	0	27 800
Плющ обыкновенный (*Hedera helix* L.)	0	15 800
Подсолнечник (*Helianthus annus* L.)	8 500	15 600
Пшеница мягкая (*Triticum aestivum* L.)	3300÷÷6000	1400÷4100
Рогоз широколистный (*Typha latifolia* L.)	50 200	48 600
Синеголовник плосколистный (*Eryngium planum* L.)	12 600	18 400
Сирень обыкновенная (*Syringa vulgaris* L.)	0	33 000
Стрелолист обыкновенный (*Sagittaria sagittifolia* L.)	4 300	4 700
Томат (*Lycopersicum esculentum* Mill.)	1 200	13 000
Тополь черный (*Populus nigra* L.)	2 000	11 500
Тростник обыкновенный (*Phragmites communis* (L.) Trin.)	75 800	93 500
Фасоль обыкновенная (*Phaseolus vulgaris* L.)	4 000	28 100
Цикорий дикий (*Cichorium intybus* L.)	9 900	11 300
Частуха (*Alisma plantago-aquatica* L.)	4 000	3 000
Чистец болотный (*Stachys palustris* L.)	0	9 700
Шелковица белая (*Morus alba* L.)	0	48 000
Яблоня (*Malus domestica* Mill.)	0	29 400÷40 800

Способы изучения устьичного аппарата

Метод Ллойда (сдирание эпидермиса). Эпидермис листа надрезают и, захватив кончик пинцетом, быстро срывают и бросают в абсолютный спирт. Фиксированные кусочки рассматривают под микроскопом, измеряя ширину устьичной щели окуляр-микрометром.

Метод Молиша (инфильтрация). На разные точки листа наносят капли спирта, бензола, ксилола, петролейного эфира. Если устьица широко открыты, все жидкости хорошо проникают в межклетники и образуют прозрачные пятна; по мере закрывания устьиц прекращается проникание сначала спирта, затем бензола, ксилола и, наконец, петролейного эфира.

Метод Молотковского. Целлулоид растворяют в ацетоне до сиропообразного состояния. Каплю такого клея наносят тонким слоем на лист. После высыхания пленку снимают и изучают под микроскопом.

Метод Френсиса Дарвина (порометрический). О степени открывания устьиц судят по скорости прохождения воздуха через лист, к которому прикленвают колокол, соединенный с системой откачки воздуха.

ФОРМЫ ВОДЫ В РАСТЕНИЯХ

Вода, находящаяся в живых тканях, неравноценна. Часть ее свободно перемещается из клетки в клетку и может быть легко извлечена из тканей; другая часть более или менее прочно связана.

Связывание воды в клетке обусловлено многими факторами: оструктуриванием ее возле полимерных молекул белков и нуклеиновых кислот, вхождением в состав гидратационных зон коллоидов и полярных частиц и т. п.

Формы воды отличаются в первую очередь по своей химической активности. Обычно говорят о свободной и связанной воде, но при дифференцированном подходе выделяют большее число различных фракций.

С помощью изотопного метода нашли, что свободная вода и связанная вода легко обмениваются между собой — изотопное равновесие устанавливается через 15 *мин*. Однако в клетках содержится трудно обменниваемая вода, количество которой пропорционально напряженности обмена веществ. Такой воды в листьях содержится около половины, в стеблях — почти 10% всего количества.

Для оптимального роста растений важно определенное соотношение между формами воды, а не преобладание той или иной формы.

Определение форм воды рефрактометрическим методом

Принцип метода основан на том, что связанная вода не растворяет тех веществ, которые легко растворимы в свободной воде. Если к определенному объему раствора сахарозы прибавить навеску растертой растительной массы, то концентрация раствора уменьшится благодаря поступлению в него свободной воды из навески. Связанная вода остается в навеске, количество ее равно разности между содержанием всей воды в пробе, которое определяется путем высушивания параллельной навески, и содержанием свободной воды, определяемой по изменению концентрации сахарозы на рефрактометре.

Свободную и связанную воду определяют также по изменению концентрации сахарозы, в которой находились высечки из листьев опытных растений (по А. Ф. Маринчик).

ОСМОТИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА КЛЕТОК

Протопласт клеток с заключенной внутри вакуолью по своим свойствам напоминает полупроницаемую перепонку, через которую легко происходит диффузия воды и с большим трудом — диффузия крупных молекул других веществ. Эти различия обусловливают развитие осмотического давления раствора, которое определяется числом частиц в единице объема растворителя. В случае недиссоциирующих веществ молярный раствор развивает давление 2270 *кн/м²* (22,4 *атм*).

Если клетку поместить в воду или в слабый раствор, развивается сосущая сила, которая приводит к поглощению воды. Эта сила численно равна осмотическому давлению клеточного сока. Разбуханию клетки противодействует сопротивление клеточной стенки, получившее название *тургора*. По мере насасывания воды осмотическое давление клеточного сока и сосущая сила уменьшаются, а тургор возрастает до тех пор, пока они не уравновесят друг друга. Затем поступление воды прекращается. Эта зависимость выражается следующим уравнением:

Сосущая сила = осмотическое давление — тургор.

Осмотические явления лежат в основе многих жизненных процессов: поглощения воды, поступления и передвижения веществ, движения органов и ориентации растений в пространстве, регулирования устьичного аппарата, обеспечения устойчивости к засухе, засоленной почве и т. д.

Вместе с тем необходимо иметь в виду, что перечисленные процессы протекают значительно сложнее, чем это можно объяснить с позиций осмотических свойств клетки. Они управляются не только физико-химическими законами диффузии и осмоса, но и другими закономерностями, связанными с обменом веществ и энергии в живых системах.

Определение осмотического давления

Плазмолитический метод. Помещая срезы в ряд растворов плазмолитика возрастающей концентрации, находят такой, в котором отдельные клетки переходят в состояние плазмолиза (протоплазма начинает отставать от стенок, обычно в уголках). Осмотическое давление этого раствора считают изотоничным осмотическому давлению внутри клеток.

Криоскопический метод. Молярный раствор неэлектролита понижает точку замерзания воды на 1,86° С, а так как осмотическое давление молярного раствора составляет 2270 *кн/м²*, то

$$P = \frac{2270}{1{,}86} \cdot \Delta,$$

где Δ — температура замерзания испытуемого раствора.

Метод пригоден для определения средних данных на толщу ткани, из которой выжат сок.

Метод учета изменения объема. Полоски ткани (листьев, корней, клубней) длиной 3 *см* и сечением 4 *мм²* погружают на 20 *мин* в растворы плазмолитика возрастающей концентрации. Раствор, в котором полоски не изменяют своей длины (объема, веса), изотоничен сосущей силе клеток.

Метод А. А. Рихтера. Принцип метода тот же, но вместо измерения полосок их укрепляют одним концом неподвижно, а к другому присоединяют стеклянный волосок, который усиливает эффект удлинения или сокращения полоски.

Метод струек В. С. Шардакова. В ряд растворов NaCl или сахарозы убывающей концентрации помещают высечки из тканей на 30 *мин* и несколько раз взбалтывают. После этого добавляют по 1—2 кристаллика метиленовой синьки. Подкрашенный раствор пипеткой осторожно выпускают в соответствующий исходный раствор, наблюдая направление струек. В изотоническом растворе струйки не будут течь ни вверх, ни вниз. По другой модификации метода измельченные корни и другие ткани выдерживают 90 *мин* в растворах маннита, подкрашенных несколькими каплями метилоранжа, после чего пипеткой отбирают немного жидкости и выпускают в исходные неокрашенные растворы.

Рефрактометрический метод. Кусочки ткани помещают в растворы сахарозы на 40 *мин*. Измеряя показатели преломления исходных и опытных растворов, находят изотоничный раствор, не изменивший своей концентрации.

Осмотическое давление растворов сахарозы

Концентрация, *моль*	Осмотическое давление, *атм*	Концентрация, *моль*	Осмотическое давление, *атм*	Концентрация, *моль*	Осмотическое давление, *атм*	Концентрация, *моль*	Осмотическое давление, *атм*	Концентрация, *моль*	Осмотическое давление, *атм*
0,00	0,0	0,26	7,0	0,52	15,1	0,78	25,0	1,04	37,3
0,01	0,3	0,27	7,3	0,53	15,5	0,79	25,4	1,05	37,8
0,02	0,5	0,28	7,6	0,54	15,8	0,80	25,9	1,06	38,3
0,03	0,8	0,29	7,9	0,55	16,2	0,81	26,3	1,07	38,8
0,04	1,1	0,30	8,2	0,56	16,5	0,82	26,7	1,08	39,3
0,05	1,3	0,31	8,5	0,57	16,9	0,83	27,2	1,09	39,9
0,06	1,6	0,32	8,8	0,58	17,2	0,84	27,6	1,10	40,4
0,07	1,9	0,33	9,1	0,59	17,6	0,85	28,1	1,11	41,0
0,08	2,1	0,34	9,3	0,60	18,0	0,86	28,5	1,12	41,5
0,09	2,4	0,35	9,7	0,61	18,4	0,87	29,0	1,13	42,0
0,10	2,7	0,36	10,0	0,62	18,7	0,88	29,4	1,14	42,6
0,11	2,9	0,37	10,3	0,63	19,1	0,89	29,9	1,15	43,2
0,12	3,2	0,38	10,6	0,64	19,5	0,90	30,4	1,16	43,7
0,13	3,5	0,39	10,9	0,65	19,8	0,91	30,8	1,17	44,3
0,14	3,7	0,40	11,2	0,66	20,2	0,92	31,3	1,18	44,8
0,15	4,0	0,41	11,5	0,67	20,6	0,93	31,8	1,19	45,4
0,16	4,3	0,42	11,8	0,68	21,0	0,94	32,4	1,20	46,0
0,17	4,5	0,43	12,2	0,69	21,4	0,95	32,7	1,21	46,5
0,18	4,8	0,44	12,5	0,70	21,8	0,96	33,2	1,22	47,1
0,19	5,1	0,45	12,8	0,71	22,2	0,97	33,7	1,23	47,7
0,20	5,3	0,46	13,1	0,72	22,5	0,98	34,2	1,24	48,3
0,21	5,6	0,47	13,5	0,73	22,9	0,99	34,7	1,25	48,9
0,22	5,9	0,48	13,8	0,74	23,4	1,00	35,2	1,26	49,5
0,23	6,2	0,49	14,1	0,75	23,8	1,01	35,7	1,27	50,1
0,24	6,4	0,50	14,5	0,76	24,2	1,02	36,2	1,28	50,8
0,25	6,7	0,51	14,8	0,77	24,6	1,03	36,7	1,29	51,4

Продолжение

Концентрация, *моль*	Осмотическое давление, *атм*	Концентрация, *моль*	Осмотическое давление, *атм*	Концентрация, *моль*	Осмотическое давление, *атм*	Концентрация, *моль*	Осмотическое давление, *атм*	Концентрация, *моль*	Осмотическое давление, *атм*
1,30	52,0	1,61	76,0	1,92	107,7	2,23	152,0	2,54	211,8
1,31	52,7	1,62	76,9	1,93	108,9	2,24	153,7	2,55	214,0
1,32	53,4	1,63	77,8	1,94	110,1	2,25	155,4	2,56	216,3
1,33	54,0	1,64	78,7	1,95	111,3	2,26	157,1	2,57	218,6
1,34	54,7	1,65	79,7	1,96	112,5	2,27	158,8	2,58	220,9
1,35	55,4	1,66	80,6	1,97	113,7	2,28	160,6	2,59	223,3
1,36	56,1	1,67	81,5	1,98	114,9	2,29	162,4	2,60	225,6
1,37	56,8	1,68	82,5	1,99	116,2	2,30	164,2	2,61	228,1
1,38	57,5	1,69	83,5	2,00	117,5	2,31	166,0	2,62	230,5
1,39	58,2	1,70	84,4	2,01	118,8	2,32	167,8	2,63	233,0
1,40	58,9	1,71	85,4	2,02	120,1	2,33	169,6	2,64	235,5
1,41	59,7	1,72	86,4	2,03	121,4	2,34	171,5	2,65	238,0
1,42	60,4	1,73	87,4	2,04	122,8	2,35	173,3	2,66	240,6
1,43	61,1	1,74	88,4	2,05	124,2	2,36	175,2	2,67	243,2
1,44	61,9	1,75	89,4	2,06	125,6	2,37	177,1	2,68	245,8
1,45	62,7	1,76	90,4	2,07	127,0	2,38	179,0	2,69	248,4
1,46	63,4	1,77	91,4	2,08	128,4	2,39	180,9	2,70	251,1
1,47	64,2	1,78	92,5	2,09	129,8	2,40	182,9	2,71	253,8
1,48	65,0	1,79	93,5	2,10	131,3	2,41	184,8	2,72	256,6
1,49	65,8	1,80	94,5	2,11	132,8	2,42	186,8	2,73	259,4
1,50	66,6	1,81	95,6	2,12	134,3	2,43	188,8	2,74	262,3
1,51	67,4	1,82	96,7	2,13	135,8	2,44	190,8	2,75	265,2
1,52	68,2	1,83	97,7	2,14	137,3	2,45	192,8	2,76	268,1
1,53	69,1	1,84	98,8	2,15	138,9	2,46	194,8	2,77	271,1
1,54	69,9	1,85	99,9	2,16	140,5	2,47	196,9	2,78	274,1
1,55	70,8	1,86	101,0	2,17	142,1	2,48	198,9	2,79	277,2
1,56	71,6	1,87	102,1	2,18	143,7	2,49	201,0	2,80	280,3
1,57	72,5	1,88	103,2	2,19	145,3	2,50	203,1	2,81	283,4
1,58	73,3	1,89	104,3	2,20	146,9	2,51	205,2		
1,59	74,2	1,90	105,5	2,21	148,6	2,52	207,4		
1,60	75,1	1,91	106,6	2,22	150,3	2,53	209,5		

Осмотическое давление растворов глюкозы

Концентрация, *моль*	Осмотическое давление, *атм*	Концентрация, *моль*	Осмотическое давление, *атм*	Концентрация, *моль*	Осмотическое давление, *атм*	Концентрация, *моль*	Осмотическое давление, *атм*
0,10	2,50	0,20	5,18	0,30	7,70	0,40	10,31
0,15	3,80	0,25	6,40	0,35	9,00	0,45	11,59

Продолжение

Концентрация, *моль*	Осмотическое давление, *атм*	Концентрация, *моль*	Осмотическое давление, *атм*	Концентрация, *моль*	Осмотическое давление, *моль*	Концентрация, *моль*	Осмотическое давление, *атм*
0,50	12,90	0,70	18,09	0,90	24,12	1,22	34,80
0,55	14,19	0,75	19,41	1,00	26,19	1,30	37,70
0,60	15,48	0,80	20,80	1,06	28,02	1,38	41,20
0,65	16,77	0,85	22,35	1,44	31,80	1,47	45,00

Приготовление растворов

Молярный раствор сахарозы (342,2 *г* в *л*) разливают в пробирки по 10, 9, 8, 7 и т. д. *мл* и, дополняя их водой до 10 *мл*, получают ряд растворов с концентрацией 1,0; 0,9; 0,8; 0,7 и т. д.

Расчет производят по следующей формуле:

$$P = RTic,$$

где P — искомая величина сосущей силы, *кн/м*^{2}; R — газовая постоянная 0,832; T — абсолютная температура в °К (температура в °С +273,15); c — найденная изотоническая концентрация, *моль*; i — изотонический коэффициент, т. е. показатель относительной осмотической силы раствора в сравнении с сахарозой, осмотическая сила которой принята за 1.

Для NaCl изотонический коэффициент составляет 1,5.

В качестве плазмолитиков используют NaCl, KNO_3, чаще всего маннит, а также полимерные материалы, которые индифферентны по отношению к живой протоплазме. Среди них выделяется полиэтиленоксид, получивший за рубежом торговое название «Лютроль» или «Карбовакс». Состояние плазмолиза с этими реактивами наступает медленнее, поэтому время всех обработок надо удваивать.

Наблюдение за плазмолизом удобнее вести в фазовом контрасте.

ТРАНСПИРАЦИЯ

Интенсивность транспирации у растений на свету выше, чем в тени (соответственно 0,23—0,27 и 0,10—0,13 *мг/дм*^{2} · *сек* или 830—980 и 360—480 *мг/дм*^{2} · *час*). С увеличением скорости ветра (до 6—8 *м/сек*) транспирация усиливается, при дальнейшем увеличении она остается примерно одинаковой. У растений, постоянно подвергающихся действию ветра, вырабатывается способность закрывать устьица при сильном ветре.

Расходование воды растениями за вегетационный период очень велико. При этом 98% поглощенной воды вновь испаряется вследствие транспирации. Одно растение за вегетационный период расходует в среднем такое количество воды:

Транспирационные коэффициенты растений

Бобы конские	595	Просо	200—300
Горох	270—800	Пшеница озимая	450—600
Гречиха	500—600	Пшеница яровая	338—513
Картофель	300—636	Рис	500—800
Клевер красный	310—900	Рожь озимая	500—800
Конопля	600—800	Свекла кормовая	734
Кукуруза	250—400	Свекла сахарная	340—450
Лен	400—905	Сорго	280—370
Люцерна	844	Томат	570
Могар	302	Тыква	700
Нут	490	Хлопчатник	300—600
Овес	376—800	Чечевица	595
Подсолнечник	500—600	Ячмень яровой	310—534

Пределы колебаний транспирационного коэффициента для отдельных групп растений

Лиственные породы деревьев	400—600
Овощные культуры	500—800
Травы	700—900

Влияние ширины устьичной щели на отношение кутикулярной транспирации к устьичной

Ширина устьичной щели, *мкм*	Интенсивность транспирации, *мг/сек · м²*	Устьичная транспирация, *мг/сек · м²*	Кутикулярная транспирация, % от устьичной
1,1	12,4	11,4	8,7
0,65	10,2	9,2	10,8
0,35	8,0	7,0	14,3
0,1	6,0	5,0	20,0

Определение транспирации

Весовые методы

1. Сосуды с растениями поливают по весу. Одновременно учитывают потерю воды такими же сосудами без растений. Отношение количества воды, испаренной за вегетационный период, к сухому весу растений дает *транспирационный коэффициент*.

2. Срезанные ветки, стебли и листья быстро взвешивают, а затем в течение 10—20 *мин* сохраняют при тех же условиях, в каких они находились до срезания, и вновь взвешивают. Потерю веса за единицу времени относят на единицу поверхности или сухого вещества растения (интенсивность транспирации). Иногда срезы перед первым взвешиванием парафинируют, чтобы ограничить потерю воды через срез.

Расход воды, *г* на 1 *г* надземной массы за сутки

Культурные растения		Сорняки	
Картофель	0,46	Гусиная лапка	0,83
Конские бобы	0,47	Бодяк	0,87
Горох пищевой	0,76	Горчица полевая	1,67
Турнепс	0,91	Буквица болотная	1,67
Горох кормовой	1,03	Горец почечуйный	2,38
Пшеница	1,30	Ромашка непахучая	2,78
Ячмень	1,67	Ярутка полевая	3,33
Овес	1,94	Шпергель	4,00

3. Лист помещается в камеру, через которую пропускают воздух со скоростью 1,5—5 *см³/сек* (5—15 *дм³/час*). На выходе воздух проходит через два последовательно соединенных поглотителя с гранулированным безводным $CaCl_2$. Поглотители взвешивают до и после опыта. Параллельно такое же количество воздуха пропускают через камеру без листа (контроль). Количество воды, испаренной 1 *дм²* поверхности листа за единицу времени, называется *интенсивностью транспирации*.

Вместо поглотителей на входе и выходе можно устанавливать приборы непрерывной регистрации влажности воздуха (гигрометры, газоанализаторы и пр.).

Вода, выделяемая листом, также конденсируется в приемниках, охлажденных до температуры 0 ÷ —5° С, которые взвешиваются в начале и после опыта.

Хлоркобальтовый метод

Полоски фильтровальной бумаги, намоченные в 5%-ном растворе $CoCl_2 \cdot 6H_2O$ и высушенные до голубого цвета в горячем воздухе (можно хранить в герметическом сосуде над безводным $CaCl_2$), прикладывают к листу, прижимая стеклянными пластинками и зажимом. Порозовение бумаги наступает тем скорее, чем интенсивнее транспирация.

Потометрический метод

Целые растения корнями или срезанные части растений нижним срезом помещают в потометры, где точно учитывается количество поглощенной воды, а испарение поверхностью раствора исключается (рис. 46).

Определение кутикулярной транспирации

Для определения испарения через кутикулу надо из суммарной транспирации исключить устьичную. Сначала у растений измеряют общую транспирацию, затем вызывают завядание прекращением подачи воды, повышением осмотической концентрации раствора или высушиванием воздуха (причем растения закрывают устьица) и продолжают измерения транспирации. Например, у листьев при 28° С и относительной влажности воздуха 40—45% испарение проходит через устьица и кутикулу, а после завядания только через кутикулу. Этот момент определяется переломом кривой на графике интенсивности транспирации, из которого вычисляют интенсивность кутикулярной транспирации по отношению к общей.

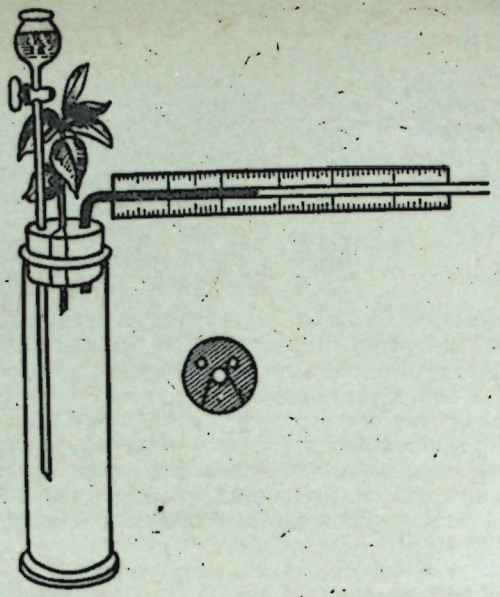


Рис. 46. Потометр.

Методы определения завядания

Определение «потери завядания» по А. Арланду

Срезанные в опыте растения погружают срезами в расплавленный парафин, окрашенный суданом красным, взвешивают и помещают для свободного испарения в те же условия, при которых они находились до срезания, и снова взвешивают. «Потеря завядания» выражается в граммах воды, испарившейся из 100 *г* свежей ткани за 30 *мин*. Чем меньше величина «потери завядания», тем больше условия произрастания соответствуют требованиям растений.

Определение способности растительных тканей переносить обезвоживание по П. А. Генкелю

Из листьев пробочным сверлом вырезают высечки диаметром около 2 *см* и помещают их в эксикатор над серной кислотой (разбавление 1 : 1). Через 2—3 *час* изготовляют срезы, опускают их в плазмолитик (15—20%-ная сахароза) и определяют среднее число живых плазмолизированных клеток на единицу площади (поле зрения микроскопа). При необходимости срезы можно окрашивать нейтральным красным, что позволяет легче обнаруживать плазмолиз. Высушивая высечки, определяют степень обезвоживания. При этом нужно брать не менее 20 высечек.

Стойкость против завядания и водоудерживающая способность листьев по Г. Н. Еремееву

Листовые пластинки без черешков нанизывают на нитку, протягивая ее через верхнюю часть листка, справа от жилки; определяют исходный вес и свободно развешивают в лаборатории для завядания. Через 1—2 суток связки взвешивают, опускают в воду для восстановления тургора, при этом поврежденные и мертвые ткани буреют. Подсчитывают число и процент здоровых листьев, затем их сушат при температуре 105° С до постоянного веса. Вычисляют количество воды до и после завядания.

Водоудерживающую способность листьев определяют еще как количество воды, остающейся в листьях при подвяливании в течение двух часов; выражают в процентах к исходному содержанию.

Водопоглощающая способность — количество воды, содержащейся в листе после 24 *час* набухания; выражают в процентах к исходному содержанию воды.

При завядании в растениях усиливаются гидролитические процессы, относительно повышается содержание растворимых углеводов за счет осахаривания крахмала при снижении общего количества углеводов; усиливается общее и особенно непродуктивное дыхание; снижается интенсивность фотосинтеза; ухудшается передвижение ассимилятов из вегетативных органов в семена; возрастает дезаминирование аминокислот, сопровождающееся накоплением амидов кислот и свободного аммиака; происходит декарбоксилирование органических кислот (депрессия фотосинтеза) и иногда выделение в воздух CO в процессе нарушенного фотосинтеза.

Доступность почвенной влаги для растений

Вода в почве обладает различной подвижностью и доступностью для растений. Вода, которая свободно передвигается в порах почвы под силой тяжести (гравитационная), а также капиллярная вода, задерживающаяся в порах, хорошо используются растениями.

Пленочная влага, обволакивающая минеральные частицы, и имбибиционная вода, входящая в состав почвенных коллоидов, удерживаются с большой силой и растениям почти не доступны.

Определение коэффициента завядания по В. А. Новикову

Влажность навески почвы в стакане доводят до 80% от полной влагоемкости, высевают 10 зерен овса определенного веса. Поверхность почвы прикрывают ватой во избежание излишнего испарения. После появления первых признаков завядания стакан с почвой и растениями взвешивают, от найденной величины отнимают вес семян и вес абсолютно сухой почвы. Подсчитывают величину, которая приходится на 100 *г*; она и является коэффициентом завядания.

Эмпирическая формула для определения коэффициента завядания:

$$K = \frac{\text{Полная влагоемкость} - 21}{2{,}9} \text{ на } 100\ г \text{ почвы.}$$

Полная влагоемкость вводится в формулу в граммах на 100 *г* почвы.

РАЗДЕЛ IX

МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

Питание растений является исключительно важной составной частью обмена веществ в растительном организме, поскольку оно определяет направленность биохимических превращений веществ, рост, развитие, продуктивность растений и качество урожая.

Питание растений самым тесным образом связано с активностью почвенной микрофлоры, которая минерализует органические остатки, переводя имеющиеся в них элементы в доступную для растений форму путем сложных превращений азота, серы, железа, марганца и других веществ, что определяет их подвижность и пригодность для растений.

Условия минерального питания растений регулируются путем внесения органических и минеральных удобрений в почву, внекорневых подкормок, чередования культур, а также путем системы агротехнических мероприятий.

Словарь

Азотные или азотистые удобрения — минеральные и органические соединения, содержащие азот в различной форме. По форме азота они делятся на: *нитратные*, содержащие азот в форме NO_3 (например, селитры — калиевая, кальциевая и натриевая); *аммиачные*, содержащие азот в форме NH_3 (например, сульфат аммония, хлористый аммоний); *амидные*, содержащие азот в форме амидогруппы NH_2 (например, мочевина, цианамид кальция); *комбинированные*, содержащие одновременно азот в различных формах (например, нитрат аммония, сульфат-нитрат аммония); *азотно-органические*, содержащие азот в форме органических соединений (например, гумат аммония).

Азотобактерин, азотоген — препарат свободно живущих азотфиксирующих бактерий, который вносят в почву как бактериальное удобрение. Бактерии, размножаясь в почве, связывают свободный азот воздуха и делают его доступным для растений. Применяется для удобрения всех культур, кроме бобовых.

Аккумуляция, накопление — поступление веществ в клетку, ткань и орган с малым содержанием этого вещества против градиента концентрации; требует затраты энергии.

Аммиакаты — растворы нитрата аммония, нитрата кальция, мочевины и других азотсодержащих соединений в жидком аммиаке. Азотсодержащие соединения снижают давление паров жидкого аммиака, чем облегчают его транспортировку и внесение в почву.

Антагонизм ионов — снижение одними катионами ядовитого эффекта других, обусловленного их взаимодействием с коллоидами протоплазмы; например, чистые растворы NaCl или $CaCl_2$ ядовиты для растений, а раствор, содержащий обе соли, почти безвреден, так как в нем происходит взаимное уравновешивание действия одно- и двухвалентных ионов.

Антагонизм ионов физиологический наблюдается между алюминием и фосфором, фосфором и железом, кальцием и железом, калием и магнием и пр. Суть его такова: первые осаждают вторые в тканях и тем самым выводят их из сферы реакций обмена веществ; кроме того, происходит конкуренция за молекулы-носители при поступлении и передвижении веществ.

Бактериальные удобрения — препараты бактерий, которые вносятся в почву для повышения ее плодородия. Наиболее часто применяют азотобактерин, нитрагин и фосфоробактерин. К бактериальным удобрениям относится и навозное удобрение, потому что оно обогащает микрофлору грунта, и часть положительного влияния навоза связана именно с этим обстоятельством.

Вымывание, выщелачивание — потеря водорастворимого вещества клеткой, тканями или органами с более высокой концентрацией вещества в наружную среду вследствие проницаемости протоплазмы.

Зеленое удобрение, сидерация — метод обогащения почвы органическими веществами путем запашки специально выращенных для этого культур (обычно желтого или синего люпина, сераделлы, люцерны, гороха, клевера, гречихи, горчицы и пр.). Растения запахивают во время цветения или вскоре после него. Применяют чаще всего на песчаных почвах под озимые, картофель и корнеплоды.

Известкование почвы — внесение в почву известковых удобрений для понижения кислотности, улучшения физических свойств и улучшения питания растений кальцием. Нормы извести (мела, известняка, мергеля и пр.) рассчитывают, исходя из кислотности почвы.

Калийные удобрения подразделяют на: *сырые калийные соли* — размолотые природные водорастворимые калийные соли, главным образом сильвинит, каинит, карналлит; *концентрированные калийные удобрения* — продукты химической переработки сырых калийных солей (хлористый калий, сульфат калия и др.); калийные соли 40-, 30- и 20%-ные — смеси хлористого калия и сильвинита.

Компост — сборное удобрение, состоящее из веществ, образовавшихся при разложении растительных, животных и хозяйственных отбросов в процессе компостирования, и веществ, которые поглощают полезные продукты разложения и предохраняют их от потерь. Для этой цели применяют различные природные адсорбенты: торф, бурый уголь, почву и пр.

Лиотропные ряды — катионы и анионы, расположенные в два ряда в порядке уменьшения их способности осаждать белки из раствора:

$$Cs^{\cdot} > Rb^{\cdot} > K^{\cdot} > Na^{\cdot} > Li^{\cdot} > Ba^{\cdot\cdot} > Sr^{\cdot\cdot} > Ca^{\cdot\cdot} > Mg^{\cdot\cdot};$$

$$SO_4'' > Cl' > Br' > No_3' > I' > CNS'.$$

Листовая диагностика — определение потребности растений в элементах питания по общему химическому анализу листьев или сока и вытяжек из тканей или по реакциям на срезах.

Микориза — грибокорень, совокупность окончаний корней высших растений и мицелия гриба, находящихся в симбиозе. Наиболее распространенный тип взаимоотношений между зеленым растением и микоризным грибом заключается в том, что гриб получает от высшего растения безазотистые органические вещества, а высшее растение — при посредстве гриба из почвы воду, минеральные соли и, по-видимому, азотистые вещества перегноя. Различают *эктотрофную* (наружную) микоризу, при

которой гифы гриба оплетают снаружи молодые корешки и проникают только в межклетники первичной коры, и *эндотрофную* микоризу, при которой гифы проникают и внутрь клеток.

Нитрификация — процесс окисления аммиака в азотную кислоту через промежуточную стадию азотистой кислоты, осуществляемый нитрифицирующими бактериями; энергия, освобождающаяся при этом, используется бактериями для поддержания процессов их жизнедеятельности, в том числе для усвоения углекислоты (хемосинтез); нитрификация играет большую роль в повышении плодородия почвы.

Органо-минеральные удобрения — удобрения, полученные путем химической обработки органических веществ (торфа, бурых углей) аммиаком, азотной или фосфорной кислотой. К ним относятся гуматы, гумоаммофосы, нитрогуматы, а также смеси органических и минеральных удобрений, часто компостированные или приготовленные в виде гранул. Одновременное применение органических и минеральных удобрений значительно повышает эффективность минеральных.

Поглощение и поступление веществ — проникновение вещества в какую-либо растительную клетку, ткань или орган при помощи любого механизма.

Последействие удобрений — влияние удобрений на урожай в последующие годы после внесения. Обычно с удобрениями в почву вносят больше питательных веществ, чем их потребляют растения в первый год. Неиспользованная часть питательных веществ входит в почвенный запас и постепенно поглощается последующими культурами. Последействие удобрений более заметно выражено при применении труднорастворимых удобрений.

Псевдоантагонизм между питательными элементами— явление, заключающееся в том, что с усилением роста под влиянием одного элемента могут наблюдаться симптомы голодания по отношению к другим питательным элементам.

Реутилизация — повторное использование растением одного и того же вещества; например, перед листопадом значительная часть калия, фосфора, азота и некоторых других элементов отводится из листьев в стебель, а затем вновь используется при росте молодых частей растения.

Сподограмма — «картина золы». Срез ткани осторожно озоляют, но так, чтобы зола сохранила свою структуру. Под микроскопом наблюдают отдельные кристаллические образования (кремневый скелет, цистолиты, оксалаты и т. д.).

Уравновешенные растворы — растворы, в которых соотношение солей подобрано таким образом, что односторонний вынос отдельных анионов и катионов компенсируется остающимися в растворе слабо усвояемыми ионами. Уравновешивание достигается путем использования явления антагонизма ионов, сбалансирования физиологически кислых и щелочных солей и введения в раствор многовалентных анионов, например фосфатов, обеспечивающих буферность раствора.

Физиологически кислые соли и удобрения — вещества, у которых катион поглощается быстрее и в большем количестве, чем анион; вследствие этого реакция раствора или почвы сдвигается в кислую сторону. KCl, K_2SO_4, $(NH_4)_2SO_4$, калийные соли, каинит, карналлит, сульфат аммония и др.— физиологически кислые соли.

Физиологические щелочные соли и удобрения — соединения, у которых анион поглощается быстрее и в большем количестве, чем катион; благодаря этому реакция раствора или почвы сдвигается в щелочную сторону. $NaNO_3$, $Ca(NO_3)_2$ — физиологически щелочные соли.

Хелаты (комплексоны, комплексообразователи) — вещества, образующие с металлом комплексную соль, в которой он закреплен по всем валентностям и пространственно находится внутри молекулы, так что его возможности вступления в реакцию снижаются. Многие биополимеры, сложные органические кислоты, гумусовые вещества являются хелатами. Железо при высоких значениях pH и другие металлы доступны растениям в форме хелатов и в таком виде поступают и передвигаются в растениях. Примеры хелатов: этилендиаминотетрауксусная кислота (ее натриевая соль называется трилон-Б), 8-гидроксихинолин, диэтилентриаминопентауксусная кислота, циклогексан-*транс*-1, 2-диаминотетрауксусная кислота.

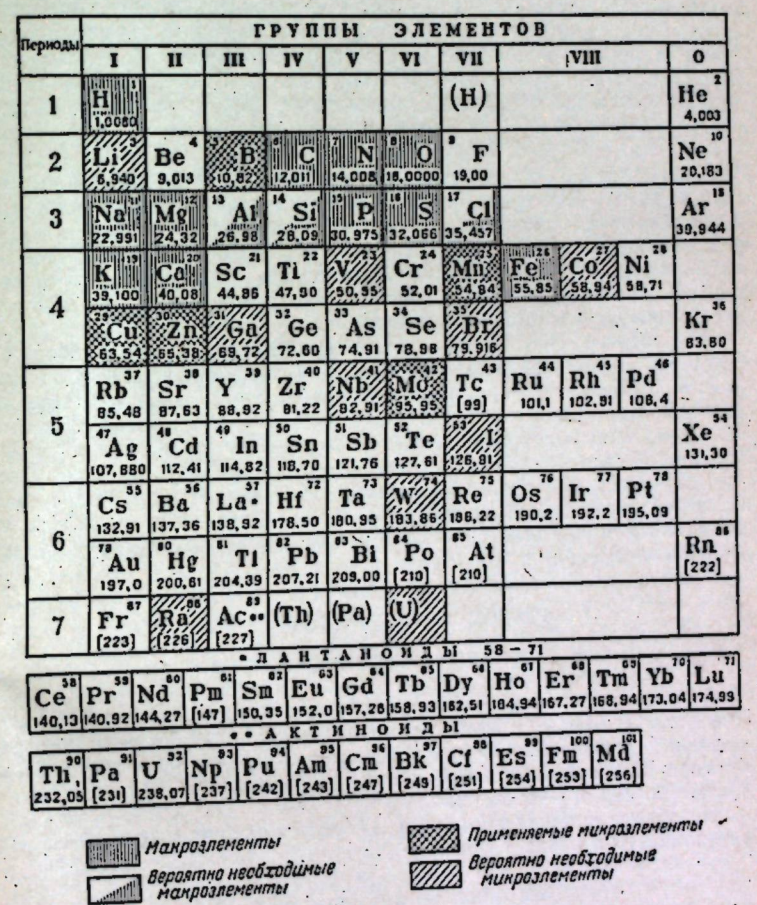


Рис. 47. Элементы питания растений в таблице Д. И. Менделеева (по Вольфковичу).

Физиологическая роль элементов питания

МАКРОЭЛЕМЕНТЫ

Азот — один из главных органогенов; входит в состав нуклеиновых кислот, аминокислот и, следовательно, является необходимой составной частью белков; кроме того, азот входит в состав индольных соединений (ростовых веществ), азотистых оснований — алкалоидов, многих витаминов и ферментов, хлорофилла и т. д. Усваивается растением в виде анионов NO_3^- и NO_2^-, катиона NH_4^+, а также в форме аминокислот и других органических соединений.

Первичные превращения поглощенных из почвы соединений азота осуществляется уже в корнях — синтез аминокислот, амидов, полипептидов, белка, алкалоидов и др. Образование аминокислот происходит также в листьях в процессе фотосинтеза. Особенность белковых веществ состоит в постоянном обновлении, распаде и новом синтезе молекул. Этим вызвано непрерывное перемещение азота в растениях. Азота часто не хватает в почве, поэтому растения расходуют его очень экономно. Запасной формой азота, освобождающегося при распаде белка, у большинства растений является аспарагиновая и глутаминовая кислоты и их амиды. У так называемых уреидных растений (клены сахарный и ясенелистный, пеларгония, конский каштан, платан восточный, живокость лекарственная и др.) распад азотистых оснований происходит по тому же типу, что и у животных, завершаясь образованием уреидов; в связи с этим в качестве запасной формы азота в них накопляются аллантоиновая кислота и аллантоин.

Атмосферный азот высшим растениям недоступен; его фиксируют некоторые актиномицеты (в клубеньках ольхи), синезеленые водоросли (носток, анабена, анбозира, цилиндроспермум и др.), свободно живущие бактерии (группы азотобактера, клостридиум и др.) и клубеньковые бактерии, живущие в симбиозе с растениями семейства мотыльковых (различные расы ризобиума), а также некоторые грибы (почвенные дрожжи, *Pullularia*). Фиксированный этими организмами азот, количество которого иногда достигает 400 *кг/га*, при нитрификации переходит из аммонийной формы в нитратную. В процессе денитрификации освобождается молекулярный азот.

ОРГАНИЗМЫ, ФИКСИРУЮЩИЕ АЗОТ

Симбиотические азотфиксаторы

Бобовые растения и бактерии, живущие в корневых клубеньках: *Rhizobium meliloti* — в доннике, люцерне; *Rh. trifolii* — в клевере красном и клевере ползучем; *Rh. leguminosarum* — в горохе, душистом горошке, конских бобах; Rh. *phaseoli* — в фасоли; *Rh. japonicum* — в сое; *Rh. lupini* — в люпине.

Небобовые растения и бактерии, живущие в их корневых клубеньках: актиномицеты в ольхе и облепихе.

Несимбиотические азотфиксаторы

Синезеленые водоросли — *Anabaena, Anbosira, Colothrix parietina, Cylindrospermum, Nostoc muscorum, Tolypothrix* sp., *Mastigocladus laminosus, Aulosira fertilissima* и мн. др.

Дрожжи — *Rhodotorula* sp.;

Бактерии:

1. Аэробы — *Azotobacter vinelandii, Baijerinekia indica, Azotomonas insolita* и др.;

2. Факультативные анаэробы — *Aerobacter aerogenes, Bacillus polymyxa. Klebsiella* sp. и др.;

3. Анаэробы:

а) нефотосинтезирующие — *Clostridium pasteurianum, Desulfovibrio desulfuricans, Methanobacterium* sp. и т. д.

б) фотосинтезирующие — *Rhodospirillum rubrum, Chromatium* sp., *Chlorobium* sp., *Rhodomicrobium* sp. и т. д.

Фосфор входит в состав нуклеопротеидов, аденозинфосфатов и других фосфатов (все они обладают пирофосфатными связями, имеющими большой запас свободной энергии гидролиза). Фосфор образует также фосфорнокислые эфиры сахаров и других соединений, играющих очень важную роль в процессах дыхания и фотосинтеза (окислительное и фотосинтетическое фосфорилирование, синтез белков и сложных углеводов и т. д.). В растениях фосфор встречается только в форме высшего окисла — иона ортофосфорной кислоты $PO_4^{'''}$. Из почвы он поглощается не только в виде минеральных, но и органических соединений (фосфорных эфиров сахаров, кислот, спиртов). Благодаря кислым корневым выделениям, а также внеклеточным фосфатазам многие растения, особенно из семейства бобовых, способны усваивать труднорастворимые минеральные фосфаты почвы и вовлекать их в общий круговорот фосфора. Фосфор обладает очень высокой подвижностью внутри растения, прекрасно реутилизируется. Содержание его возрастает от старых частей растения к молодым (акропетальный градиент); особенно много фосфора в семенах и меристематических тканях (до 2% на сухое вещество).

Калий встречается в растениях в форме ионов, связанных непрочно с протоплазмой, частично в виде солей органических кислот. Благодаря высокой подвижности он почти полностью извлекается из живых тканей растений холодной водой. Вымывание калия осадками из листьев во время продолжительных ливней иногда приводит к появлению симптомов калийного голодания. Калий повышает оводненность протоплазмы, увеличивает ее водоудерживающую способность и проницаемость; положительно влияет на синтез полимерных соединений (белков, крахмала, жиров), хлорофилла, флавиновых пигментов; активирует процессы передвижения ассимилятов по растению и интенсивность фотосинтеза. В растениях он является антагонистом магния, но улучшает поступление и использование фосфора, азота, железа. Физиологическое действие калия нередко связывает с его радиоактивностью, которая составляет обычно более половины общей естественной радиоактивности растения. Калий легко усваивается из подвижных солей — хлоридов, сульфатов, карбонатов, нитратов и т. д., из адсорбированного на минеральных и органических носителях состояния, но почти не поступает из труднорастворимых алюмосиликатов почвы.

Магний входит в состав молекулы хлорофилла; он катализирует образование дифосфорных эфиров сахаров из монофосфатов, перемещение фосфорной кислоты от одного атома углерода к другому, активирует деятельность киназ, благодаря которым происходит отщепление фосфорной кислоты от АТФ и перенос ее на молекулы сахаров и их производных, аминокислот и других соединений с образованием эфиров и АДФ. Магний участвует также в активировании ферментов лимоннокислого цикла. В почве он встречается обычно в больших количествах и его

специально не вносят, хотя в этом иногда и возникает необходимость. Магний попадает в почву лишь в качестве сопутствующего вещества с некоторыми калийными удобрениями (калиймаг), доломитовым известняком и пр. Он обладает относительно высокой подвижностью в растениях и неплохо реутилизируется.

Сера входит в состав некоторых важнейших аминокислот (цистин, цистеин, метионин), связанных с окислительно-восстановительными превращениями; она образует макроэргическую тиоэфирную связь в молекуле коэнзима А, входит в состав специфичных эфирных масел, некоторых гликозидов, горчичных изотиоцианидов и т. д. Часть серы находится в растениях в виде аниона $SO_4^{''}$. Сера усваивается растениями в основном из сульфатов; возможно усвоение ее также в форме цистеина, глутатиона и метионина; сульфиты и сульфиды могут ассимилироваться лишь в ничтожном количестве при сильных разведениях. В более высоких концентрациях восстановленные формы серы токсичны для растений (при содержании выше 0,0006%). Недостаток серы в почве бывает очень редко; в больших количествах сера вносится с удобрениями (сульфаты аммония и калия, суперфосфат). Поглощенная корнями сера восстанавливается в корнях или листьях и входит в состав белков; после распада белков она окисляется до $SO_4^{''}$ и в такой форме передвигается в растениях; при синтезе — вновь происходит ее восстановление. Сера обладает высокой подвижностью, прекрасно реутилизируется в растениях. Восстановление и окисление серы связано с наличием нитратов и фотосинтетической деятельностью: при избытке нитратов задерживается ее восстановление, при хорошем освещении и недостатке CO_2 в воздухе оно усиливается.

Кальций встречается в растениях в ионной форме в виде солей щавелевой, угольной, фосфорной, серной кислот и пектина; он обнаружен в ядрах и микросомах (сферосомах), участвует в связывании нуклеотидов. Кальций снижает гидрофильность коллоидов и уровень оводненности протоплазмы, нейтрализует образующиеся в результате дыхания кислоты. Содержание кислот у некоторых видов растений (махорка, хлопчатник и др.) может достигать $^1/_3$—$^1/_2$ от всего количества сухих веществ. Органические кислоты, связанные кальцием ночью, днем могут вовлекаться в процесс фотосинтеза. Кальций уравновешивает взаимодействие ионов, участвует в формировании клеточных оболочек и хлорофиллоносного аппарата. Откладываясь в старых отмирающих частях растений, он препятствует их загниванию. Кальций очень плохо передвигается по растению и слабо реутилизируется, поэтому паразитирующие растения и привитые растения часто бедны Са.

Потребность растений в кальции удовлетворяется при известковании почвы. Чувствительность некоторых растений к избытку Са (кальцефобные растения) связана либо с вредным действием щелочной реакции почвы, либо с недоступностью или снижением поступления железа, марганца, фосфора, цинка, молибдена и других элементов. Распределение кальция по растению характеризуется базипетальным градиентом.

Кремний, безусловно, необходим диатомовым водорослям, но в жизни высших растений, где он хотя и накапливается в больших количествах и обеспечивает жесткость тканей (например, у злаков, хвощей и осок), особо важной роли в каких-либо биохимических процессах не играет. Являясь аналогом фосфорной кислоты, кремневая кислота улучшает использование фосфора.

Натрий, как и калий, встречается в форме ионов, связанных с протоплазмой. Натрий улучшает рост сахарной свеклы, хлопчатника, овса; имеет большое значение для растений засоленных почв; содержится во всех растениях в количествах от сотых долей грамма до 20 *г* на 1 *кг* сухого вещества. Возможно, что натрий способствует сохранению тургесценции клеток, поддерживая в них осмотическое давление.

Хлор, как было доказано, необходим для роста побегов и корней высших растений. Так, для ряски он нужен в концентрации не менее 50 *мкг/л*, для сахарной свеклы — 6 *мг-экв* на одно растение. К хлоролюбивым растениям относятся свекла, шпинат, редис, мангольд, сельдерей. Хлор ухудшает рост картофеля, бобов, огурцов, томатов, винограда, плодовых и ягодных растений. Полагают, что хлориды играют определенную роль в процессе выделения O_2 при нециклическом фотосинтетическом фосфорилировании.

МИКРОЭЛЕМЕНТЫ

Бор влияет на передвижение пластических веществ; он необходим для нормальной деятельности верхушечных меристем, синтеза фосфорных эфиров глюкозы и АТФ и для обеспечения корней кислородом. Бор активирует восстановительные ферменты дыхания (дегидразы) и противодействует необратимому окислению дыхательных хромогенов. Тесно связанный с минеральным питанием растений, он способствует поступлению Са и некоторых других веществ. Оптимальное соотношение Ca/B в сахарной свекле составляет 100; у табака — 200, у сои — 500. Некоторые грибы и водоросли не нуждаются в боре. Потребность растений в этом микроэлементе удовлетворяется за счет внесения борной кислоты и ее солей, а также отходов промышленности, содержащих бор, и удобрений, обогащенных бором.

Железо в соединении со специфическим белком образует основу ферментов цитохромной системы (цитохромы, цитохромоксидазы, цитохромпероксидаза, каталаза, пероксидазы) и катализирует биосинтез хлорофилла. В растениях железо сравнительно малоподвижно, его недостаток вызывает хлороз. Недоступность железа для растений обусловливается щелочной реакцией, взаимодействием с фосфорной кислотой и другими соединениями, выпадением в осадок под влиянием бактерий. Железное удобрение в таких случаях вносят в виде хелата, который не диссоциирует, сохраняется в почве в растворимой форме даже при щелочной реакции среды и легко доступен растениям.

Медь входит в простетические группы полифенолоксидаз, аскорбиноксидазы, лакказы, участвующих в темновых реакциях фотосинтеза и других процессах биосинтеза, она необходима для получения нормально развитых семян. Медь часто отсутствует на осушенных торфяниках, куда вносится в виде медного купороса, пиритных огарков. Обеспеченность растений медью важна для поступления и эффективности цинка, марганца, бора. В концентрациях выше 0,4 *мг/л* (0,00004%) медь способна отравлять высшие растения; для водорослей она токсична при еще более низких концентрациях.

Цинк входит в состав карбоангидразы и некоторых фосфатаз, эналаз и ферментов, расщепляющих полипептиды. Он повышает жаростойкость и засухоустойчивость, увеличивает иммунитет к болезням; необходим для роста плесневых грибов. Некоторые растения, называемые галмейными, предпочитают богатые цинком почвы (смолёвка *Silene inflata* S m.,

фиалка *Viola calamarina* L e j., минуарция весенняя *Alsine verna* W a h l b.).

Марганец содержится и поступает в растения в форме двухвалентного окисла; при иных степенях окисленности он недоступен растениям. Марганец влияет на активность пептидаз, фераз, фосфатаз, карбоксилаз и других десмолаз, способствует образованию перекисей, участвует в биосинтезе хлорофилла и ассимиляции азота. Наиболее важную роль марганец играет в регулировании процессов окисления и восстановления железа; оптимальное соотношение Mn/Fe составляет $^1/_2 — ^1/_3$. При избытке кальция поступление Mn снижается, при избытке калия — увеличивается. Недостаток марганца восполняется внесением отходов марганцеворудной промышленности (шламы) и основных удобрений, обогащенных марганцем. На кислых почвах иногда отмечается большой избыток подвижного марганца, оказывающего токсичное действие.

Молибден участвует в азотном и водном обмене растений. Особенно важную роль он играет в процессах связывания атмосферного азота, нитрификации и денитрификации, входя в состав нитратредуктазы, ксантиноксидазы (оба фермента флавиновой группы). Молибден улучшает кальциевое питание растений, развитие корневой системы, вносится в виде солей молибденовой кислоты и отходов; на кислых почвах недоступен для растений (нужно известкование).

Элементы минерального питания в растениях
(состав золы различных сельскохозяйственных растений в % на золу)

Растение	K_2O	Na_2O	CaO	MgO	Fe_2O_3	P_2O_5	SO_4	SiO_2	Cl
Семена									
Пшеница	30,2	0,6	3,5	13,2	0,6	47,9	—	0,7	—
Кукуруза	29,8	1,1	2,2	15,5	0,8	46,6	0,8	2,1	0,9
Клевер	35,3	0,9	6,4	12,9	1,7	37,9	2,4	1,3	1,2
Лен	26,7	2,2	9,6	15,8	1,1	42,5	—	0,9	—
Фасоль	41,5	1,1	5,0	7,1	0,5	38,9	3,4	0,6	1,8
Стебли и листья									
Пшеница	13,6	1,4	5,8	2,5	0,6	4,8	—	67,5	—
Кукуруза	27,2	0,8	5,7	11,4	0,8	9,1	—	40,2	—
Клевер	27,2	0,8	29,3	8,3	0,6	10,7	—	6,2	—
Лен	34,1	4,4	24,8	15,0	3,7	6,2	—	6,7	—
Гречиха	46,6	2,2	18,4	3,6	—	11,2	—	5,5	—
Клубни и корни									
Картофель	60,0	3,0	2,6	4,9	1,1	16,9	6,5	2,1	3,4
Сахарная свекла	53,1	8,9	6,1	7,9	1,1	12,2	4,2	2,3	4,8
Турнепс	45,4	9,8	10,6	3,7	0,8	12,7	—	1,8	5,0

ВНЕКОРНЕВАЯ ПОДКОРМКА РАСТЕНИЙ МИКРОЭЛЕМЕНТАМИ

Внекорневая подкормка растений микроэлементами осуществляется путем опрыскивания растений в период максимального развития листьев, бутонизации и цветения. Приведем примерные концентрации растворов в процентах:

Борная кислота (H_3BO_3)	0,03—0,05
Сернокислый цинк ($ZnSO_4$)	0,03—0,05
Марганцевокислый калий ($KMnO_4$)	0,06—0,1
Медный купорос ($CuSO_4$)	0,02—0,05
Молибденовокислый аммоний ($(NH_4)_2MoO_4$)	0,06—0,1
Сернокислый никель ($NiSO_4$)	0,001—0,002

В зависимости от культуры применяют 50—200 *л* раствора на гектар. Внекорневую подкормку микроэлементами можно успешно сочетать с обработкой посевов инсектофунгицидами, вводя соответствующие микроэлементы в растворы ядохимикатов.

ВЛИЯНИЕ КИСЛОТНОСТИ СРЕДЫ НА УСВОЯЕМОСТЬ РАСТЕНИЕМ ПИТАТЕЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ

Влияние pH на поступление веществ связано отчасти с различной растворимостью CO_2. Избыточное количество углекислоты (выше 2—3%) в растворе угнетает поглощение катионов в порядке $K^{\cdot} > NH_4^{\cdot} > Fe^{\cdot\cdot\cdot} > Ca^{\cdot\cdot} > Mg^{\cdot\cdot}$.

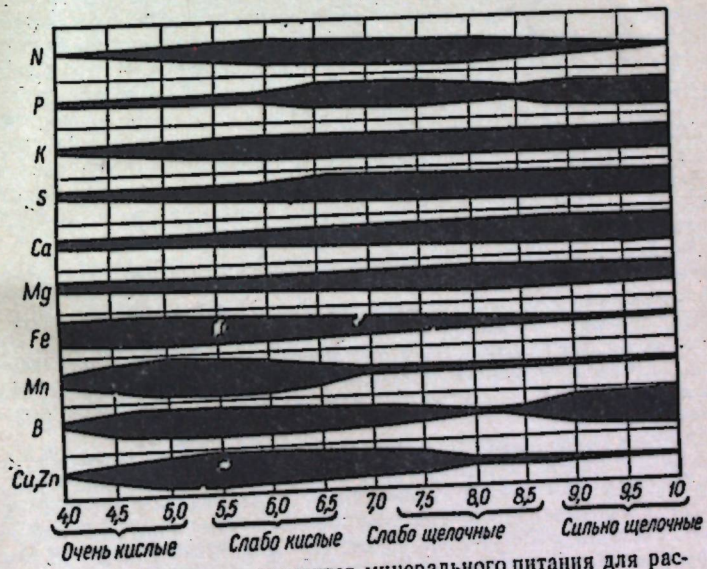


Рис. 48. Доступность элементов минерального питания для растений при различных реакциях почвенного раствора (по Труогу).

Железо и некоторые микроэлементы при высоком pH могут фиксироваться почвой или под влиянием микроорганизмов превращаться в неусвояемые растениями соединения, что вызывает хлороз и снижение урожая. Внесение хелатов — комплексных органических соединений соответствующих металлов устраняет недостаточность. Препараты готовят смешиванием солей железа, цинка, меди и других элементов с этилендиаминотетраацетатом (ЭДТА или трилон-Б) для кислых почв, или с этилендиаминокситриацетатом (ЭДОТА) — для щелочных. Хелаты вносятся под плодовые деревья из расчета по 100—200 *г* на дерево.

Физиология питания растений

Существует ряд гипотез о поступлении питательных веществ в растительную клетку, основанных на закономерностях диффузии и осмоса, электрохимических, адсорбционно-кинетических и других явлениях. По традиции клетку нередко рассматривают как осмотическую систему, протоплазму — как полупроницаемую перепонку, а поступление веществ — как переход из внешнего раствора через протоплазму в клеточный сок вакуоли, тогда как для осуществления жизнедеятельности важно только поступление внутрь протоплазмы (рис. 49).

По-видимому, в растительной клетке одновременно действует несколько сопряженных между собой механизмов поступления веществ.

Первоначальные теории строились на представлении о поглощении воды вместе с растворенными в ней веществами. Согласно ультрафильтрационной теории внешний слой протоплазмы представляет собой мембрану с мелкими ультрапорами, через которые вещества проникают внутрь клетки. Липоидная теория рассматривает протоплазменную мембрану как сочетание гидрофильных и липофильных участков; от соотношения между ними зависит поступление веществ. Соотношение между концентрациями в наружном и внутриклеточном пространстве нередко описывают при помощи доннановых равновесий. Отдельные закономерности поступления внешне соответствуют этим теориям, однако, на самом деле, процесс поступления значительно сложнее. Очень часто движение ионов происходит против градиента их концентрации: одни ионы и молекулы предпочитаются другим. В большинстве случаев поступление ионов только в краткосрочных опытах описывается кинетическими уравнениями диффузии. Более длительные процессы подчиняются биологическим закономерностям.

Согласно адсорбционной теории процесс поглощения происходит в два этапа: на первом из них происходит поглощение ионов и молекул на поверхности протопласта, затем они обмениваются с ионами, которые выделяются протоплазмой (больше всего, ионы водорода и бикарбоната), и входят в связь с соответствующими белками-носителями или другими компонентами протоплазмы. Поскольку носители могут быть одинаковыми для подобных ионов, между ними возникают отношения конкуренции.

Анионы поглощаются растениями против градиента электростатического потенциала, что требует затрат энергии. Часть дыхания, которая обеспечивает поступление анионов, получила название анионного дыхания. Катионы поступают без сопротивления электрических сил, и на их поглощение, очевидно, затрачивается значительно меньше энергии. Теория анионного дыхания также не дает объяснения некоторым явлениям.

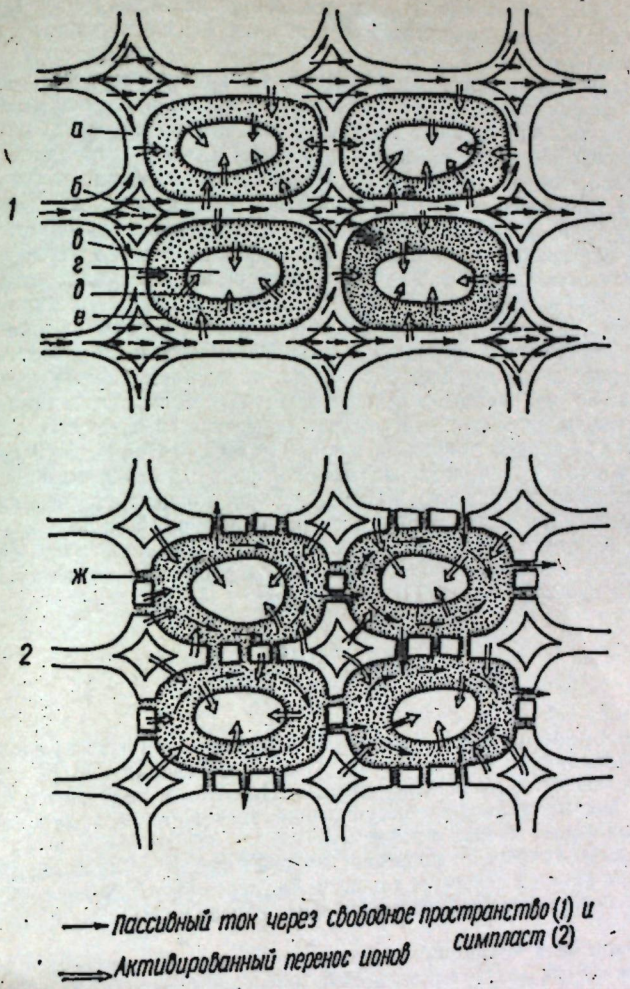


Рис. 49. Схема переноса веществ через свободное пространство (*1*); *2* — схема переноса ионов через симпласт:
а — клеточная оболочка; *б* — межклеточник; *в* — цитоплазма; *г* — вакуоль; *д* — тонопласт; *е* — плазмалемма; *ж* — плазмодесма.

Для поглощения крупных органических молекул, а также капелек наружного раствора служит механизм пиноцитоза, т. е. образования на внутренней стороне протоплазмы впячиваний, пиноцитозных пузырьков, которые отшнуровываются от наружной поверхности, входят в толщу протоплазмы и там перевариваются. Одновременно в одной растительной клетке может существовать до 100 тыс. таких пузырьков.

Ни один из существующих теоретических механизмов полностью не объясняет процесса поступления. По-видимому, клетка использует

одновременно свойства проницаемости, обменную адсорбцию, электростатические силы, пиноцитоз и другие способы поглощения веществ из наружной среды.

На первом этапе поступление происходит в *свободное пространство* или *кажущееся свободное пространство*, представляющее собой часть объема клетки или ткани, в которую ионы или молекулы проникают путем свободной диффузии до тех пор, пока их концентрация в этом пространстве не уравновесится с концентрацией во внешнем растворе (рис. 49). При перенесении корней или иных тканей из солевого раствора на воду происходит экзодиффузия ионов до установления нового равновесия или полного их удаления, если взято достаточно много воды. Насыщение кажущегося свободного пространства или удаление солей из него происходит за 30—60 *мин*. Кажущееся свободное пространство у большинства тканей равно 8—10% от общего объема ткани и локализовано вне протопласта, вероятно, в целлюлозных оболочках клеток и в заполненных водой межклетниках. Часто приводятся данные порядка 20—25%, но они завышены вследствие методических погрешностей.

Кажущееся свободное пространство определяется следующим образом. Навеска корней, тонких дисков из клубней картофеля или корнеплодов моркови, свеклы и другие ткани погружаются на 60 *мин* в раствор нейтральной соли (например, KH_2PO_4, KCl при концентрациях порядка 0,005—0,025-м.), затем тщательно обсушиваются мягкой фильтровальной бумагой и погружаются на 60 *мин* в дистиллированную воду. После определения количества выделенных ионов рассчитывают кажущееся свободное пространство (КСП) по формуле

$$КСП = \frac{m \cdot 100}{C},$$

где m — количество ионов в *мкг-экв*, выделившееся за 1 *час* из 1 *г* сырого вещества ткани (или 1 $см^3$ ее объема), C — концентрация раствора, в котором происходило насыщение, *мг-экв/л*. При этом и получаются завышенные данные, поскольку обсушивание тканей бумагой не удаляет наружной водной пленки с ионами.

Кажущееся свободное пространство делят на *водное свободное пространство*, в котором действует только диффузия, и *доннановское свободное пространство*, в котором участвуют еще процессы адсорбции и ионного обмена.

Поглощенные корневыми волосками и плоскими эпидермальными клетками ионы и молекулы вследствие движения протоплазмы постепенно переносятся на внутреннюю сторону клетки и эксорбируются в клетки коры, паренхимы и, наконец, в ксилемные проводящие пути. В принципе передвижение ионов и молекул питательных веществ от клетки к клетке может происходить и без воды, но по неживым элементам ксилемы они переносятся с током поступающей воды. Передвижение поглощенных веществ через несколько рядов живых клеток происходит сравнительно медленно. Если эти ткани удалить, оставив лишь сосуды ксилемы, поступление ионов в надземную часть значительно ускоряется. Однако во время такого передвижения многие вещества метаболизируются и в ксилемный сок попадают уже в виде нужных растению соединений (рис. 50).

Растения хорошо поглощают растворенные в воде ионы и молекулы минеральных и органических веществ, они способны также к поглощению адсорбированных почвенными коллоидами и другими адсорбентами

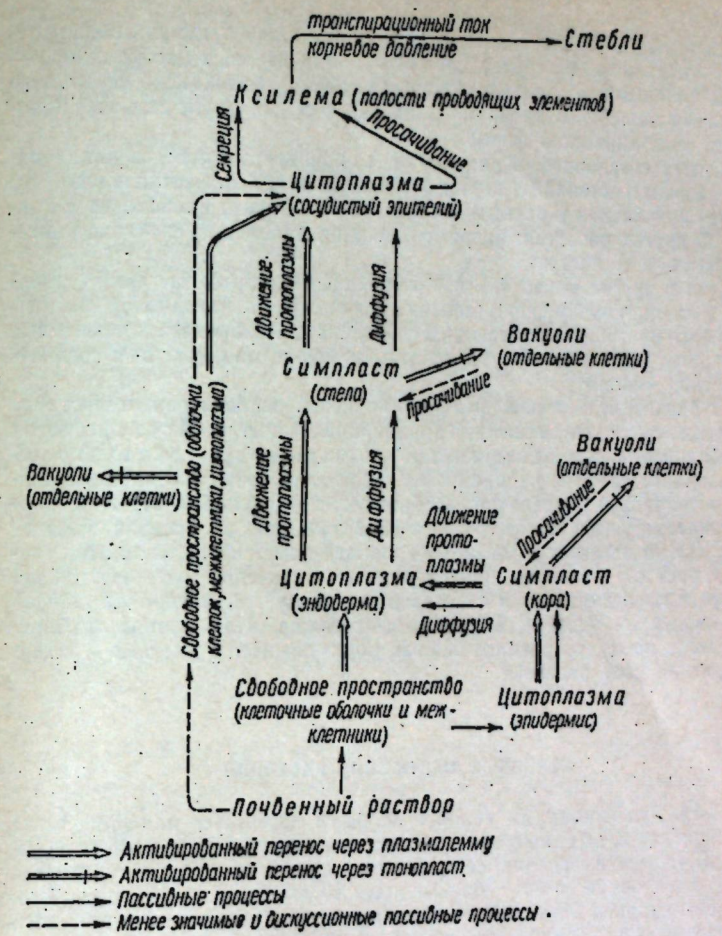


Рис. 50. Схема общих процессов переноса ионов через ткани корня (по Оберлендеру).

веществ, металлов в форме хелатов и, наконец, с помощью кислых корневых выделений растворять и повышать подвижность труднодоступных минералов.

СИНТЕТИЧЕСКАЯ ФУНКЦИЯ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

Корневая система растений представляет собой не только орган поглощения воды, минеральных веществ и механического закрепления растений в почве, но она является также местом синтеза многих сложнейших соединений и играет исключительно важную роль в обмене веществ целого растения. Эта сторона ее жизнедеятельности получила название синтетической функции корневой системы.

Синтез аминокислот. Корни кукурузы превращают 50—70% поглощенного азота в органические соединения, из которых 15—30%

приходится на аминокислоты. В пасоке из корней кукурузы обнаружены глютатион и два более сложных полипептида, в пасоке тыквы — 16 аминокислот и заметное количество белка, комплексно связанного с солями кальция и кремния. В пасоке бобовых почти весь азот находится в органической форме.

Синтез алкалоидов. В ряде работ с прививками побегов алкалоидсодержащих растений на корни безалкалоидных было установлено, что синтез алкалоидов у растений семейства пасленовых происходит в корнях. У других растений, например люпина, алкалоиды свободно синтезируются и в листьях.

Синтез других веществ. В пасоке корней некоторых растений (уреидных растений) обнаружены большие количества аллантоиновой кислоты и аллантоина; корни белладонны способны синтезировать производные кумарина; в пасоке кукурузы найдены кумарин, пиридоксин и соединения типа хинонов.

О роли синтетической функции корневой системы свидетельствует тот факт, что стебли, лишенные корней, прекращают свой рост, несмотря на обильное снабжение всеми питательными веществами. Как только восстанавливается связь с корнями или образуются новые придаточные корни, рост стеблей немедленно возобновляется. Предполагают, что в корнях синтезируются какие-то вещества, без которых рост стебля невозможен. Как показывают исследования, проведенные с изолированными тканями, рост корней может происходить неограниченно долго без стеблей на простых соединениях в питательном растворе; культура же стеблей без корней не удается. Предполагают также, что в корнях обезвреживаются продукты распада белков, образующиеся в листьях и задерживающие рост растения.

КОРНЕВЫЕ ВЫДЕЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ

Поглощение корнями ионов и молекул чередуется или происходит одновременно с выделением или потерей тех же или других веществ в среду. Корневые выделения состоят: из веществ, которые отчуждаются клетками в обмен на поглощаемые ионы питательных солей, из веществ, теряемых корнем вследствие выщелачивания наружным раствором и «вытягиваемых» из корня электростатическими силами, а также из веществ, которые освобождаются отмирающими клетками чехлика, эпидермиса и коры. Корневые выделения имеют преимущественно кислый характер, но в них встречаются нейтральные, амфотерные и вещества с основными функциями.

Корневые выделения изучают, получая их в питательном растворе, твердой желатинизированной среде, на бумаге, с которой соприкасались корни, в песке, почве, активированном угле и т. д. Трудности изучения связаны с поглощением корневых выделений микрофлорой; стерилизация же растений влечет за собой большее или меньшее их отравление и повреждение, что сказывается на выделительной деятельности и потерях веществ. В зависимости от смены дня и ночи и других условий растения способны то выделять, то поглощать (ресорбировать) вещества, так что содержание их в растворе вокруг корней очень непостоянно.

Количество корневых выделений выражают либо в процентах от поглотительной деятельности (например, выделение фосфора в среднем составляет одну треть поглощенного за этот же период), либо в процентах

от веса ассимилированного за это же время углекислого газа (растения теряют от 2 до 12% накопленных в процессе фотосинтеза веществ).

Корневые выделения являются важным условием формирования и жизни ризосферной микрофлоры.

Передвижение веществ

Восходящий ток воды и растворенных в ней веществ, поглощенных и синтезированных корнями, осуществляется по неживым элементам ксилемы под влиянием корневого давления (нижний концевой двигатель) и присасывающего действия транспирации (верхний концевой двигатель). Скорость восходящего тока 0,28—0,55 *мм/сек* (1—2 *м/час*), а по некоторым данным до 4 *мм/сек* (14 *м/час*). Скорость передвижения воды определяют термоэлектрическим методом, нагревая стебель в нижней части и устанавливая с помощью чувствительной термопары момент повышения температуры в лежащих выше точках.

Подвижность питательных элементов в базипетальном направлении (способность к передвижению по флоэме)

Хорошо подвижны	Умеренно подвижны	Плохо подвижны	Хорошо подвижны	Умеренно подвижны	Плохо подвижны
Рубидий Натрий Калий	Цинк Медь Марганец	Кальций Стронций Барий	Фосфор Сера Хлор	Железо Молибден	Магний

Вещества из корней передвигаются в растворенном состоянии по ксилеме вместе с восходящим током воды. Диаметр наиболее крупных проводящих сосудов у липы 0,06 *мм*, у дуба — до 0,3 *мм*, у тропических лиан — до 0,7 *мм*. В ксилемном соке (пасоке) находят все минеральные элементы, аминокислоты и их амиды, алкалоиды, пептиды, сахара, ростовые вещества, антибиотики и т. д. Количество органических веществ в пасоке на протяжении вегетации может уменьшаться до ничтожных размеров и возрастать до значительной величины в период мобилизации запасных веществ во время сокодвижения.

Нисходящий ток ассимилятов от листьев к корням (восходящий в случае передвижения от листьев к плодам) происходит по живым ситовидным элементам флоэмы. Скорость передвижения по флоэме около 0,28 *мм/сек* (100 *см/час*), или 100 ситовидных клеток за минуту. Передвигаются в основном сахароза и олигосахара: раффиноза, вербаскоза, стахиоза; восстанавливающие сахара во флоэмном соке обнаруживаются редко. Механизм передвижения веществ окончательно не выяснен; существует старая гипотеза «массового тока» растворенных веществ по сосудам флоэмы и более новые представления о метаболитически обусловленном передвижении веществ, происходящем независимо от растворителя. Чтобы передвижение веществ по флоэме прекратилось, достаточно нагреть ткань на пламени, обдать кипятком или обложить ватой, смоченной эфиром; можно обработать черешки 5%-ным раствором иода в эфире, дыхательными ядами и т. д.

Для изучения передвижения веществ по флоэме отделяют сосудисто-волокнистые пучки, луб и кору у тех растений, где это удобно (у подорожника, тыквы, хлопчатника, ивы и т. д.). Предложен остроумный способ изучения флоэмного сока с помощью тлей. Для этого тлю выпус-

Скорость поглощения питательных веществ, нанесенных на листья растений

Элемент	Растение	Время поглощения 50% нанесенного раствора
Азот (из мочевины)	Яблоня	1—4 *час*
	Табак	24—36 »
	Огурцы, бобы, томаты, кукуруза	1—6 »
	Картофель	12—24 »
Фосфор	Яблоня	7—11 дней
	Бобы (фасоль)	30 *час*
Калий	Бобы (фасоль)	1—4 дня
Кальций	»	4 »
Магний	Яблоня	20% за 1 *час*
Натрий	Фасоль	6 *час*
Сера	»	8 дней
Хлор	»	1—2 дня
Железо	Фасоль	8% за 24 *час*
Марганец	Фасоль, соя	24—48 *час*
Цинк	Фасоль	24 *час*
Молибден	»	4% за 24 *час*

кают на черенки ивы и после того, как она присосется, отрезают насекомое от его стилета, через который сочится флоэмная жидкость. Истечение сока может продолжаться несколько суток (до двух недель), за это время вытекает количество жидкости, в 10 000—100 000 раз превышающее объем ситовидной клетки.

ДИАГНОСТИКА МИНЕРАЛЬНОЙ НЕДОСТАТОЧНОСТИ

Определение недостатка питательных элементов по внешнему виду растений

Недостаток питательных веществ (или их избыток) вызывает изменение окраски листьев, их формы и резко сказывается на росте и развитии растений.

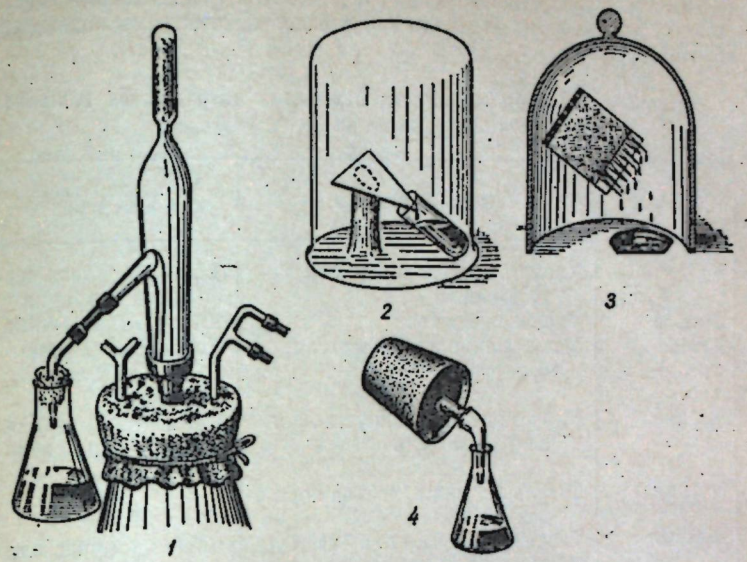


Рис. 51. Сбор пасоки и гутационной жидкости:

1 — сосуд для сбора пасоки в стерильных условиях по Колосову; *2* — способ сбора по Мокроносову; *3* — сбор гуттации в чашечку с маслом по Хену; *4* — сбор пасоки в вегетационном опыте.

Признаки недостаточности питательных элементов

Элемент	Симптомы недостатка
Азот	Бледно-зеленая окраска и пожелтение листьев; слабый рост растений и раннее опадение листьев; пониженное кущение злаков
Фосфор	Темно-зеленая, голубоватая окраска листьев; появляются красные, пурпурные оттенки; темный, иногда почти черный цвет засыхающих листьев
Калий	Пожелтение или побурение, отмирание ткани либо закручивание книзу по краям листа; морщинистость листьев
Сера	Бледно-зеленая окраска листьев без отмирания тканей
Магний	Посветление листьев, связанное с недостаточным образованием хлорофилла; изменение окраски листьев из зеленой в желтую, красную, фиолетовую у краев и между жилками
Кальций	Повреждение и отмирание верхушечных почек и корней
Железо	Появление равномерного хлороза между жилками листа; бледно-зеленая и желтая окраска листьев без отмирания ткани
Бор	Отмирание верхушечных почек, корешков и листьев; отсутствие цветения; опадение завязей
Медь	Хлороз и побеление кончиков листьев; пустозерность

Некоторые растения благодаря очень высокой чувствительности к недостатку минеральных элементов могут использоваться как индикаторы условий питания.

Растения-индикаторы недостатка отдельных питательных веществ в почве

Элемент	Полевые культуры	Плодово-ягодные культуры
Азот	Капуста цветная, брокколи, белокочанная	Яблоня, слива, черная смородина
Фосфор	Турнепс, брюква	Крыжовник, яблоня
Калий	Картофель, капуста цветная, бобы, фасоль	Крыжовник, красная смородина, яблоня
Магний	Капуста цветная, капуста листовая, картофель	Крыжовник, черная смородина, яблоня
Натрий	Свекла сахарная, свекла кормовая	—
Железо	Те же культуры, что и для азота, и дополнительно овес, картофель	Яблоня, груша, слива, малина
Бор	Свекла сахарная, кормовая, столовая	Яблоня
Марганец	Свекла сахарная, кормовая, столовая, овес, картофель	Яблоня, черешня, малина

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ

Определение общей и активно поглощающей поверхности корней

Д. А. Сабининым и И. И. Колосовым был предложен метод определения общей и активно поглощающей поверхности корней.

У пробы корней измеряют объем при помощи объемомера или иным способом, но с достаточной точностью. Затем корни опускают последовательно на 1,5 *мин* в три стакана с опытным раствором метиленовой сини (112,1 *мг* на 1 *л*), взятым в десятикратном отношении к объему корней. За первые три минуты поглощения метиленовой сини (из 1-го и 2-го стаканов) происходит насыщение общей поглощающей поверхности корней. После 3 *мин* (из 3-го стакана) начинается активное поглощение. По количеству метиленовой сини, поглощенному за 1,5 *мин*, можно, учитывая, что 1 *мг* краски в виде мономолекулярного слоя занимает поверхность 1,05 $м^2$, определить активно поглощающую поверхность корней. Учет поглощенной метиленовой сини производится колориметрически путем сравнения стандартного раствора (30 *мг/л*) с опытным после погружения в него корней. При этом растворы из 1-го и 2-го стаканов сливаются вместе и вынос сини из них соответствует общей поверхности корней. Для удобства колориметрирования опытные и стандартные

растворы можно дополнительно разводить в мерных колбах. Расчеты поглощающей поверхности корней ведутся по формулам:

$$X = \frac{(abH)V}{Ch}; \quad K = A - x; \quad \text{ПП} = K \cdot 1{,}05 \ м^2,$$

где X — количество метиленовой сини, оставшейся в растворе после опыта; *мг*, a — концентрация образцового стандартного раствора, *мг/л*; b — количество стандартного раствора, *мл*; V — объем раствора, взятого для опыта, *мл*; H — высота столба жидкости стандартного раствора в колориметре; h — высота столба жидкости испытуемого раствора в колориметре; C —количество испытуемого раствора, взятого на разведение в мерную колбу, *мл*; A — количество краски в растворе до опыта, *мг*; K — количество краски, поглощенной корнями, *мг*; ПП — поглощающая поверхность, $м^2$.

Недеятельная поверхность корней вычисляется по разности между общей и активной (рабочей) поглощающими поверхностями корней.

Определение катионно-обменной емкости корней

Отделенные от растения корни, внешняя оболочка которых состоит из пектино-целлюлозных веществ, ведут себя как отрицательно заряженные ацидоидные коллоиды, обладающие свойством присоединять и обме-

Катионно-обменная емкость корней некоторых растений

Растение	Конечный pH после диализа	Емкость поглощения, *мг-экв*/100 *г* воздушно-сухой массы
Горох	3,35	49,6
Клевер луговой	3,37	47,5
Вика озимая	3,41	44,1
Бобы	—	54,0
Травы	3,6—3,8	22,5—25,0
Картофель	3,62	38,1
Томаты	—	62,0
Живокость полевая	—	100,0
Овес	3,78	22,8
Ячмень	4,25	12,3
Кукуруза	—	29,0
Пшеница озимая	3,6—3,8	22,5—25,0

нивать катионы независимо от метаболической активности. Это же относится и к белкам цитоплазмы. Ионы могут быть выделены электродиализом, причем конечное значение pH составляет 3,3—4,5. Обменная способность сухих корней определяется по аналогии с почвой или

ионнообменными смолами. Навеска высушенных и измельченных корней загружается в хроматографическую колонку, увлажняется и активируется путем промывания 0,5—1,0 *л* 0,1-н. HCl, а затем водой до удаления следов хлора. Пропуская после этого растворы KCl, $CaCl_2$ и других солей, определяют поглощение катионов по уменьшению их концентрации в фильтратах.

У однодольных растений емкость катионного обмена не превышает 25 *мг-экв* на 100 *г* сухих корней, тогда как у двудольных она может достигать 100; причем коллоиды с повышенной емкостью поглощают двухвалентные катионы, а с пониженной — одновалентные. В среднем поглощение катионов сухими корнями происходит в ряду: Ca > Mg > K > Na.

Получение отрезанных корней ячменя для опытов

Семена ячменя определенного сорта, имеющие хорошую всхожесть, несколько раз хорошо промывают в проточной воде, затем заливают на 24 часа бидистиллированной водой, которая несколько раз сменяется и хорошо аэрируется продуванием сжатого воздуха. В это время уже начинается наклевывание семян.

Семена раскладывают на тонкой сетке из нейлона или полиэтилена с отверстиями около 2 *мм*. Сетка укрепляется над ванной с бидистиллированной водой, которая аэрируется сжатым воздухом и сменяется через один, три и пять дней. Уровень воды регулируют так, чтобы она слегка смачивала семена в первый день, затем постепенно снижают на 1, потом на 2 *см* в зависимости от роста корней. Сетки с семенами первые два дня накрывают стеклами для поддержания высокой влажности в начале прорастания.

Вся культура осуществляется в темной камере при 26 ± 1° С и относительной влажности воздуха 70%.

На шестой день после помещения на сетку корни отрезают лезвием безопасной бритвы (латунным или пластмассовым ножом, если ставятся опыты с исключением железа), споласкивают бидистиллятом, просушивают центрифугированием, немедленно взвешивают и используют для опытов (просушивание можно производить и на электрической соковыжималке, из которой вынута терка).

Метод проростков Нейбауэра — Шнейдера для определения доступных питательных веществ в почве

Семена ржи последнего года репродукции с высокой всхожестью и энергией прорастания, с абсолютным весом 37—40 *г* протравливают раствором хлорфеноловой ртути (0,5 *г* протравителя растирают с 0,15 *г* NaOH или 37 *мл* 0,1-н. NaOH и доводят водой до 500 *мл*). Семена находятся в растворе 1,5 *час*, просушиваются на бумаге в течение 2—7 дней. В пакеты отсчитывают сотни семян и точно их взвешивают, чтобы затем рассчитать содержание в семенах питательных веществ. Стеклянные кристаллизаторы диаметром 11—11,5 *см* и высотой 7 *см* тарируют промытым 5%-ной содой битым стеклом и наполняют смесью исследуемой почвы с песком (навески почвы, содержащей 100 *г* абсолютно сухого

вещества, и 50 *г* песка), в центр кристаллизатора вставляют короткую трубку для полива, поверхность почвы выравнивают и засыпают 250 *г* песка (берут кварцевый крупнозернистый песок, хорошо промытый соляной кислотой, водопроводной и дистиллированной водой до исчезновения ионов хлора). Сосуды увлажняют так, чтобы поливная и гигроскопическая вода составляла всего 80 *г*. Для гумусных почв рекомендуется давать воды несколько больше 80 *мл*, для песка достаточна норма 60 *мл*. В песок высевают по 100 точно взвешенных семян на глубину 1,5 *см*, сосуды закрывают стеклом, оставляя щель для вентиляции. Сосуды находятся на рассеянном свету, при температуре около 20° С (колебания не более ±2° С) в течение 14 дней, после чего проростки вместе с песком осторожно удаляют из сосуда и отмывают от песка. Весь растительный материал из одного сосуда измельчают и озоляют для определения фосфора и калия или сжигают мокрым способом для определения азота. От найденных величин вычитают количество питательных элементов, которое содержалось в зернах. По Нейбауэру 1 *мг* вещества, извлеченный из 100 *г* почвы, соответствует 30 *кг* вещества на гектар пахотного слоя.

РАЗДЕЛ X

ПРИСПОСОБЛЕНИЕ РАСТЕНИЙ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ УСЛОВИЯМ СРЕДЫ И ФИЗИОЛОГИЯ УСТОЙЧИВОСТИ

Условия среды испытывают периодические и случайные колебания, причем отклонения от благоприятной для жизни растений нормы очень часто достигают опасных и даже смертельных значений. Растение вынуждено все время приспосабливаться к изменяющимся сочетаниям факторов среды, особенно к перенесению критических условий и поддерживать более или менее уравновешенное состояние всех внутренних процессов (гомеостаз). Для экологии и практического растениеводства чрезвычайно важны закономерности устойчивости растений к различным неблагоприятным условиям, поэтому усилия многих физиологов и селекционеров направлены на изучение стойкости и усиление этого свойства генетически или путем соответствующего воспитания (закалки, агротехники и пр.).

Устойчивость растений к неблагоприятным факторам обеспечивается при помощи двух принципиальных механизмов: за счет того, что растение в неблагоприятные периоды уходит в состояние покоя, полностью или частично прекращает обмен с внешней средой, либо, напротив, за счет усиления жизнедеятельности и активного преодоления вредных условий. Первый вид стойкости распространен у растений по отношению к периодически действующим условиям (зимние холода, систематические летние засухи, полуденная жара); второй — по отношению к случайно и диффузно действующим факторам, переждать которые невозможно (устойчивость к радиации, пыли и газам, к фитопатогенным возбудителям и физиологически активным веществам).

Приспособление, или адаптацию, растений к условиям среды можно рассматривать на различных уровнях. Существуют очень быстрые, вполне обратимые реакции, как, например, отрицательный фототаксис хлоропластов к яркому свету и положительный — к слабому. Некоторые адаптивные реакции носят более глубокий характер и для их обращения нужна серьезная перестройка. Изменение спектрального состава света влечет за собой изменение соотношений между фотосинтетическими пигментами листьев; при возвращении к нормальному освещению соотношение между пигментами восстанавливается лишь через несколько дней или недель. Возможна адаптация и в генетическом плане; она заключается в отборе и накоплении у потомства признаков устойчивости к новым условиям. Такая адаптация почти необратима.

Устойчивость растений к неблагоприятным условиям прежде всего обеспечивается за счет приспособления к ритмам, к ходу внешних условий. Если ритм развития растений не совпадает с ритмом условий среды, оно будет страдать даже при незначительных отклонениях.

Автотолерантный, самопереносимый — вид растения, который не отравляет сам себя корневыми и другими выделениями и без снижения биологической продуктивности произрастает на одном и том же месте. Противоположное этому явление: автоинтолерантный вид, вызывающий резкое почвоутомление; не может создавать сообщество из одновидовых особей.

Витрификация клеток — переход воды в клетках при быстром замораживании в твердое аморфное (стеклоподобное) состояние. Обеспечивает выживание тканей даже при сверхнизких температурах, если их затем быстро оттаивать, погружая, например, в теплую воду.

Вымокание — гибель растений, происходящая преимущественно в весенний период или в период продолжительных оттепелей, когда на поверхности почвы скопляется талая вода, не впитавшаяся в замерзшую почву. Причина гибели — недостаток кислорода. В некоторых случаях в снеговой воде даже можно обнаружить спирт — продукт анаэробного дыхания. При замерзании талой воды образуется ледяная корка, которая может наносить сильный урон, сдавливая и разрывая вмерзшие в нее растения озимых. Ледяная корка является причиной гибели озимых на обширных площадях.

Выпирание — гибель озими, наступающая вследствие того, что в почве образуется ледяная прослойка, которая приподнимает верхний слой почвы вместе с растениями, что приводит к обрыву корневой системы. Ледяная прослойка образуется в том случае, когда талая вода, успевшая просочиться в почву, замерзает с наступлением морозов.

Выпревание — гибель растений, находящихся под глубоким покровом снега в условиях мягкой зимы. Причина выпревания—расходование на дыхание запасенных с осени веществ при отсутствии фотосинтетического их пополнения. Устойчивость к выпреванию не всегда коррелирует с морозостойкостью, так как ее причины несколько иные. Важное значение в устойчивости растений к выпреванию имеет накопление больших количеств углеводов и низкие уровни дыхания в зимний период.

Гомеорезис — последовательно устойчивое состояние развивающейся сложной саморегулируемой системы; ряд сменяющих друг друга гомеостазов.

Гомеостаз — устойчивое равновесное состояние, которое стремится занять кибернетическая саморегулируемая система. Адаптация и есть комплексная реакция растения, направленная к гомеостатическому равновесию.

Закаливание, закалка — воспитание, выработка у растений фенотипа, устойчивого к перенесению неблагоприятных условий. Закаливание к зиме — процесс выработки холодостойкости у озимых культур, древьев и других зимующих растений. Процесс сложный: заключается в перераспределении запасных веществ между органами, в накоплении сахаров и повышении осмотического давления клеточного сока, потере части воды, «вызревании» древесины, обособлении протоплазмы и переходе растений в глубокий покой. При закаливании растений в устойчивости к низким температурам одновременно возрастает их устойчивость к обезвоживанию и плазмолизу.

Закаливание рассады — периодическое проветривание парников, способствующее привыканию растений к более прохладным наружным условиям.

Запал — повреждение листьев и других надземных органов под действием перегрева и высокой сухости воздуха. При сильной степени запала листья высыхают и скручиваются, оставаясь зелеными; при обычном запале в обожженных тканях распадается хлорофилл. Ткани приобретают желтую, оранжевую и красную окраски, буреют и отмирают.

Засуха. По времени наступления различают три типа засухи — весеннюю, летнюю и осеннюю. Весенняя засуха характеризуется сравнительно невысокими температурами, низкой относительной влажностью воздуха и сильными сухими ветрами. Летняя засуха характеризуется высокими температурами, низкой влажностью воздуха и повышенной испаряемостью. Осенняя засуха опасна тем, что пересыхает не только поверхностный слой почвы, но и более глубокие ее слои. В результате озимая пшеница может вообще не прорасти. Кроме того, различают засуху почвенную и атмосферную. При первой происходит постепенное иссушение почвы, и растения в некоторой степени успевают приспособиться к изменению водного режима. У пшеницы при почвенной засухе происходит постепенное обезвоживание нижних более старых листьев. В верхних же молодых листьях растение пытается сохранить водный баланс ненарушенным.

При атмосферной засухе, обусловленной резким уменьшением относительной влажности воздуха, корневая система не успевает подавать воду при возросшей ее транспирации, в связи с чем особо быстрому иссушению подвергаются именно верхние части растения — продуктивные молодые листья, колос и т. п. Относительная влажность воздуха при атмосферной засухе достигает 10—20%.

Почвенная засуха представляет собой явление более опасное, чем атмосферная кратковременная засуха, так как она наблюдается преимущественно в середине или второй половине лета, когда почвенные запасы влаги уже исчерпаны, а летних осадков очень мало.

Засухоустойчивость — способность растений переносить атмосферную и почвенную засуху благодаря наличию физиологических и морфологических механизмов, позволяющих добывать воду и экономно ее расходовать. Засухоустойчивость — наследственное свойство, но ее можно повысить соответствующими мероприятиями.

Захват — повреждение хлебов суховеями в стадии молочной или молочно-восковой зрелости, которое происходит в конце июня — начале июля. Вследствие перегрева и резкого водного дефицита зерновки пересыхают, белки в них необратимо сворачиваются, нарушается отток пластических веществ, которые остаются в листьях и соломе. Захваченное зерно щуплое, обладает низкой всхожестью и жизнеспособностью. Для предупреждения захватов применяют скороспелые сорта, ранний посев, чтобы растения успели созреть до суховея, а также агролесомелиоративные мероприятия.

Зимостойкость — комплексная устойчивость растений против неблагоприятных факторов зимы (морозов, чередующихся с оттепелями, ледяной корки, снеговалов, выпревания и вымокания и т. п.); обеспечивается вхождением в глубокий покой, размещением зимующих почек в защищенных местах, общей физиологической приспособленностью и т. д. Зимостойкость появляется в результате осенней закалки у озимых, сбрасывания листьев, «вызревания» древесины у деревьев.

Морозобоина, морозобойные трещины — трещины в коре и древесине, появляющиеся на стволах деревьев вследствие неравномерного прогревания лучами солнца и действия морозов.

Морозостойкость — способность клеток, тканей и целых растений переносить охлаждение ниже 0° С. Благодаря ряду физиолого-биохимических механизмов у морозостойких растений образование льда происходит при более низких температурах, чем у нестойких видов, и сопровождается меньшими повреждениями.

Полегание — изгибание или поломка у основания стеблей злаков под тяжестью колоса или под действием дождя и ветра. Обусловлено вытягиванием нижних междоузлий при затенении в густом травостое; усиливается при применении азотистых удобрений, поливе и т. д. Для борьбы с полеганием выводят специальные сорта с короткой прочной соломиной и применяют ретарданты типа ССС (хлорхолинхлорид). Ретарданты вносят с удобрениями или отдельно; они сокращают длину стеблей пшеницы на 20—35% и практически позволяют избежать полегания.

Резистентный — стойкий, устойчивый, невосприимчивый к какому-либо фактору.

Суховеи — очень сухие горячие ветры, иссушающие надземные части растений, обычно характеризуются относительной влажностью воздуха ниже 15%. Суховеи при сильном пересыхании верхних слоев почвы и корнеобитаемой массы почвы могут наносить большой вред посевам. При очень интенсивном суховее в течение дня или даже нескольких часов может наступить так называемый запал или захват зерна: при потере воды органами плодоношения злаковых растений на ранних стадиях приводит к гибели цветочных зачатков. В более поздние стадии образуются щуплые зерновки (захват).

Толерантность аллелопатическая — способность растений хорошо переносить повышение концентрации колинов других растений и даже нуждаться в них для достижения оптимального роста.

Толерантный — терпимый, хорошо переносящий воздействие внешнего фактора.

Холодостойкость — способность растений, в отличие от морозостойкости, переносить низкие положительные температуры. Связана с тем, что при охлаждении ферментативный аппарат не расстраивается, не снижается устойчивость к грибным заболеваниям и вообще не происходит заметных повреждений растения.

Биологические часы

Условия жизни растений испытывают периодические или циклические колебания; происходит смена дня и ночи, сезонов года, периодов влажных и сухих и т. д. Растения достаточно хорошо реагируют на изменение некоторых факторов, однако есть целый ряд таких условий, к которым растение должно приготовиться заблаговременно (например, к зиме, ночи, постоянной засухе). В связи с необходимостью приспосабливаться к таким периодически изменяющимся условиям в растениях возник внутренний механизм отсчета времени, в значительной мере не зависящий от температуры и других воздействий и получивший название *биологические часы*. Биологические часы работают на основе эндогенных ритмов жизнедеятельности, имеющих различную длительность. Некоторые ритмы осуществляются в течение секунд и минут; наиболее распространены суточные, или циркадные ритмы (от лат. *circa* — около, *dia* — день, сутки), встречаются сезонные или годичные ритмы.

Биологические часы с зарождением нового организма запускаются каким-либо внешним воздействием, чаще всего освещением. В совершенно

константных условиях ритм сохраняется, но постепенно сбивается — обычно удлиняется. Так, циркадный ритм приобретает периодичность до 40 *час* и больше. Биологические эндогенные ритмы находят самое различное проявление: в минутных и дневных колебаниях фотосинтеза, в открывании и закрывании цветков и выделении ими запахов, в созревании древесины и опадении листьев и т. д.

Изучение биологических ритмов имеет исключительное значение для физиологии приспособления и стойкости растений, особенно для целей космической биологии. Биологические часы проявляют нередко очень сильный консерватизм, который подчас не удается преодолеть, хотя он приводит растения к страданию и даже гибели. Таким образом, для физиологов, растениеводов, генетиков, селекционеров очень важно овладеть механизмами биологических часов. Для примера консервативности эндогенных ритмов можно привести белую ложную акацию (*Robinia pseudoacacia* L.). Привезенная на Украину около 200 лет тому назад, она весной распускает листья почти на месяц позже местных растений, а осенью регулярно попадает под заморозки в облиственном состоянии.

Сдвиги в биологических ритмах и их синхронизация могут быть достигнуты экспериментальным путем (создание искусственных фотопериодов, изменение температурного режима, химическая дефолиация и т. д.) или путем отбора из гибридной популяции.

Характерным примером циркадных ритмов является так называемый «сон» растений. Многие растения ведут себя ночью (во время «сна») не так, как днем. Этот «сон» ничего общего не имеет с ночным отдыхом животных, поскольку у растений нет мускулов и нервов.

Часто растениями затрачивается энергия на то, чтобы занять положение «сна». Движения «сна» обусловливаются изменениями тургорного давления в тканях или неравномерным ростом на верхней и нижней стороне листа. Эти движения «сна» особенно заметны у растений в состоянии активного роста:

«Сон» цветков.

Цветки закрываются на ночь (крокус, очный цвет, тюльпан, кульбаба, одуванчик и многие другие сложноцветные).

Цветки поникают (фиалка, морковь).

«Сон» плодов.

Плоды прижимаются ближе к веткам (молодые плоды крыжовника).

«Сон» листьев.

Листья опускаются (бальзамин, бобы, ракитник «Золотой дождь», каштан).

Листья поднимаются вверх (лен, капуста полевая, лебеда, кресс-салат).

Сложные листья складываются и опускаются (клевер луговой, белая акация, мимоза, фасоль, кислица).

Среди других циркадных явлений можно назвать деление клеток, активность ферментов, газообмен, выделение аромата цветками, отложение крахмала, зацветание, выбрасывание спор, поглощение и выделение питательных веществ и др.

Детальные наблюдения над ростом и другими проявлениями жизнедеятельности позволяют обнаружить у растений периодические колебания около нескольких дней или недель, обусловленные чаще всего прямой и обратной связью между соответствующей реакцией, расходующимся субстратом и накопляющимся продуктом данной реакции. Например, в процессе роста расходуются ранее запасенные вещества (углеводы, нуклеиновые кислоты и т. п.), и это приводит к постепенному замедлению и даже приостановке роста. Однако вследствие роста были созданы новые листья, начал осуществляться фотосинтез и накопляться новые материальные возможности для роста.

Среди циклов большей длительности у растений наибольшее значение имеют сезонные или годичные циклы, хорошо известные всем весеннее пробуждение и вхождение в осенне-зимний покой.

Покой у растений

В неблагоприятных условиях у растений наступает состояние покоя, выражающееся в прекращении роста, почти полной приостановке жизнедеятельности. При этом в растениях происходят глубокие изменения: опадают листья, у гемикриптофитов отмирают надземные части; на почках возобновления и плодах образуются прочные, газонепроницаемые кутикулы и оболочки; протоплазма клеток теряет воду и обособляется; накопляются ингибиторы роста; одноклеточные растения образуют споры. Различают вынужденный покой, обусловленный низкой температурой, засухой, недостатком питательных веществ и т. д., и органический (глубокий) покой, обусловленный внутренним ритмом развития организма. Вынужденный покой прерывается, если условия становятся благоприятными, в то время как глубокий покой прекращается только после определенных биохимических или морфологических изменений.

Некоторые растения, например горчак розовый (*Acroptilon picris*); ячмень луковичный (*Hordeum bulbosum* L.), ревень (*Rheum* L.); тюльпан (*Tulipa* L.), пырей ползучий (*Agropyron repens* L.), тау-сагыз (*Scorconera tau-saghys*), кок-сагыз (*Taraxacum kok-saghys*) и др., имеют летний покой, проявляющийся в прекращении видимого роста, отмирании части или всех надземных органов, уменьшении оводненности подземных органов (корневищ, клубней, корней, луковиц), обособлении протоплазмы и изменении ядер у покоящихся клеток, образовании белково-липоидных комплексов, жира, накоплении сахаров в почках, возобновлении и исчезновении сложных углеводов в запасающих органах.

Переход в состояние покоя является необходимым этапом в развитии растений и обусловливается внутренней ритмикой физиолого-биохимических процессов. Естественно, что свойство впадать в покой возникло как ответная реакция на условия существования.

Методы преодоления покоя

Для преодоления покоя зимующих почек деревьев и кустарников применяются:

Метод теплых ванн. Надземные части погружают на 9—12 *час* в теплую воду при температуре 37—39° С.

Метод Рихтера и Красносельской. Распускающиеся почки растирают с водой в ступке; несколько капель гомогената вносят под надрез коры опытной (покоящейся) ветки.

Метод накалывания почек в основание с помощью иглы. При этом шприцем вводят воду, спирт или эфир, что еще более ускоряет распускание почек.

Эфиризация. Надземные части растений помещают при температуре 15—20° С в герметические камеры, куда вводят по 0,5 $см^3$ эфира на 1 $дм^3$ воздуха. Обработка продолжается 24—48 часов.

Для преодоления покоя глазков свежеубранных клубней картофеля применяются:

Прогревание в термостате на протяжении 17—22 дней при температуре 30° С либо чередование высоких температур (10 дней при 30—32° С) и низких (8 дней при 1—2° С), а затем снова высоких. При этом надо следить, чтобы картофель терял не более 18—22% влаги.

Обработка 4%-ным раствором этиленхлоргидрина путем намачивания в течение 5—30 *мин* и выдерживания влажных клубней в закрытой посуде на протяжении 24 часов.

Обработка тиомочевиной.

Растения и температура

В основе физиологических процессов организма лежат биохимические превращения веществ, скорость которых в значительной степени зависит от температуры. Поэтому термический фактор является очень важным для всех физиологических явлений (см. рис. 54).

Растения способны существовать только в определенном, иногда довольно узком интервале температур. В этих пределах многие биологические, биохимические и физиологические процессы подчиняются температурному коэффициенту Вант-Гоффа, т. е. удваивают свою интенсивность при повышении температуры на 10° С.

Растения — типичные пойкилотермные организмы, т. е. температура их тела целиком определяется температурой окружающей среды. Лишь в очень редких случаях, когда физиолого-биохимические процессы идут с большой интенсивностью в сравнительно массивной ткани, как, например, в цветущем початке арума, или же в больших скоплениях растений, температура заметно превышает окружающую. Все же при нагревании солнечными лучами температура растений обычно отличается от существующей вокруг.

Температура листьев (днем) при безветренной погоде обычно бывает выше температуры воздуха на 4—7° С, на прямом солнечном свету — иногда на 26° С, а при ветре — только на 0,2—0,7° С; при затенении листьев и ночью вследствие излучения и потерь тепла на испарение температура листьев на 0,6—1,2° С ниже, чем температура воздуха.

Различают три кардинальные точки: минимум, при котором растение не погибает от холода, максимум, при котором еще сохраняется способность к нормальной жизнедеятельности, если растение вернуть в привычную среду, и оптимум — наилучший температурный режим. Кардинальные точки на протяжении жизни растения не остаются постоянными.

Отношение растения к температуре изменяется даже в течение суток. Для оптимального роста необходимо, чтобы ночные температуры были несколько ниже дневных, так как в теплые ночи слишком много резервов расходуется на убыстренное дыхание, а при слишком низких ночных температурах задерживаются поступление веществ и биосинтезы.

Температуру органов растений измеряют с помощью термопар, измерительные концы которых остро заточены для погружения в ткань или, напротив, расплющены, если они должны плотно прилегать к тонкому листу. Еще более точные измерения проводят с помощью миниатюрных термисторов — термометров сопротивления, изготовленных из керамических искусственных материалов.

Гибель растений от нагревания в основном связана со свертыванием протоплазмы, которое происходит при температурах около 50° С. Однако многие растения прекращают рост и ассимиляцию еще раньше, что обусловлено нарушением деятельности ферментов, снижением дыхательного коэффициента, резким усилением физиологически обесцененного дыхания, усилением гидролитических процессов, отравлением протоплазмы накопляющимися вредными продуктами распада, например аммиаком. Только споры бактерий и некоторые мало специализированные растения без вреда переносят более высокие температуры.

Температурные условия роста растений

Растения	Температура гибели от холода, °С	Наинизшая переносимая температура (минимум), °С	Самая благоприятная температура (оптимум), °С	Наивысшая переносимая температура (максимум), °С
Пшеница, рожь, овес, ячмень	—14 ÷ —25 (для озимых) —6 (для яровых)	0—5	25—30	30—37
Гречиха		0—5	25—31	37—44
Лен		0—5	25—31	31—35
Конопля		1—5	32—37	40—45
Клевер		1—5	31—37	37—44
Люцерна		1—5	31—37	37—40
Горох		1—5	25—31	31—38
Подсолнечник		5—10,5	31—37	37—44
Кукуруза, просо	—3	8—10,5	32—35	40—45
Тыква		10—15,5	32—37	40—45
Огурцы	+2	12—18,5	31—37	40—45
Табак		13—15	28—30	31—35

Стойкость растений против перегрева обусловливается особыми свойствами протоплазмы и способностью обезвреживать накапливающийся в тканях аммиак; стойкость можно повысить внесением микроэлемента цинка. Система морфологических и физиологических приспособлений, обусловливающая отражательную способность листьев, усиление транспирации, складывание, опускание, скручивание листьев, расположение их в плоскости падающего света и т. д. позволяют избежать перегрева. Жаростойкость изучается путем помещения исследуемого объекта на определенный срок в камеру с высокой влажностью воздуха, чтобы прекратить охлаждение объекта из-за транспирации. При другом способе, наиболее пригодном для водных растений, срезы тканей, крупные части растения или сами растения в перевернутых вазонах помещают на определенные отрезки времени (0,5—6 *час*).

После обработки растения немедленно изучают или возвращают в первоначальные условия, чтобы проследить возникающие изменения.

П. А. Генкель выделяет три группы растений: 1) растения, способные переносить сравнительно высокую температуру, но плохо переносящие обезвоживание; 2) хорошо переносящие обезвоживание, но отрицательно реагирующие на перегрев; 3) способные выносить и некоторый перегрев, и обезвоживание.

Растения первой группы относят к жароустойчивым, второй и третьей — к засухоустойчивым.

Жаростойкость можно определить по методу Ф. Ф. Мацкова. Листья опускают в воду при 40° С, через 30 *мин* отбирают пробу, помещая ее в холодную воду. Температуру воды повышают на 5° С и через 10 *мин* отбирают очередную пробу, охлаждая ее в воде; так температуру обра-

Гибель растений от нагревания

Растение	Наивысшая переносимая температура, С°
Жгутиковая водоросль (*Hydrurus* sp.)	16
Наземные растения	30—45
Суккуленты (кактусы, агавы)	50—52
Теплолюбивые бактерии	70
Лишайники гигрофильные (воздушно-сухие)	70—74
Синезеленая водоросль (*Lyngbia thermalis*) в горячих источниках Исландии	83
Лишайники ксерофитические (воздушно-сухие)	92—101
Сухие споры бактерий (например, *Bacterium anthracis*)	140

ботки листьев доводят до 80° С. Пробы из холодной воды переносят в 0,2-н. HCl и через 20 *мин* учитывают результаты: отмершие участки листьев и мертвые листья буреют.

Сравнительная жаростойкость различных растений определяется по изменению проницаемости протоплазмы: у страдающих растений резко увеличивается проницаемость.

ГИБЕЛЬ РАСТЕНИЙ ОТ ХОЛОДА

В зависимости от разных причин происходит гибель растений от холода.

1. Высокая водообеспеченность плазмы приводит на морозе к возникновению льда, который образует в межклетниках острые кристаллы и может механически повреждать протоплазму. Кроме того, иссушается содержимое клеток, необратимо нарушается структура белков, инактивируются ферменты и т. д. Увеличение концентрации клеточного сока за счет накопления сахаров и т. п. повышает стойкость к охлаждению. Поэтому одной из главных защитных реакций является повышение осмотического давления в тканях.

2. Растение гибнет из-за пересыхания, так как при сильном охлаждении почвы корни прекращают свою деятельность, а испарение, особенно на открытых ветру местообитаниях, сохраняется на высоком уровне.

3. Наследственное предрасположение некоторых растений тропического происхождения (например, некоторых орхидей) приводит к «замерзанию» уже при +10° С; синезеленая водоросль (*Lyngbia termalis*) при температуре ниже 50° С прекращает свои жизненные функции, тогда как хрен в Сибири несколько месяцев находится без защиты при

Температурные минимумы полевых культур в разные периоды развития

Культуры	Появление всходов, °С	Формирование вегетативных органов, °С	Формирование генеративных органов и цветение, °С	Плодоношение, °С
Зерновые				
Пшеница яровая, ячмень, овес	4—5	4—5	10—12	12—10
Гречиха	7—8	7—8	10—12	12—10
Просо, кукуруза	10—11	10—11	12—15	12—10
Сорго	12—13	12—13	15—18	15—12
Рис	14—15	14—15	18—20	15—12
Зернобобовые				
Вика	4—5	4—5	10—12	12—10
Горох	4—5	4—5	8—10	12—10
Чечевица	4—5	4—5	12—15	12—10
Чина	4—5	4—5	12—15	15—12
Нут	5—6	5—6	12—15	15—12
Люпин (однолетний), бобы	5—6	5—6	8—10	12—10
Соя	10—11	10—11	15—18	12—10
Фасоль	12—13	12—13	15—18	15—12
Арахис	14—15	14—15	18—20	15—12
Масличные и прядильные				
Рыжик, горчица белая, рапс яровой	2—3	2—3	8—10	12—10
Подсолнечник	7—8	7—8	12—15	12—10
Лен масличный и долгунец	5—6	5—6	10—12	12—10
Конопля среднерусская	2—3	2—3	10—12	12—10
Хлопчатник	14—15	14—15	15—20	15—12
Прочие культуры				
Сахарная свекла	4—5	4—5	—	—
Картофель	8—10	8—10	—	—
Морковь	3	3	—	—
Турнепс, репа	1—2	—	—	—
Брюква, лук	2—3	—	—	—
Табак	13—14	13—14	—	—

Тепловые амплитуды для некоторых растений, °С

Мхи	−10 −30÷+110−115
Пшеница	0 ÷ 42
Головчатая плесень	+4 ÷ +33
Сосна	+7 ÷ +34
Тыква	+14 ÷ +46
Горох	−2 ÷ +44
Водоросли снежников	−34 ÷ +4
Водоросли горячих источников (главным образом, синезеленые)	+70 ÷ +93

Гибель растений от холода

Растение	Наименьшая переносимая температура, °С	Растение	Наименьшая переносимая температура, °С
Огурцы	+2 ÷ +3	Дуб, бук	−25
Бобы	+1,5	Слива, вишня	−31
Мирт, апельсиновое дерево	−2 ÷ +4	Яблоня, груша	−33
Кипарис, инжир	−7 ÷ +9	Хрен	−46
Центифолия	−18	Диатомовые водоросли	−200
Виноград	−21	Споры бактерий, семена	−200 ÷ −250

Устойчивость сельскохозяйственных культур к заморозкам в разные фазы развития (предельные температуры, °С)

Культуры	Всходы	Цветение	Созревание
Горох, капуста, кориандр, овес, мак, пшеница яровая, чечевица, чина, ячмень	−7÷−10	−1 ÷ −4	−2 ÷ −4
Бобы, брюква, вика яровая, горчица белая, конопля, лен, люпин, морковь, подсолнечник, сафлор, свекла, кормовая и сахарная, турнепс	−5 ÷ −8 −3 ÷ −5	−2 ÷ −3 −4 ÷ −3	−2 ÷ −4 −2 ÷ −3
Люпин желтый, могар, соя, картофель, кукуруза, махорка, просо, сорго, суданская трава	−2 ÷ −3	−1 ÷ −2	−1 ÷ −3

Продолжение

Культуры	Всходы	Цветение	Созревание
Арахис, бахчевые, гречиха, кенаф, клещевина, кунжут, огурцы, рис, табак, томаты, фасоль, хлопчатник	0 ÷ +1,5	0 ÷ +1	0 ÷ +1

— 30 ÷ — 40° С и переносит без вреда даже более низкие температуры. Слабая стойкость южных растений обусловлена тем, что при понижении температуры активность отдельных ферментов изменяется не пропорционально, отдельные звенья обмена веществ выпадают, наступают необратимые изменения в протоплазме.

4. При охлаждении ослабляется иммунитет к фитопатогенным возбудителям. Например, огурцы в стерильных условиях без вреда переносят охлаждение до 0° С и ниже, тогда как при наличии спор грибов охлаждение до +4° С уже гибельно для растений.

Холодостойкость теплолюбивых растений определяют по выходу сока из листьев, подвергнутых давлению порядка 0,8—12 *кг/см*^{2}.

Реакция почвы и рост растений

Реакция почвы (концентрация водородных ионов) влияет на жизнедеятельность растений главным образом косвенно: изменяет подвижность питательных веществ и их доступность растениям, способствует накоплению в почве вредных веществ и развитию сопутствующей микрофлоры (бактерии предпочитают нейтральную и щелочную реакцию, а грибы — кислую). Оптимальная реакция для выращивания некоторых растений приводится ниже. Допустимые пределы изменений pH составляют 1—2 единицы pH. Растения гораздо хуже переносят подщелачивание почвы, чем ее подкисление.

Значение реакции почвы для выращивания растений

Растение	Оптимум pH	Растение	Оптимум pH
Абрикос	6,0—7,0	Брюква	5,9—7,0
Азалия	5,5—7,0	Бук	5,0—6,7
Анютины глазки	5,5—6,5	Вика	5,5—7,5
Апельсин	6,0—7,5	Виноград (многие разновидности)	6,0—7,5
Арбуз	5,5—6,5	Вишня	6,0—7,5
Астрагал	6,0—8,0	Водосбор	6,0—7,0
Баклажан	5,5—6,0	Вяз	5,5—8,0
Бегония	5,0—7,0	Георгин	6,0—7,5
Береза	5,0—6,5	Герань	6,5—8,0
Бобы	6,0—7,5		

Продолжение

Растение	Оптимум pH	Растение	Оптимум pH
Гладиолус	6,0—7,5	Люцерна	7,0—8,0
Глициния	6,0—8,0	Магнолия	5,0—6,0
Горох	6,0—7,0	Малина	5,5—7,0
Гортензия	4,5—6,5	Морковь	6,5—7,0
Гречиха	5,5—7,0	Нарцисс	6,0—7,5
Гриб-шампиньон	6,5—7,5	Овес	5,0—7,0
Груша	6,0—7,5	Овсяница	
Дельфиниум	6,0—7,5	луговая	5,0—7,0
Дуб красный	5,5—6,5	овечья	5,0—6,5
Дуб черешчатый	6,0—7,5	Огурцы	6,0—7,0
Ежа сборная	6,0—7,0	Орех грецкий	6,0—7,5
Ежевика	4,5—6,0	Осина	5,0—6,5
Ель	4,5—6,0	Пастернак	5,5—7,5
Земляника	5,0—6,5	Пекан	6,0—7,5
Ива плакучая	5,5—7,0	Пеон	6,0—7,5
Ирис весенний	4,0—5,0	Перец красный	6,5—8,0
Ирис флорентийский	5,0—6,5	Персик	6,0—7,5
Календула	6,0—7,0	Петрушка	5,5—7,5
Капуста		Пихта	5,0—6,0
кочанная	6,0—7,5	Подсолнечник	6,0—7,5
цветная	6,0—7,0	Примула	6,0—8,0
Картофель	5,0—6,5	Просо	5,5—7,0
Катальпа	6,0—8,0	Пшеница	6,5—7,5
Каштан	6,0—6,5	Райграс итальянский	6,0—7,0
Кедр	6,0—8,0	Рапс	6,0—7,5
Клевер красный	6,0—7,5	Ревень	6,0—7,0
Клен	5,5—7,0	Редис	6,0—7,5
Клюква	4,3—5,3	Рис	5,5—6,5
Конопля	6,0—7,0	Рододендрон	4,5—6,0
Костер безостый	6,0—8,0	Рожь	5,0—6,0
Крыжовник	5,5—7,0	Роза	6,0—7,5
Кукуруза	6,0—7,0	Салат	6,0—7,5
Лавр благородный	4,5—6,0	Свекла	
Лен	5,0—6,0	сахарная	7,0
Лжеакация	6,0—7,5	столовая	6,5—7,5
Лилия обыкновенная	6,0—7,5	Сельдерей	6,5—7,5
Лимон	6,0—7,5	Сераделла	6,0—7,0
Лисохвост луговой	6,0—7,5	Слива	6,0—8,0
Лиственница	6,0—8,0	Смородина черная и красная	5,5—7,5
Лук	6,5—7,5	Сорго обыкновенное	5,0—6,5
Люпин		Сосна	5,5—6,5
белый	5,5—7,0	Соя	6,0—7,0
желтый	5,0—6,0	Спаржа	6,0—7,5
синий	5,0—6,5	Суданская трава	5,5—7,0

Продолжение

Растение	Оптимум Hp	Растение	Оптимум
Табак	5,5—7,5	Флокс	5,0—6,0
Тимофеевка	5,5—7,5	Фуксия	5,5—6,5
Томат	6,0—7,5	Хлопчатник	5,0—7,0
Тополь		Хрен	5,5—7,0
канадский	6,0—7,5	Хризантема	5,5—7,0
серебристый	6,0—8,0	Цикламен	5,0—6,5
Тростник сахарный	6,0—8,0	Цинерария	5,0—6,5
Тсуга канадская	5,0—5,5	Шелковица	6,5—7,5
Турнепс	6,0—7,0	Шпинат	6,0—7,5
Тыква	5,5—7,5	Эвкалипт	6,0—8,0
Тюльпан	6,0—7,0	Яблоня	5,5—7,0
Фасоль	6,5—7,8	Ясень	6,0—7,5
		Ячмень	6,5

Солеустойчивость растений

Высокое содержание солей в почве вредно для растений тем, что затрудняет поступление воды, ухудшает коллоидно-физические свойства почвы. Кроме того, хлористый натрий, сода и сульфат натрия, которые чаще всего засоляют почву, являются токсичными сами по себе.

Солеустойчивость обеспечивается тем, что некоторые растения поглощают соли и с их помощью создают высокое осмотическое давление в тканях, другие виды повышают давление за счет накопления органических кислот и сахаров, третьи — поглощают соли и выделяют их на поверхности листьев, откуда они сдуваются ветром и т. д.

Солеустойчивость культурных растений

Засоление	Содержание солей, % от сухого веса почвы	Растения, произрастающие при данной степени засоления
Незначительное	0,1	Возможны все культуры, в том числе и кукуруза. Сказывается лишь на некоторых плодовых и овощных
Слабое	0,1—0,4	Все зерновые, кроме солеустойчивой кукурузы, сорговые, просо, полевой горох, конские бобы, фасоль, люцерна, клевер, вика, лен, дыня

Продолжение

Засоление	Содержание солей, % от сухого веса почвы	Растения, произрастающие при данной степени засоления
Среднее	0,4—0,6	Хлопчатник, рапс, ячмень, рожь, рис, спаржа, полевица белая, тимофеевка, ежа сборная, донник, пшеница и овес на сено, виноград, гранат, инжир, оливковое дерево, помидор, перец, салат, картофель
Среднесильное	0,6—0,8	Кормовая брюква, кормовая капуста, овсяница луговая, итальянский райграс, пырей нежный, сорговые, ячмень на сено, морковь, огурцы
Сильное	0,8—1,0	Сахарная свекла, шпинат, пырей западный, костер безостый, французский райграс, финиковая пальма
Очень сильное	1,0—1,5	—
Чрезвычайно сильное	1,5	—

На сильно засоленных почвах и в водоемах с высоким содержанием солей встречаются специально приспособившиеся галофиты. Их ткани без вреда переносят высокие концентрации соли и осмотическое давление в десятки и даже сотни атмосфер.

Устойчивость растений к газообразным веществам

Чувствительность к действию ядовитых газов в большинстве случаев меньше у молодых и старых листьев и больше у листьев среднего возраста, то есть она изменяется параллельно фотосинтетической активности: чем выше интенсивность фотосинтеза, тем сильнее повреждаются листья. Многолетние бобовые и злаковые травы наиболее устойчивы, пропашные и масличные культуры наименее стойки, а зерновые и овощные занимают промежуточное положение.

По Демолону токсичными дозами ядовитых газов являются следующие их концентрации.

Сероводород. Минимальная токсическая доза различна в зависимости от вида растений и составляет 0,04—0,4 *г* на 1 *м*³ воздуха.

Окись углерода. Анестезирующее действие оказывает 2,5 *г* на 1 *м*³.

Сероуглерод. 1. Для растений во время вегетации концентрация сероуглерода в атмосфере порядка 2,6 *г* на 1 *м*³ является токсичной. 2. Для плодов и семян безопасны следующие дозы (в *г* на 1 *м*³): плоды — 3,25 в течение 45 *мин*; картофель — 250 в течение 90 *мин*; картофель — 200 в течение 15 *час*; зерновые — 325 в течение 10—24 *час* в зависимости от вида.

Четыреххлористый углерод, как правило, менее вреден, чем сероуглерод. Для семян зерновых концентрация 800 *г* на 1 *м*³ нетоксична, а 200 *г* на 1 *м*³ обеспечивает дезинфекцию семян.

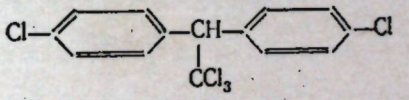
Сернистый газ. 1. Очень опасен для высших растений во время вегетации. Токсичность его проявляется при следующих дозах (в *г* на 1 *м*³): для бобовых, картофеля — 0,07 в течение 2 *час*; для гречихи предельная доза — 0,0005 в течение 1 *час*; для хвойных — 0,003 в течение длительного времени. 2. Повреждение клубней картофеля наступает при концентрации 20—50 *г* на 1 *м*³ в течение 1—3 *час*. При подходящей дозе и влажной атмосфере ростки картофеля засыхают без повреждения клубней. При поступлении газообразного SO_2 в почву растения повреждаются мало.

Синильная кислота. 1. Тепличные растения переносят концентрацию 2 *г* на 1 *м*³ в течение одной ночи; эта концентрация убивает за 45 *мин* червецов и тлей. Для плодовых деревьев предельные концентрации колеблются от 2 *г* (маслина) до 5 *г* (лимон) и 10 *г* (апельсин) на 1 *м*³. Яблони следует обрабатывать до цветения, но при низкой температуре возможны повреждения. 2. Для клубней картофеля концентрация в 20 *г* на 1 *м*³ в течение 2 *час* является опасной. Огурцы очень чувствительны к HCN. Риск повреждений ночью меньше вследствие прекращения фотосинтеза.

Хлор. После часовой обработки при концентрации 1/2000 (по весу) листья изменяют окраску и затем опадают, но через несколько дней вегетация возобновляется.

Хлорпикрин. Семена пшеницы без ущерба переносят концентрацию хлорпикрина 10 *г* на 1 *м*³ в течение 24 *час* и 40 *г* на 1 *м*³ в течение 3 *час*. Аналогичные данные получены для семян хлопчатника. Растения нисколько не страдают, пребывая в течение 1 *час* в атмосфере, содержащей пары хлорпикрина при концентрации 1/2000. Лишь через несколько часов начинают проявляться признаки повреждения хлорпикрином, а через 4—5 дней нритом. Во всех случаях листья опадают, но сами растения возобновляют рост. Выносливость растений в период покоя возрастает. При борьбе с нематодами внесение в почву 400 *кг/га* хлорпикрина не вредит сколько-нибудь заметно растениям. Полив почвы 3%-ным раствором вызывает гибель некоторых видов, но не уничтожает корневой системы многолетних растений. Подавление роста на песчаных почвах наблюдается тогда, когда концентрация раствора достигает 1/500 000. Токсическое действие в почве быстро исчезает.

Дихлордифенилтрихлорэтан (ДДТ). Часто вызывает ожоги растений.



переходит в молоко, масло, муку. ДДТ устойчив и не влияет на жизнедеятельность микроорганизмов при применяемых концентрациях.

Гексахлоран $C_6H_6Cl_6$ (ГХЦГ, γ-изомер) является сильным инсектицидом, действующим как контактный, кишечный и газообразный яд. Очень мало растворим в воде; не влияет на высшие растения при опылении 10%-ными препаратами. Снижает качество вина и вкус картофеля. Применение его в качестве инсектицида (0,5—10 *г*/*м*²) вызывает у молодых растений отклонение от нормального роста: торможение роста корней и побегов, их утолщение, закручивание и пр. Действие его сходно с действием колцихина и сказывается на наследственных качествах семян.

Этилен оказывает анестезирующее действие, начиная с дозы 0,0005 *г* на 1 $м^3$; при концентрации 0,05—0,01% по объему ускоряет созревание плодов и овощей.

Сравнительная токсичность газов по отношению к различным группам организмов

Степень устойчивости в баллах	Грибы и бактерии	Семена и склероции	Зеленые листья	Животные
1	SO_2, Cl_2	SO_2	Cl_2	HCN
2	NH_3	Cl_2, NH_3, HCN, SO_2, H_2S	—	H_2S
3	H_2S, HCN	—	NH_3, HCN	Cl_2
4	—	—	H_2S	SO_2
5	—	—	—	NH_3

Действие ионизирующих излучений на растения

Под ионизирующими излучениями понимают радиацию, энергия которой достаточна для того, чтобы вызвать ионизацию молекул и атомов. К ионизирующим излучениям относят корпускулярную радиацию (α- и β-лучи) и электромагнитное излучение (рентгеновые и γ-лучи).

Под влиянием излучений в клетках растений происходят разнообразные молекулярные и структурные нарушения, приводящие к сложной физиологической реакции растения.

При взаимодействии излучений с веществами клетки происходят радиационно-химические реакции, в которых принимают участие измененные при поглощении радиации молекулы. Важную роль в радиационно-химическом поражении играют свободно радикальные состояния продуктов радиолиза воды и других веществ клетки. Особо существенным в лучевом поражении клетки является повреждение молекул ДНК клетки. Доза ионизирующих излучений измеряется в радах (*рад* — единица поглощенной дозы, равная 100 *эрг* энергии радиации, поглощенной в 1 *г* вещества).

Доза, вызывающая гибель 100% всех особей данного вида, называется летальной, а доза, при которой выживает 50% особей или клеток,— полулетальной. Растения резко различаются по уровню полулетальных доз, в соответствии с чем их подразделяют на радиоустойчивые и нерадиоустойчивые виды. Кроме того, характер реакции растения на облучение сильно зависит от физиологического состояния его в момент облучения и от характера самого облучения. Весьма устойчивыми к действию радиации являются сухие семена, очень чувствительными — проростки и вегетирующие растения.

Одинаковые в радах дозы различных типов радиации вызывают различные реакции у растений. Эта специфика различных типов радиации количественно измеряется величиной, получившей название ОБЭ

(относительная биологическая эффективность). ОБЭ показывает, во сколько раз данный тип радиации в биологическом отношении более эффективен гамма-радиации.

Поскольку радиация разных типов отличается по характеру взаимодействия с атомами и молекулами веществ, плотность ионизованных и возбужденных молекул по пути ионизирующей частицы или кванта может существенно отличаться. Для характеристики этих свойств излучений используют понятие линейных потерь энергии, показывающих, сколько энергии излучений теряется на путь (трек) в 1 *мк*. В зависимости от величины линейных потерь энергии (ЛПЭ) говорят о редкоионизирующих и плотноионизирующих излучениях.

Энергию частиц и квантов измеряют в единицах — электрон-вольтах, равных энергии, которую приобретает электрон в ускоряющем поле в 1 *в*.

Биологическая реакция растения на действие ионизирующей радиации зависит от ряда причин: состояния в момент облучения, последующих условий выращивания, мощности дозы и т. п.

Под мощностью дозы понимают скорость накопления дозы. Выражают мощность дозы в *рад/мин*, *рад/сутки* и т. д. Если большую дозу дают в короткий промежуток времени, то говорят об остром облучении. В том же случае, когда доза растягивается на очень продолжительный срок, говорят о пролонгированном или хроническом облучении. Любой организм значительно легче переносит пролонгированное облучение, чем облучение острое, если дают одну и ту же дозу.

Использование ядерных излучений помогает решать следующие вопросы:

1. Радиационный мутагенез, благодаря которому путем облучения получают новые формы растений. Последние применяют для селекционной работы.
2. Лучевое торможение прорастания картофеля и лука как прием, позволяющий улучшать условия хранения этих продуктов.
3. Облучение пыльцы перед опылением с целью отдаленной гибридизации.
4. Облучение в сравнительно малых дозах для стимуляции роста и продуктивности растений.

Радиационные эффекты у растений подвержены более или менее существенным модифицирующим воздействиям. Вещества, которые защищают растения от лучевого поражения, носят название *радиопротекторов*. Среди радиопротекторов наиболее известными являются вещества, содержащие сульфгидрильные и аминогруппы, например, цистеамин, цистеин и др.

Радиопротектор снижает эффективность облучения, поэтому для достижения нужного лучевого воздействия дозу радиации надо увеличить в определенное число раз. Такое число получило название фактора уменьшения дозы. Вещества, которые, напротив, усиливают лучевое поражение, называются *радиосенсибилизаторами*.

Помимо радиопротектороз и радиосенсибилизаторов, которые изменяют характер лучевого поражения при их введении перед облучением, известны многочисленные приемы, позволяющие изменять ход постралиационного восстановления. В этом случае говорят о модификации лучевого поражения растений.

Практически важными величинами являются критические дозы — дозы, при которых растение сильно угнетено, но еще способно дать потомство. Эти дозы служат для выбора мутагенных воздействий.

Морфологические эффекты, обнаруживаемые при действии γ- и рентгеновых лучей на растения

Орган растения	Характер радиоморфоза	Доза облучения, *рад*
Цветки	Изменение окраски венчика	1500—5000
	Опадение бутонов и соцветий	2000
	Карликовость	2000—6000
	Фасциации	4000
	Стерильность	500—2000
	Стимуляция цветения	4000
Плоды	Изменение окраски	500—5000
	Стимуляция	500—5000
Листья	Изменение окраски	500—5000
	Скручивание	500—5000
	Сращивание	2300—3000
	Сморщивание	1000—3500
	Уменьшение размеров	2300—3000
	Нарушение жилкования	1000—1500
Корни и подземные стебли	Угнетение роста	100—25 000
	Угнетение ветвления	4000—150 000
Семена и проростки	Торможение и остановка роста	5000—100 000
	Стимуляция роста	100—5000
Стебли	Нарушение порядка листорасположения	2300—3000
	Фасциации	2300—2500
	Стимуляция роста	30—120
	Торможение и остановка роста	370—5000
	Утолщение стебля	1000

Критические дозы γ- и рентгеновского облучения для сухих семян культурных растений

Культура, сорт	Доза, тыс. *рад*	Культура, сорт	Доза, тыс. *рад*
Амарантус	64	Горчица белая	100
Бобы конские	7	сарептская	100
Брюква	35	Гранат	10
Виноград	10	Гречиха диплоидная	20
Гвоздика	15	тетраплоидная	40
Горох посевной штамбовый	5	Дыня	20
Капитал	15	Ель	0,9
Горох пелюшка мелкосемянный	50	Земляника	20
		Календула (ноготки)	15

Продолжение

Культура, сорт	Доза, тыс. *рад*	Культура, сорт	Доза, тыс. *рад*
Канареечник тростниковый	16	Пшеница твердая	15
Канатник	100	Райграс	40
Капуста кочанная	100	Рапс озимый	100
цветная	80	Регнерия	<5
Клещевина	>50	Редька	>100
Конопля	30	Редис	100—200
Кукуруза	>50	Рис	>75
Кунжут	30	Рожь	10—20
Лен	100—200	Рыжик	50
Лисохвост луговой	20	Сорго	>30
Ляллеманция	100	Сосна обыкновенная	>0,9
Мак	15	Соя	7,5—20
Махорка	50	Спирея	30
Маш	30	Тимофеевка	<10
Морковь	80	Томаты	20
Мятлик луговой	15—20	Укроп	30
Овес	25—30	Фасоль московская белая	25
Огурцы	~50	северная	25
Ольха	>10	Флокс	<5
Петуния	< 5	Хризантема	7
Подсолнечник	7	Цитрусовые (лимоны, апельсины, грейпфрут)	~2
Просо	>25	Шпинат	25
Пшеница однозернянка	<15	Шелковица диплоидная	<1
двухзернянка	>15	тетраплоидная	20
Пшеница мягкая Мильтурум	5	Ячмень	20—25
Лютесценс	15—20		

Критические дозы γ- и рентгеновского облучения для вегетативных органов растений

Культура	Органы размножения	Доза, тыс. *рад*
Виноград	Лоза	7,5
Гладиолус	Луковицы	>15
Горох	Проросшие семена	<2
Древесные породы	Покоящиеся почки	12
	Почки в период созревания	1,5
Земляника	Усы	0,15

Продолжение

Культура	Органы размножения	Доза, тыс. *рад*
Канареечник	Проросшие семена	8
Картофель	Клубни	>5
Конопля	Проросшие семена	8—10
Косточковые	Покоящиеся почки	2,5—4
Махорка	Пыльца	14—17
Смородина черная	Черенки	3
Тюльпан	Луковицы	0,600
Чеснок	»	0,100
Цикламен	»	10
Яблоня	Покоящиеся почки	5—7
Ячмень	Пыльца	2—2,5
	Проросшие семена	12

Чувствительность воздушно-сухих семян к облучению γ- и рентгеновыми лучами

Вид, сорт растения	Летальная доза, тыс. *рад*
Чувствительные растения	
Бобы черные русские, горох (разные сорта), житняк, перилла	10—15
Канареечник, костер безостый, кукуруза, лисохвост луговой, овсяница луговая	15—20
Пшеница мягкая, пшенично-пырейный гибрид, пырей ползучий, райграс, рожь, фасоль (разные сорта)	15—25
Среднечувствительные растения	
Анис, арахис, вика, горох (штамбовый, масличный, Капитал), лук репчатый, люпин желтый, люпин синий, нут, пшеница (Диамант), салат листовой, соя, укроп, фасоль (Белорусская 288, Северная, Золотая гора), чечевица, чина	25—50
Горох пелюшка, гречиха, конопля, кориандр, мак, овес, петрушка, подсолнечник (скороспелые сорта), просо, свекла сахарная, свекла столовая, томат (разные сорта), шпинат, ячмень	50—100
Устойчивые сорта	
Донник белый, донник желтый, канатник, капуста, клевер белый, клевер красный, клещевина, кунжут, люцерна синяя, лядвенец рогатый, ляллеманция, табак махорка, морковь, рапс, редька черная, рыжик, сераделла, турнепс, эспарцет	100—200
Брюква, горчица белая, кенаф, лен-долгунец, редис, репа, сурепица	200—300

Диагностика стойкости растений к неблагоприятным условиям

Физиологическая диагностика устойчивости различных видов растений или их сортов против неблагоприятных воздействий имеет огромное значение для селекционеров-растениеводов, плодоводов, лесоводов и других специалистов, занимающихся выведением новых сортов или введением в культуру новых видов растений. Поскольку свойства устойчивости (засухоустойчивости, зимостойкости, холодостойкости, иммунитета к грибным и бактериальным заболеваниям и т. д.) обладают весьма комплексным характером, для их физиологической диагностики обычно используют сравнительно простые показатели.

Стойкость растений к перенесению неблагоприятных условий осуществляется двумя принципиально различными механизмами. В одних случаях она обусловлена тем, что при действии вредного фактора растение замедляет или прекращает рост, пассивно переживает неблагоприятное время и легко возобновляет рост при прекращении неблагоприятного воздействия. В других случаях, напротив, стойкость обеспечивается тем, что растение обладает активным биохимическим аппаратом большой емкости и буферности, не изменяющим существенно своей деятельности при неблагоприятных условиях. В первом случае растение пассивно переживает неблагоприятное воздействие, во втором оно активно преодолевает его. Механизм устойчивости может быть комбинированным и состоять в определенные периоды онтогенеза в заторможении роста и вхождении растений в глубокий покой или в усилении жизнедеятельности при неблагоприятных условиях в другие периоды. Поэтому для диагностирования стойкости растений необходимо определить сначала, какой тип стойкости существенен в каждом конкретном случае.

В случае устойчивости пассивного перенесения неблагоприятных факторов меньшая оводненность тканей, более высокое содержание сухого вещества в растениях, в частности сахаров, более высокое осмотическое давление клеточного сока, меньшая проницаемость протоплазмы, бо́льшая стойкость к завяданию и другие признаки сухой, ксероморфной организации связаны с более слабым ростом, позднеспелостью растений и, как следствие, повышенной устойчивостью. Определение указанных показателей часто кладут в основу диагностики. Иногда используют и другие показатели, прямая связь которых с устойчивостью не всегда очевидна.

Содержание растворимых в воде тормозителей в клубочках сахарной свеклы коррелирует с позднеспелостью растений из этих семян и тем самым с устойчивостью растений к заболеваниям. Определение тормозителей методом биопроб может служить отличным диагностическим признаком, тем более, что семена после извлечения из них тормозителей можно использовать для посева. У пшеницы при набухании семян выделяется в воду тем больше фосфора, чем меньше морозостойкость.

В случае устойчивости, связанной с активным преодолением неблагоприятных условий, используют более сложные методы: определение физиологических показателей во время или после обработки растений соответствующим фактором (холодом, теплом, сухостью и т. д.), сохранение более высокого уровня жизнедеятельности — активности ферментов, интенсивности фотосинтеза, дыхания или поглощения веществ, более высокой оводненности, меньшей проницаемости протоплазмы, дыхательного коэффициента, равного 1, и т. п. Стойкость положительно связана с уровнем окислительно-восстановительных процессов, который

определяется как активностью окислительных ферментов (каталазы, пероксидазы), так и содержанием аскорбиновой кислоты и глютатиона.

МЕТОД КРАХМАЛЬНОЙ ПРОБЫ ДЛЯ ДИАГНОСТИКИ ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ ПО П. А. ГЕНКЕЛЮ

Листья определенного яруса, отделенные от растения, подвергают завяданию на воздухе в тени в течение 2—3 часов. Затем лист или его небольшую часть (4—5 $см^2$) обесцвечивают спиртом и производят пробу на крахмал раствором иода в иодистом калии. Полученные результаты выражают глазомерно по четырехбалльной системе. Засухоустойчивые растения сохраняют более высокую синтетическую способность и содержат больше крахмала, чем растения с низкой устойчивостью. Метод особенно пригоден для растений с большим количеством крахмала в листьях. Естественно, что в опытах сравниваются растения одного вида, но получившие различную обработку, изменившую их засухоустойчивость.

ДИАГНОСТИКА ЖИВЫХ И МЕРТВЫХ ТКАНЕЙ

Плазмолитический метод. Срезы сочных тканей помещают на один — два часа в 10%-ный раствор сахарозы. У мертвых клеток плазмолиз (потеря полупроницаемости) не наступает, что проверяют с помощью микроскопа.

Окрашивание. Раствор метиленового голубого (100 *мг/л*) в 2,5%-ном KH_2PO_4 через несколько минут окрашивает мертвые и нежизнеспособные клетки в синий цвет. Живые клетки окрашиваются значительно медленнее. При окрашивании акридиновым оранжевым (200 *мг/л*) через 5—10 *мин* живые клетки флуоресцируют зелено-желтым светом, а поврежденные и мертвые — оранжево-красным. Для определения жизнеспособности семян применяют окрашивание.

Флуорометрический метод. Живые ткани (в ультрафиолете) флуоресцируют обычно слабее, чем мертвые, убитые ткани (соответственно голубое и желтовато-розовое свечение).

Диагностика по проницаемости протоплазмы. У мертвых и поврежденных тканей проницаемость, измеряемая по экзосмосу веществ, резко увеличивается.

Диагностика по наличию биоэлектрического потенциала (БЭП). У мертвых тканей и органов БЭП отсутствует, у поврежденных он обычно в десятки раз ниже нормы (в первые моменты повреждения возможно резкое возрастание БЭП вследствие появления так называемых раневых потенциалов).

Поглощение радиоактивных изотопов корнями целых растений. У ослабленных растений поступление и особенно передвижение в надземную часть сильно задерживается.

Метод отращивания. Растения помещаются в благоприятные условия и через одну-две недели визуально определяется их жизнеспособность.

РАЗДЕЛ XI

РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

Рост является важнейшим интегральным процессом в жизни растений, что отразилось даже в самом их названии. В отличие от животного организм растения растет на протяжении всей жизни; многие живые клетки растения потенциально способны к дальнейшему росту. Клетки, потерявшие такую способность, со временем переходят в категорию неживых тканей (сосуды ксилемы, склеренхима, вместилища, наружная корка и т. п.).

Рост состоит в необратимом увеличении размеров растения, обусловленном делением клеток и увеличением их объема. Рост отдельной клетки связан с накоплением протоплазмы и развитием внутриклеточных элементов, увеличением вакуоли, утолщением клеточной оболочки, приобретением характерной формы и необходимых функциональных признаков.

Под термином рост понимают не только увеличение размеров растения, но и явление формообразования, т. е. возникновения новых органов и их дифференциации.

Рост является результатом согласованного взаимодействия многочисленных физиолого-биохимических процессов и поэтому наилучшим образом характеризует физиологическое состояние растения. Конечной целью растениеводов и физиологов является получение максимального роста растений и вообще — управление ростовым процессом.

Под развитием понимают качественные изменения в структуре и функциях растительного организма при прохождении им жизненного цикла — онтогенеза. Развитие тесно связано с ростовыми процессами, однако оно не тождественно росту, поскольку последний можно рассматривать в основном как количественное увеличение массы растения. В отдельные моменты может происходить развитие, т. е. накопление новых качественных изменений, не сопровождающееся видимым ростом, и, наоборот, могут осуществляться ростовые процессы, не сопровождающиеся качественными изменениями, которые соответствуют развитию. Таким образом, иногда рост и развитие как бы отделяются друг от друга, однако в нормально функционирующем организме рост и развитие переплетаются как две неразрывные стороны одного процесса — онтогенеза, в котором проявляются диалектические переходы количества в качество.

Развитие растений с момента прорастания семени или весеннего пробуждения почек и до образования новых семян и закладки зимующих почек протекает в условиях изменяющейся внешней среды. В процессе эволюционно-исторического развития у растений выработалась способность приспосабливать свое индивидуальное развитие (онтогенез)

к климатическим и иным факторам той местности, в которой они произрастают. Растения при этом как бы ориентируются во времени, ускоряя или замедляя свое развитие в соответствии с температурой, длиной дня и ночи, интенсивностью и спектральным составом света и т. д., и своевременно переходят к генеративной фазе или к состоянию покоя.

В ходе индивидуального развития изменяются требования растения к условиям окружающей среды. Так, озимые злаки в начале развития требуют определенного периода пониженных температур, при которых они проходят стадию яровизации; в дальнейшем злаки вступают в световую стадию и успешно развиваются при достаточно продолжительном освещении в течение суток. В соответствии с определенным комплексом условий весь цикл развития растений делят на несколько качественных этапов — стадий или фаз развития. Разумеется, для однолетних и многолетних растений и видов растений различного географического происхождения стадии развития не могут быть одинаковыми.

Словарь

Аблакатировка — прививка сближением, которая заключается в сращивании побегов двух растущих рядом растений, без отделения побегов от ствола; для этого на подвое и привое делают длинные плоские срезы коры; соединенные по этим срезам ветви бинтуются лыком.

Автономный покой — глубокий покой, отсутствие роста, обусловленное настолько сильными внутренними причинами, что даже предоставлением покоящемуся органу благоприятных внешних условий нельзя вызвать рост. У почек древесных пород состояние глубокого покоя наблюдается осенью и в начале зимы и проходит после более или менее длительного охлаждения.

Автотропизм — способность органов выпрямлять тропические изгибы после того, как раздражение, вызвавшее изгиб, перестало действовать.

Апоплексия деревьев — внезапное усыхание, вызванное воздействием таких факторов, как поражение вредителями и болезнями, недостаточность питания, затопление почвы и т. п.

Аффинитет — сродство, физиологическая совместимость привоя и подвоя.

Ведьмины кольца — появление плодовых тел некоторых гифомицетов или плесневых грибов в виде колец, обусловленное особенностями субстрата и размножения (ростом) мицелия гриба. Иногда так называют и концентрические куртины высших растений, размножающихся вегетативно, например пырея.

Ведьмины метлы — заболевание, вызванное грибом (*Exoascus, Taphrina*) и проявляющееся в частом и беспорядочном ветвлении побега, например, у вяза, клена.

Вивипария — живорождение, вегетативное размножение в области цветков. Например, образование почек размножения в соцветиях некоторых видов мятлика (*Poa bulbosa* L., *P. alpina var. vivipara*) или живородящего лука (*Allium scorodoprasum* L., *A. vineale* L.).

Вторичное цветение — цветение растений в несвойственное для них время года (обычно позже нормального срока), или несвоевременное (безвременное) цветение. Наблюдается у очень многих растений: однолетних, распускающих цветки из спящих почек осенью, двухлетних, преждевременно прошедших яровизацию (цветушность), и многолетних, у которых почки распускаются либо с опозданием, либо раньше срока. Вызывается нарушением обычного хода внешних условий, повреждениями растений, засухой, заморозками, похолоданиями и др. Обычно вторичное цветение протекает нормально и при наличии благоприятных условий приводит к образованию нормальных плодов.

Гигантизм — сильное разрастание клеток и увеличенный рост растений, связанные, в частности, с увеличением ядерной массы и количества нуклеиновых кислот при полиплоидии.

Гигроскопические движения — движения отмерших частей растений, вызываемые неодинаковой гигроскопичностью составляющих их тканей, которые при высушивании сокращаются, а при увлажнении удлиняются, приводят к резкому раскрыванию плодов и разбрасыванию семян у многих растений из семейств бобовых и крестоцветных; способствуют зарыванию в почву зерновок ковыля и т. д.

Гипонастия — более быстрый рост на морфологически нижней стороне органа, имеющего дорзивентральное строение (например, у листа, лепестка и т. п.); в результате такого роста орган изгибается кверху или внутрь. Гипонастия приводит к закрыванию цветков (явление, противоположное эпинастии).

Гормоны — вещества высокой физиологической активности, вырабатываемые в какой-либо части живого организма и перемещающиеся в другую часть, где они оказывают возбуждающее или угнетающее действие на те или иные функции. Растительные гормоны называют фитогормонами.

Движение протоплазмы — непрерывное струйчатое или круговое циркулирование протоплазмы внутри клетки. Наиболее удобно наблюдать в мицелии сапролегниевых грибов, в гигантских клетках харовых водорослей (*Nitella*), в клетках валлиснерии (*Vallisneria spiralis*), элодеи, эпидермисе внутренних чешуй лука, листьев традесканции, в волосках тыквы, крапивы, тычиночных нитях традесканции. Движение ускоряется при поранении объекта или при обработке гистидином. Может использоваться как очень чувствительный тест на фитонциды и разного рода раздражители. Скорость движения порядка 20—170 *мкм/сек* (максимально до 10 *мм/мин.*).

Декапитация — обезглавливание, то есть, удаление точки роста стебля, колеоптиля, корня.

Дефолиация — сбрасывание листьев растениями, вызываемое действием химических веществ либо происходящее естественным путем; связано с образованием отделительного слоя у основания черешка листа. Дефолиация управляется фитогормонами, в частности ИУК, абсцизином, этиленом и др. На практике применяется дефолиация хлопчатника для ускорения созревания коробочек и облегчения машинной уборки хлопка.

Диагеотропизм — поперечный геотропизм, расположение органов, например корневищ многих растений, перпендикулярно направлению действия силы тяжести, т. е. горизонтально.

Диатропизм — поперечный тропизм, т. е. расположение какого-либо органа перпендикулярно направлению действующего раздражения; свойствен преимущественно боковым органам растений, в особенности листьям, где имеет место диафототропизм — расположение листовых пластинок перпендикулярно направлению падающих лучей.

Закон количества раздражения — произведение силы раздражения и его длительности, вызывающее определенный эффект,— есть величина постоянная.

Ивановы побеги — молодой прирост на дубе, вязе, липе, иве, акации, гледичии и многих других деревьях, появляющийся как следствие вторичного сокодвижения летом, в июне (на Иванов день); отличаются яркой, светлой зеленью на фоне более темной старой листвы.

Кардинальные точки — три точки на оси абсцисс в графиках зависимости физиологических процессов от изменения какого-либо фактора (например, температуры): минимум, оптимум и максимум. При оптимальном значении фактора наблюдается наибольшая интенсивность физиологического процесса.

Карпотропизмы — растовые движения, которые направлены на защиту созревающих плодов, на зарывание их в почву, например у арахиса *(Arachis hypogaea)*, или же, подобно нутационным движениям, способствуют рассеиванию семян.

Кокосовое молоко — жидкий эндосперм плодов кокосовой пальмы; является богатейшим источником многих физиологически активных веществ, химическая природа которых полностью еще не установлена. Используется при культуре изолированных тканей в качестве добавки (150—250 *мл* на 1 *л* раствора). Обеспечивает нормальную дифференциацию и получение целого растения из отдельной клетки. Сходным действием обладают также вещества из эндосперма кукурузы в молочной стадии зрелости, эндосперма незрелого конского каштана (стеклообразная масса) и из плодов грецкого и черного орехов.

Копулировка — прививка черенком, состоящая в сращивании с подвоем отрезка однолетнего побега с несколькими почками (привоя), причем нижний конец черенка срезается косо; простой копулировкой называют сращивание черенка с подвоем, имеющим одинаковую с ним толщину; если привой тоньше подвоя, применяют копулировку в расщеп или под кору сбоку.

Корреляции — зависимость развития одних органов или частей организма от других, а также взаимосвязь физиологических процессов, протекающих в организме; например, связь между ростом главной оси и боковых органов или взаимная обусловленность процессов питания и дыхания. Вещества, нарушающие коррелятивные связи между листьями и пазушными почками, таковы: гликохолат натрия, триодбензойная кислота, 9-антраценкарбоновая кислота, эозин и другие соединения, которые задерживают передвижение ауксина в растении.

Латентный — скрытый, не обнаруживающий себя. Латентный период роста, развития болезни или лучевого поражения — период скрытого накопления материальных основ последующего роста или токсинов и т. п., которые проявляют себя впоследствии.

Летальный — смертельный, обреченный на гибель.

Магнитотропизм — усиление роста корней, ориентированных в направлении южного полюса Земли или южного полюса искусственного постоянного магнита. При ориентации корня в противоположном направлении рост проростка ослабляется.

Мацерация — естественное или искусственное разъединение клеток ткани в результате разрушения межклеточного вещества, пектина.

Медвяная роса — сладковатая жидкость, выделяемая пораженными спорыньей колосьями ржи; служит для распространения спор с насекомыми. Медвяной росой называют также сахаристые массы на листьях липы, клена, вяза и других растений, образующиеся под действием тлей или неблагоприятных условий. Сахаристые массы содержат преимущественно сахарозу; после накола тли сок может выделяться неде-

Ментор — взрослое растение, соединенное прививкой с молодым, обычно гибридным сеянцем для передачи ему определенных свойств; ментор может быть как подвоем, так и привоем. Метод разработан и применен И. В. Мичуриным.

Меристины — регуляторы эмбрионального роста.

Мозаика листовая — взаимное расположение листьев, благодаря которому они не затеняют друг друга; обычно наблюдается у теневыносливых растений (плюща, вяза, клена, липы и др.).

Настия — ненаправленное активное движение органов растения, обусловленное внешним раздражением и соответствующее их строению и функции (например, открывание цветков под действием тепла — термонастия, света — фотонастия, закрывание их с наступлением ночи — никтинастия).

Некрогормоны — раневые гормоны; вещества, образующиеся при распаде поврежденных тканей и способные вызвать деление покоящихся клеток и заживление раны у растений.

Некроз — омертвление какой-либо части организма при продолжающейся жизни целого организма; вызывается действием различных неблагоприятных факторов: перегревом, морозом, ядовитыми веществами и т. д.

Нектар — водные растворы различных сахаров с небольшой примесью других органических веществ, прежде всего, ароматических, которые выделяются в цветках специальными железами — нектарниками для привлечения насекомых-опылителей.

Никтинастия — обозначение для так называемых движений «сна», т. е. складывания листьев, закрывания цветков и соцветий на ночь для уменьшения иррадиации.

Нутация — круговые или качательные движения растущих органов растений; вызываются неравномерным ростом органа с разных сторон. Нутация наблюдается у верхушек стеблей всех растений, но особенно хорошо она выражена у растущих усиков и вьющихся стеблей. У большинства растений вращение происходит слева направо (по часовой стрелке).

Окулировка — прививка глазком; заключается в пересадке почки с кусочком коры или коры и древесины под кору подвоя, на которой перед этим делают Т-образный надрез.

Олигодинамическое действие — сильное действие, оказываемое на процессы в живом организме ничтожными количествами какого-либо вещества; подобным действием обладают ферменты, ауксины, витамины, микроэлементы.

Онтогенез — индивидуальное развитие живого организма от зарождения до естественной смерти.

Пестициды — обобщенное название химических средств борьбы с насекомыми-вредителями (инсектициды), возбудителями болезней растений (фунгициды), с сорными травянистыми растениями (гербициды), с сорной древесно-кустарниковой растительностью (арборециды), с водорослями (альгициды) и т. д.

Полярность — характерное для растений различие между морфологически верхней и нижней частью их тела; проявляется даже в небольших отрезках растений, а иногда и в отдельных клетках. Полярность выражается, например, в том, что стеблевые черенки развивают побеги из своего морфологически верхнего конца, а корни — из нижнего, даже если поместить черенок верхним концом вниз.

Порог раздражения (чувствительности) — минимальная интенсивность раздражения для того, чтобы вызвать возбуждение чувствующего органа.

Постфлоральный период развития — время от цветения до созревания плодов.

Презентации время — наименьшая продолжительность действия раздражителя, которая необходима для появления видимой реакции растения, даже после прекращения раздражения; время презентации обратно пропорционально интенсивности раздражения.

Пролификация (пролиферация) — прорастание цветка; состоит в сильном удлинении цветочной оси и образовании над цветком побега или нового цветка.

Проросток — растение от момента прорастания зародыша до перехода на самостоятельное питание.

Раздражения количество — произведение интенсивности раздражающего фактора на время его воздействия.

Раздражения порог — минимальное количество раздражения, способное вызвать ответную реакцию.

Раздражитель — внешний фактор, вызывающий определенную, но чаще — общую неспецифическую реакцию организма.

Реверсия (обращение) фотопериодической индукции состоит в том, что растения, не получившие полного фотопериода, постепенно возвращаются в вегетирующее состояние. Это же достигается декапитацией и удалением почек у полностью фотопериодически индуцированных растений.

Регенерация — восстановление организмом утраченных частей тела; это свойство лежит в основе вегетативного размножения и обусловлено тотипотентностью и способностью клеток к неограниченному росту.

Ремонтантные растения — растения, цветущие и плодоносящие несколько раз в году (например, некоторые сорта роз, цитрусовых, земляники).

Реотаксис — движение организмов навстречу току воды (положительный реотаксис).

Репродуктивные органы — органы, связанные с функцией полового размножения (например, цветок, плод, семя).

Реституция — восстановление целого растения или органа из части (иногда незначительной); наблюдается, например, у бегонии рекс, бриофиллума и других растений. Методом культуры изолированных тканей удалось получить плодоносящие растения моркови и цикория из одной клетки корня.

Ротационное движение — круговое движение протоплазмы; наблюдается в клетках, в которых весь протопласт сосредоточен в постенном слое, а центральная часть клетки занята крупной вакуолью.

Сейсмонастия — движение органов растений, представляющее собой ответ на удар или сотрясение; эти движения связаны с изменением тургора в клетках. Например, общеизвестное закрывание листьев стыдливой мимозой *(Mimosa pudica* L.), складывание листочков кислицей обыкновенной *(Oxalis acetosella)* или лепестков соцветий маргариткой *(Bellis perennis)*. Наблюдается также у тычинок василька и барбариса.

Секреторные клетки — выделительные клетки, в которых концентрируются продукты выделения растений; например, клетки, вырабатывающие эфирные масла в листьях лавра, тюльпанного дерева, в корневищах копытня и др.

Секреты — вещества, вырабатываемые выделительными клетками и остающиеся внутри растения.

Сокодвижение — усиленное передвижение пластических веществ в восходящем направлении в деревьях, сопровождающееся мобилизацией отложенных в древесине и корнях запасных веществ. Главное сокодвижение — весной; часто бывает вторичное сокодвижение летом, сопровождающееся вторичным приростом.

Структура урожая. В общей форме — это соотношение между основными компонентами урожая, например: зерно/солома, солома/полова, ботва/корнеплоды, надземные части/корни и т. д. Детально — это число растений на гектаре, число соцветий на растении, число цветков в соцветии, число семян в цветке, вес семени и т. д. Служит для характеристики биомассы культурного или естественного фитоценоза.

Таксис — обусловленное внешним раздражением движение свободно перемещающихся живых существ по направлению к источнику раздражения или от него. Например, хемотаксис или фототаксис плазмодия, зооспор и т. д. Направление таксических движений определяется жизненными потребностями организмов; например, фотоассимилирующие водоросли движутся к источнику света (положительный фототаксис), аэробные бактерии стремятся в зоны, богатые кислородом (положительный аэротаксис); половые клетки у мхов и папоротников движутся к архегонию, привлекаемые выделяемыми окси- и аминокислотами.

Термотропизм — рост органов растений, обусловленный односторонним действием тепла или холода.

Тигмонастия — реакция на прикосновение; например, складывание тычиночных нитей у некоторых сложноцветных (васильки), у барбариса и магнолии или лопастей рыльца у губастика *(Mimulus)*, а также закрывание чувствительных ресничек у росянки.

Травматины — вещества, образующиеся при поранении тканей и вызывающие возобновление клеточных делений; сходны с некоторыми кининами. Травматиновая кислота: 1-децен-1,10-дикарбоновая кислота, $HOOC—CH=CH—(CH_2)_7—CH_2—COOH$.

Трансплантация — прививка, пересадка части одного растения на другое, с которым первое срастается.

Тропизм — активное, самостоятельное ростовое движение (изгиб или искривление) частей растения по направлению к источнику раздражения или от него, вызванное внешним раздражением. Различают положительный и отрицательный фототропизмы стеблей, корней и листьев, изгибающихся к источнику света, от него или располагающихся перпендикулярно (плагиотропно) к падающему свету. Геотропизм проявляется под действием силы тяжести и позволяет растению сохранять вертикальное направление роста корней и стеблей, а также горизонтальное расположение листьев. Хемотропизм, гидротропизм, аэротропизм — рост корней по направлению к оптимальному содержанию химического вещества, воды или кислорода. Радиотропизм — ростовые изгибы по отношению к источнику радиоактивных излучений.

Тигмотропизм — движение от предмета, к предмету или вокруг предмета, который соприкасается с растущим органом (этот тип движения распространен у цепляющихся органов вьющихся растений). Травматотропизм — движение, которое позволяет избежать соприкосновения с острыми предметами, травмирующими орган.

Тургорные движения — обусловленные изменениями тургесцентности и напряженности тканей движения. Например, складывание листочков у мимозы, происходящее из-за быстрого спада тургора в подушечках, скручивание и раскручивание листьев злаковых в жаркие часы дня, раскрывание плодов бальзамина и др.

Фасциация — уродливое изменение стеблей, соцветий, иногда ягод; орган при этом становится плоским, лентовидным. Фасциации встречаются у ольхи, бузины, ясеня, полыни, черной смородины, лилий и других растений. Их появление связывают с обильным, тучным питанием на хорошо увлажненных, богатых перегноем почвах.

Физиологическая спелость — такое состояние у злаковых, между восковой и полной спелостью, когда отложение запасных веществ в зерновках прекращается, но опадения зерновок еще не происходит. Считается лучшим временем для уборки, за исключением пивного ячменя или зерновых, убираемых на посевной материал.

Филогенез — процесс эволюционно-исторического развития данной формы животных или растений (семейства, рода, вида, разновидности и т. п.).

Фитоморфозы — морфологические изменения, возникающие под воздействием паразитических грибов или высших растений. Например, галлы, или фитоцецидии.

Фотопериодизм, фотопериодичность — потребность растения в определенном соотношении светлого и темного периодов суток для развития цветочных зачатков и перехода к цветению. Растения делят на *длиннодневные*, которым для нормального развития цветков необходимо не менее 12 *час* светлого времени, *короткодневные*, которые требуют ежедневно не более 12 *час* освещения; и *нейтральные* растения, у которых развитие генеративных органов не зависит от продолжительности освещения.

Фотопериодическая индукция — выращивание растений при необходимом для них соотношении дня и ночи, после чего они приобретают способность переходить к цветению.

Циркуляционное движение — струйчатое движение протоплазмы в клетках, когда протоплазма движется многочисленными тонкими струйками в различных направлениях.

Чечевички — поры в коре древесных растений; обеспечивают газообмен внутренних тканей стебля.

Экскреторные клетки — клетки, выделяющие те или иные вещества наружу (клетки железистых волосков и нектарников).

Экскреты — вещества, вырабатываемые клетками и выделяемые во внешнюю среду.

Этиоляция — вытягивание, утончение, усиленный рост в длину; сопровождается пожелтением зеленых частей растения в темноте или под влиянием гиббереллина.

Основные формулы роста растений

Рост многоклеточных растений является суммарным выражением роста, размножения и дифференциации отдельных слагающих его клеток. Внешне одинаковый прирост побега или корня может быть обусловлен разными механизмами: увеличением числа одинаковых по размеру клеток либо увеличением размеров клеток при неизменном их числе и т. д. Рост отдельной клетки, прекратившей деление, состоит из *фазы растяжения*, когда происходит накопление массы протоплазмы, развитие клеточных структур (особенно вакуолей) и растягивание клеточной стенки вследствие разрыхления целлюлозной мембраны и вставки новых микрофибрилл клетчатки (причем величина клетки возрастает в десятки раз), и из *фазы дифференциации*, когда увеличение клетки прекращается, стенки пропитываются пектином или одревесневаются и все части клетки приспосабливаются к выполнению надлежащих функций.

Рост отдельных клеток и суммарный рост при константных условиях подчиняются математическим закономерностям и могут быть описаны уравнениями.

Удельная скорость роста (r) — прирост массы растения или его отдельного органа в единицу времени, который рассчитывается по формуле предложенной Блекманом,

$$r = \frac{\lg \frac{W_1}{W_0} 2{,}3026}{t},$$

где W_0 — начальный вес сухого вещества; W_1 — конечный вес сухого вещества; t — промежуток времени между определениями W_0 и W_1.

Относительный или процентный рост (R) — прирост, вычисленный в % от исходного веса растения или органа,

$$R = \frac{(W_1 - W_0)}{W_0} \cdot 100,$$

где W_1 — параметр, характеризующий размеры растения в момент измерения, W_0 — исходные параметры.

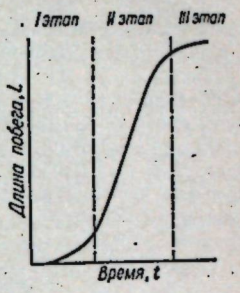


Рис. 52. Типичная кривая роста побега.

Абсолютная скорость роста (K) — величина прироста за какой-либо промежуток времени, отнесенная к единице времени,

$$K = \frac{W_2 - W_1}{t_2 - t_1},$$

где W_1 и W_2 — параметры растения или его отдельного органа в моменты времени t_1 и t_2.

Рост побега, корня, листа или любого иного образования характеризуется замедленным начальным этапом, более быстрым вторым этапом и постепенным замедлением перед остановкой роста (рис. 52). Поэтому графическое изображение абсолютного прироста органа напоминает латинскую букву S, а относительных приростов — греческую букву Ω.

Уравнения роста для этих этапов таковы:

$$\text{I этап } L_t = L_0^{e\alpha t}, \quad \text{II этап } L_t = KL_0, \quad \text{III этап } L_t = L_0^{\varepsilon - \theta t},$$

где L_0 — длина побега в начальный момент;
L_t — длина побега в момент t;
α, θ, k — константы роста.

Максимальная скорость роста, *мм/мин*

Большинство растений	0,0005
Побег тыквы	0,1
Побег бамбука	0,15
Листовое влагалище банана	1,1
Пыльцевые нити трав	1,8
Спороносец гриба диктиофоры	5,0

ХАРАКТЕРИСТИКА КОРНЕВЫХ СИСТЕМ

Глубина проникания корней в почву, *м*

Бобы	1,70	Люцерна	5,0 (16,0)
Вика озимая (мохнатая)	1,1—2,2	Мак	0,57—0,8
Вика яровая	0,89—2,4	Подсолнечник	1,3—2,7
Горох	0,8—1,57 (2,1)	Просо	0,8—1,06
Гречиха	0,8—1,02	Пшеница	
Картофель	1,1—1,6	озимая	1,1—2,2 (2,8)
Клевер	1,0—3,0	яровая	1,1—2,0
Конопля	0,8—1,06	Рапс озимый	2,9
Кукуруза	1,06—2,2 (2,56)	Рожь озимая	1,0—2,12
Лен	0,8—1,11	Свекла	0,8—2,8
Люпин	1,33—2,84	Фасоль	0,80—0,89
		Ячмень яровой	1,57—2,2 (2,6)

Диаметр корневой системы, *м*

Картофель	1,10	Овес	0,80
Кукуруза	1,80	Свекла	1,30
Лен	0,70	Ячмень	1,00

В полевых условиях длина корней одного растения кукурузы без корневых волосков составляет 50—700 *м*. В пахотном горизонте длина скелетных корней у пшеницы — 18—80, у ржи — 26—100, у льна — 45 *м*. Длина корней люцерны в 1 $м^3$ почвы на первом году жизни 1,8 — 45,8 *км*, а на втором году — 37,8—176,2 *км*.

Объем почвы, пронизываемый корневыми волосками (принимая их длину равной 0,5 *мм*), за вегетационный период составляет не менее 4—20% объема корнеобитаемого слоя почвы. Длина корневого волоска равна 0,15—8,0 *мм*, в среднем 0,5 *мм*. Число корневых волосков на 1 $мм^2$ поверхности корня у кукурузы составляет — 420 шт.

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ КОРНЕЙ

Известно множество приемов исследования корневых систем. Приводим краткий обзор наиболее часто используемых методов.

Изучение корней в водных культурах применяется очень часто. Однако следует отметить, что корни в водной культуре развиваются не так, как в почве (например, могут отсутствовать корневые волоски). Кроме того, у них может быть нарушен обмен веществ; корни в воде не имеют фиксированного положения, что затрудняет изучение тропизмов.

Выращивание растений на полутвердой питательной среде. В качестве среды используют питательный раствор, содержащий 0,5—1,5% агара или 1—3% желатины для изучения тропизмов, корневых выделений и т. п. Применяется в краткосрочных опытах. Недостаток этого метода состоит в затрудненной аэрации и невозможности полива, из-за чего среда сморщивается.

Выращивание растений в гравийной культуре. Вместо гравия можно использовать стеклянные горошины или гранулированный полиэтилен, легко отделяющиеся от корней без их повреждения.

Выращивание растений в ящиках и сосудах со стеклянными стенками, через которые ведутся наблюдения. Стеклянные стенки должны быть закрыты темным материалом.

Выращивание растений в сосудах, ящиках и лизиметрах с насыпной или вставленной ненарушенной почвой. Корневая система изучается после ее отмывки, для чего применяют сита и доски с гвоздями, фиксирующими положение корней.

Метод скелета. Корни раскапывают по ходу их в почве и схематически изображают на рисунках в виде горизонтальной или вертикальной проекции всей либо части корней системы.

Метод среза (профиля) осуществляется таким путем: выкапывают несколько параллельных траншей, пересекающих горизонтальные корни. Подсчитывают количество срезов и их расположение наносят на план.

Метод траншеи заключается в отмывке целой корневой системы или ее части на срезе траншеи, причем траншея может быть расположена вдоль или поперек рядков посева. Отмывка производится струей воды под давлением из водопровода, опрыскивателя, автоцистерны. Корневая система фотографируется, зарисовывается и т. д.

Метод монолита. Из корнеобитаемого слоя последовательно вырезают части в виде прямоугольных параллелепипедов — монолитов. Каждый монолит отмывают отдельно. Результаты количественного учета корней изображают на плане.

Метод проб (или вольного монолита). Монолиты отбирают не во всем слое, а в некоторых местах со средним содержанием корней. Полученные результаты интерполируют на весь корнеобитаемый слой.

Метод бура. Бурами различной конструкции отбирают пробы почвы с корнями на разной глубине и в разных точках корнеобитаемого слоя, которые затем отмывают на ситах. Для лучшей отмывки корней от почвенных частиц используются ультразвук и стиральные вибромашины. Чем больше бур, тем точнее результаты.

Метод стационара (или стекол). Повседневное наблюдение за ростом корней проводят через стекла, установленные в почве в горизонтальном, наклонном или вертикальном положениях. Траншею для наблюдений закрывают щитами или устраивают специальные корневые домики, или радиксарии.

Метод радиоактивных индикаторов. Изучение глубины и ширины распространения корней в почве путем послойного внесения инжектором малоподвижного в почве радиоактивного изотопа, например P^{32}. Позволяет определить границы распространения корней, а также скорость их роста.

ИЗМЕРЕНИЕ ОБЪЕМА КОРНЕЙ

Объемомер Д. А. Сабинина и И. И. Колосова переменной чувствительности состоит из достаточно глубокого и широкого цилиндра, в который можно погрузить корневую систему. По мере роста растений следует брать объемомеры большего размера. Сбоку цилиндра, примерно на высоте 2—2,5 *см*, припаяна стеклянная трубка, которая через короткую резиновую трубку соединена с калиброванной трубкой с внутренним диаметром около 2,5 *мм*. Калиброванная трубка укрепляется так, чтобы ее можно было поворачивать вверх и вниз. В цилиндр наливают воду, пока она не покажется в калиброванной трубке. Угол наклона трубки определяет чувствительность прибора: чем горизонтальнее трубка,

тем чувствительнее прибор, но тем меньшие объемы корней доступны измерениям. Заметив исходное положение мениска в трубке, в цилиндр погружают корневую систему. При этом мениск в калиброванной трубке передвигается вверх. Отметив второе положение, извлекают корни и доливают в цилиндр воду до первой отметки, чтобы возместить потерю воды, унесенной корнями. Затем из бюретки доливают определенное количество воды до второй отметки, которое соответствует объему корней.

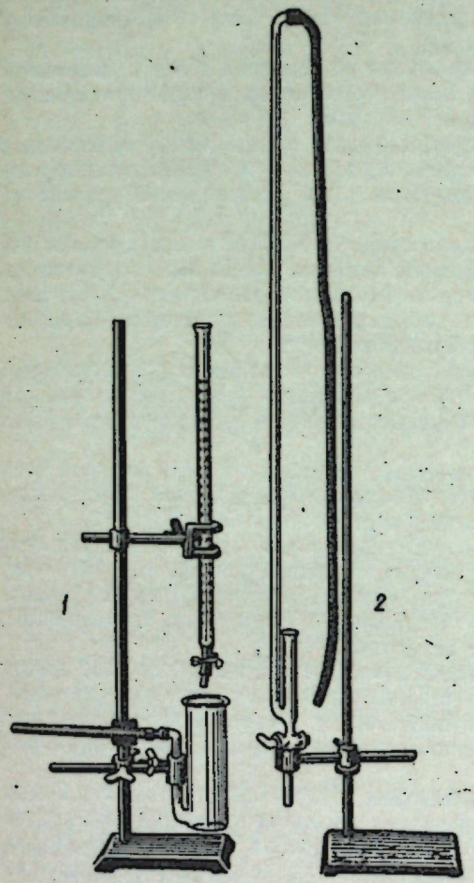


Рис. 53. Объемомеры:
1 — по Колосову и Сабинину; *2* — по Ширшову.

Объемомер В. А. Ширшова, применяемый для измерения мелких объектов, состоит из трубки диаметром 5—10 *мм* с небольшой воронкой вверху и сливным краном внизу. Выше крана к трубке припаяно колено, от которого кверху отходит капиллярная трубка с делениями (цена деления 0,01 *мл* внутренний объем 1,0 *мл*). К верхнему концу капиллярной трубки присоединяется резиновая трубка с грушей. В цилиндр наливают воду до постоянной отметки, затем погружают корни, вследствие чего вода несколько повышает свой уровень. При помощи резиновой трубки отсасывают воду из цилиндра, доводя уровень до первоначальной отметки (визирование по уровням в двух заранее установленных трубках). По разности уровней в капиллярной трубке до и после погружения корней определяют их объем. Отмытые корни для последующих измерений рекомендуется сохранять в 5%-ном формалине.

Отмывка корней из монолитов, сосудов и почвы с нарушенной структурой производится обычно проточной водой на ситах с ячейками не более 3 *мм*, а иногда на системе, состоящей из двух-трех сит. Чтобы в какой-то мере сохранить порядок расположения корней в почве, применяют отмывочные доски с гвоздями или шпильками, которые задерживают корни от смывания струей воды. Во время отмывки теряется очень много мелких корешков, гибнут корневые волоски. По Г. М. Добрынину помещение монолитов 10 × 10 × 10 $см^3$ или 15 × 15 × 15 $см^3$ в 3%-ный раствор перекиси водорода на 3—24 *час* обеспечивает получение целой корневой системы. Процесс отделения частиц почвы можно ускорить встряхиванием или добавлением 2—5%-ного раствора марганцевокислого калия или кальция (добавлять каплями по 1—2 *мл* на литр перекиси взрывоопасно!).

По Савинову и Станкову отмытые и разобранные на фракции корни раскладывают на смазанной клеем бумаге, высушивают и таким образом сохраняют для измерений.

ЛИСТОВЫЕ ЧЕРЕНКИ (УКОРЕНЕННЫЕ ЛИСТЬЯ)

Укорененные листья весьма удобны для проведения исследований поскольку они являются простейшей моделью растения, состоящей из корня и листа, т. е. из двух основных в физиологическом отношении органов.

Для получения листовых черенков черешки отделенных от побега листьев выдерживают в течение суток в 0,001%-ном растворе β-индолилмасляной кислоты (1 *мг* на 100 *мл*), затем неделю в водопроводной воде до укоренения, после чего их переносят на питательный раствор. Освещение не должно превышать $^1/_3$—$^1/_8$ обычного солнечного. Хорошо укореняются листья табака и махорки, живокости и др.

В случае необходимости стерилизации листьев их следует прополоскать в 0,01%-ной сулеме.

УКОРЕНЕНИЕ СТЕБЛЕВЫХ ЧЕРЕНКОВ

Укоренение частей стебля древесных и травянистых многолетников, так называемое черенкование, широко используется как метод ускоренного размножения растений. Для черенкования более пригодны молодые неодревесневшие побеги, но с успехом применяются и более взрослые стебли.

Как правило, лучше укореняются стебли растений влажных местообитаний, для которых вегетативный способ размножения присущ и в естественных условиях; ксерофиты, особенно ксероморфного строения (кроме суккулентов), отличаются трудной укореняемостью.

Различают укореняемость, т. е. процент черенков, образовавших в опыте корни, и окореняемость, или окорененность, т. е. относительную плотность заложения корней на единицу длины подземной части черенка.

Для укоренения черенки помещают наклонно морфологически нижним концом во влажный хорошо промытый речной песок, перлит или иной субстрат. У заготовленных зеленых черенков отрезают $^1/_2$—$^2/_3$ листовой пластинки, чтобы уменьшить транспирацию. Парник или ящик с высаженными черенками накрывают стеклом или пленкой, чтобы создать условия высокой влажности. Отлично действует на укоренение периодическая обработка мелкими брызгами воды (так называемым туманом) из разного рода разбрызгивателей.

Для ускорения укоренения черенков плодоягодных, лесных и декоративных растений применяют стимуляторы роста.

Применяя 0,01%-ный раствор гетероауксина (1 таблетка технического препарата калийной соли в 1 *л* воды), следует выдерживать зеленые черенки на протяжении 3—6 *час*, полуодревесневшие — 9—12 *час*, одревесневшие — 18—24 *час*. Оптимальная реакция среды для укоренения pH 5,5.

Примерные концентрации растворов ростовых веществ при выдерживании черенков в растворах от 8 до 16 *час*, *мг/л*

Тип черенков	Индолилуксусная кислота	Индолилмасляная кислота	α-Нафтилуксусная кислота
Зеленые	50—100	10—30	10—30
Полуодревеснев шие	100—200	20—50	20—50
Одревеснев шие	200—300	50—100	50—100

Полярность образования корней и листьев на черенках покрытосемянных растений

Характер полярности	Растение
Очень сильно выражена как при образовании корней, так и при образовании листьев	Роза индийская (*Rosa indica*), ива прутьевидная (*Salix viminalis* L.), мюленбекия (*Mühlenbeckia platyclados*), молодило древовидное (*Sempervivum dendroides*)
Полярность корнеобразования при отсутствии полярности листообразования	Роза (*Rosa arvensis*), *Rubus caesius*, *Jasminium nudiflorum*, цереус (*Cereus hamatus*), опунция (*Opuntia*)
Полярность образования листьев при отсутствии полярности корнеобразования	Клейния (*Kleinia antheuphorbium*)
Полярность выражена слабо	Алоэ (*Aloe frutescens*), бегония (*Begonia*), вербенник (*Lysimachia*), рудбекия (*Rudbeckia laciпata*)

Для ускорения укоренения неотделенных от растения отводков на них проводят кольцевание, т. е. снимают кольцо коры, перетягивают проволокой, расщепляют древесину, вставляя в щель колышек, подрезают кору и т. д. Все эти меры приводят к задержке, застаиванию нисходящего тока ростовых веществ, что способствует возникновению придаточных корней. Подобные условия можно создать, охлаждая или затеняя участки стебля, ухудшая их аэрацию и т. д.

Химические регуляторы роста

Использование природных ростовых веществ и особенно их биохимических аналогов, синтезированных промышленностью, играет в земледелии исключительно важную роль, которая с каждым годом возрастает.

Найдено довольно много веществ, содержащих в молекуле фенольное, индольное, нафтольное или иное ароматическое ядро и обладающих ростовым действием, напоминающим влияние ИУК, что дает право отнести их к синтетическим ростовым веществам (парагормонам). Они используются для стимулирования или торможения прорастания семян, прорастания спящих почек картофеля и сахарной свеклы, для ускорения цветения и предотвращения сбрасывания завязей, для повышения укореняемости черенков, химической пинцировки побегов, дефолиации, десикации и т. д. Большое распространение получило применение гербицидов для уничтожения сорной и мешающей растительности.

ГЕРБИЦИДЫ

В зависимости от характера влияния гербициды имеют двойную классификацию: по месту действия (контактные и передвигающиеся по растению) и по избирательности (сплошного действия, антизлаковые и т. д.).

Гербициды применяют для внекорневого опрыскивания посевов в виде растворов и водных эмульсий, а также для внесения в почву в виде дуста и эмульсий. Во втором случае дозировку увеличивают в 6—10 раз.

Часто применяют смеси различных избирательно действующих гербицидов, например 2,4-Д и ИФК или бутилового эфира 2,4-Д и хлор-ИФК.

Для борьбы с древесно-кустарниковой растительностью используют 2,4-Д, 2М-4Х, бутиловый эфир 2,4-Д, симазин и атразин в виде водной эмульсии 1 : 50 — 1 : 150 из расчета 4—12 *кг/га* действующего начала. Для уничтожения водной растительности употребляют 2,4-Д, фигон-40 и др.

Гербициды оказывают сильнейшее разрушающее действие на естественные фитоценозы. Причем вследствие уничтожения некоторых групп растений нарушается весь сложившийся биоценотический комплекс, происходит гибель животных, неожиданное развитие получают вредные растения и т. д., что в конечном счете сказывается на продуктивности ценоза и на здоровье человека, поэтому применять их нужно с соответствующими мерами предосторожности.

Американские войска используют гербициды в позорной войне в Индокитае для уничтожения лесной растительности и посевов культурных растений.

ДЕФОЛИАНТЫ И ДЕСИКАНТЫ

Дефолианты применяют для искусственного удаления листьев с целью облегчения механизированной уборки. Дефолиация легко осуществляется на тех растениях, у которых листья способны опадать с образованием отделительного слоя, например на хлопчатнике. Многие газы (этилен, сернистый газ, цианистый водород) вызывают это влияние. Для практического использования применяют свободный цианамид, цианамид кальция, смесь цианамида кальция с кремнефтористым натрием; эти вещества действуют сравнительно медленно, так что пластические вещества из листьев успевают передвинуться к плодам. Обработку посевов производят за две недели до предполагаемой уборки. Хлораты магния и кальция действуют быстрее, и отток веществ из листьев не успевает произойти, так что обработку ими нужно проводить в период пожелтения и отмирания листьев. Для облегчения механизированной уборки тех растений, у которых в черешках листьев отделительный слой не образуется (например, у картофеля, семенников сахарной свеклы и т.п.), производят так называемую десикацию — высушивание на корню. Для

этого листья за 4—5 дней до уборки опрыскивают одним из следующих растворов: 0,12%-ным эндоталом (динатриевой солью 3,6-эндоксогидрофталевой кислоты); 0,66%-ным хлоратом магния; 1,5%-ным пентахлорфенолятом натрия; 2%-ной эмульсией изопропил-3-хлорфенилкарбамата; 3%-ным хлоратпентаборатом натрия, а также бис-(этилксантоген)-трисульфидом, являющимся одновременно десикантом и дефолиантом; реглоном и паракватом (производными дипиридила), мышьяковой кислотой и арсенитом натрия. Можно также применять гербициды контактного действия: динитроортокрезол, динитрофенол, диносеб, роданид натрия и др.

Дефолианты и десиканты целесообразно применять также для предуборочного удаления ботвы картофеля, высушивания семенников сахарной свеклы, зернобобовых культур, риса, ячменя, пшеницы, кукурузы, проса, горчицы, льна, хмеля и других культур. Благодаря искусственному ускорению созревания и наступления уборочной спелости растений многие культуры можно продвигать в более северные районы.

Для осенней дефолиации плодовых деревьев (саженцев и плодоносящих деревьев) можно применять 0,25—0,5%-ный раствор хлората магния или 0,075—0,1%-ный раствор эндотала (динатриевой соли 3,6-эндоксогексогидрофталевой кислоты).

ЗАДЕРЖКА ПРОРАСТАНИЯ КОРНЕЙ ПРИ ДЛИТЕЛЬНОМ ХРАНЕНИИ

Опрыскивание растений сахарной свеклы 0,25%-ным раствором гидразида малеиновой кислоты за две недели до уборки уменьшает прорастание корней при длительном хранении и снижает потери сахара на дыхание. Однако для семенников этот метод непригоден, так как почти полностью подавляется развитие почек.

Задержка прорастания клубней картофеля при длительном хранении успешно осуществляется метиловым эфиром α-нафтилуксусной кислоты в виде 3,5%-ного дуста на молотой глине (препарат М-1). Картофель, не предназначенный на семенные цели, опыливают из расчета 3 *кг* дуста на 1 *т* клубней. Кроме того, применяют метиловый эфир метилнафтиловой кислоты (Бельвитан К), фенилуретан (Агермин) или тетрахлорнитробензол (ТХНБ или Фузарекс) в количествах примерно 1—2 *кг* на тонну пищевого картофеля. Применение препаратов снижает потери во время хранения на 10—14%.

Задержка прорастания клубней картофеля, луковиц лука и чеснока, корнеплодов свеклы и моркови осуществляется облучением их высокими дозами рентгеновых или γ-лучей. Для этого в специально оборудованных хранилищах (защитные приспособления от лучевого поражения персонала) помещают источники жесткого проникающего излучения кобальт-60 и цезий-137 активностью несколько кюри. Дозы облучения — до 10 000 *р*.

Кроме указанных веществ, партенокарпию у томатов вызывают также НУК и ее эфиры, 2, 3, 5, 6-тетрахлорбензойная, 2,3,6-трихлорбензойная, 2,6- и 2,3-дихлорфеноксиуксусная, 2,3,6-трихлорфеноксиуксусная, H_1, Н-диметилтиокарбамалгликолевая и гиббереллловая кислоты.

ТЕРМОПЕРИОДИЗМ (ЯРОВИЗАЦИЯ)

Для перехода растений умеренной и северной зоны к генеративной фазе необходимо, чтобы наклюнувшиеся семена или проростки прошли стадию яровизации. Она состоит в том, что растения на протяжении определенного периода развития требуют пониженных температур.

Условия яровизации растений

Культура и сорт	Продолжительность яровизации в сутках	Количество воды, *л* на 100 *кг* семян	Оптимальная температура яровизации, °С
Озимая рожь	20—60	—	—
Озимая пшеница			
Украинка	35—50	37	0—2
Кооператорка	30—40	—	—
Новокрымка 0204	25—35	—	—
Озимый ячмень	14	35	1—4
Яровые овес и ячмень	10—14	35	2—5
Яровые позднеспелые твердые пшеницы — Арнаутка, Кочина, Гордеиформе 010, местные твердые пшеницы (гарновки)	10—14	33	2—5
Мягкие яровые и твердые раннеспелые пшеницы: Лютесценс 62, Мелянопус 069 и др.	5—7	31	10—12
Горох	14—16	90	6—8
Просо	7—10	26	18—20
Хлопчатник	4—5	60 (нагревать до температуры 20° С)	25—30
Лук			
северные острые двухлетние сорта	60	—	3—4
южные сладкие однолетние сорта	40—50	—	9—10

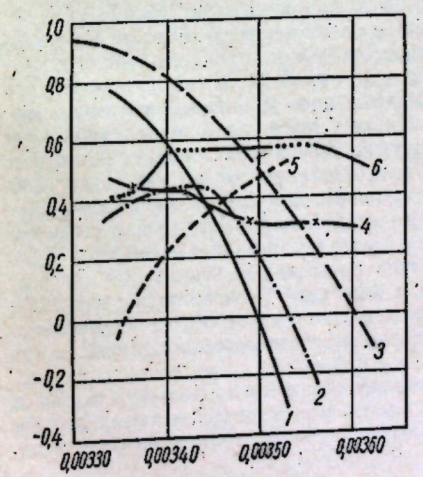


Рис. 54. Скорости различных процессов как функции температуры (по Венту):

1 — скорость роста изолированных корней томатов; *2* — скорость роста растений томатов; *3* — движение протоплазмы; *4* — развитие узлов на стебле гороха; *5* — скорость передвижения сахаров; *6* — максимальная скорость роста стеблей гороха.

Для растений южного происхождения (просо, сорго) или для преодоления покоя некоторых семян на этой стадии требуются, напротив, повышенные температуры. Таким образом, многие растения для дальнейшего продвижения по жизненному пути должны в начале развития пережить период определенных температур, который позволяет им «привязать» свой биологический ритм к сезону года. Если нет подходящей температуры, растение останавливает свое развитие и либо впадает в состояние покоя, либо продолжает вегетативный рост, не переходя к цветению.

Необходимость в тепловом периоде развития получила название термопериодизма.

Термопериодическую обработку можно проводить на стадии наклюнувшихся семян. Оптимальные условия яровизации для основных сельскохозяйственных растений приведены ниже.

ФОТОПЕРИОДИЗМ

Следующим этапом, который растение должно пережить для перехода к цветению, является период с определенным соотношением дня и ночи, или фотопериод. При этом, как оказалось, большее значение имеет длина темного периода (ночи), чем длина дня, так что были даже предложения вместо термина фотопериодизм применять нуктипериодизм.

Наступление коротких или длинных ночей знаменует наступление лета или осени и соответственно своей биологии растение корректирует биологические часы, т. е. время перехода к дальнейшему развитию по длине дня или ночи.

Биохимический механизм фотопериодической реакции связывают с образованием гипотетического гормона цветения — флоригена, состоящего из вещества, которое синтезируется на коротком дне и регулирует выход в трубку или стрелку, очевидно, гиббереллина, и неизвестного вещества — антезина, который образуется в листьях на длинном дне. Когда в растении соединяются все компоненты флоригена, оно может зацвести. Эта гипотеза имеет ряд веских подтверждений, но изучены еще не все биохимические факторы. Кроме того, в осуществлении фотопериода участвует фотоактивный белок фитохром (рис. 55, 56).

В зависимости от длины дня, которая является критической для перехода к образованию репродуктивных органов, растения делят на группы (до 9 и более). Основных фотопериодических групп три. Короткодневные растения имеют южное происхождение. Длиннодневные виды, напротив, происходят из северных широт. Нейтральные виды обычно космополиты и встречаются в разных географических зонах.

Соотношение длины дня и ночи действует не только как сигнал для перехода к цветению, но имеет значение и для других жизненных ритмов. Так, у большинства лиственных деревьев умеренной и северной зоны подготовка к зиме (остановка роста, «вызревание» древесины, образование отделительного слоя, отток питательных веществ из листьев, листопад, процессы закаливания к зиме и т. д.) начинается с наступлением коротких дней. По этому признаку деревья относят к короткодневным растениям. В то же время переход деревьев к цветению существенно не зависит от длины дня.

У растений потребность в соотношении темного и светлого периодов для осуществления максимального роста и развития в течение онтогенеза изменяется. Так, например, озимые злаки осенью ускоряют свое развитие на коротком дне, а летом — на длинном дне.

ПРЕДСТАВИТЕЛИ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИХ ГРУПП РАСТЕНИЙ

Короткодневные растения

Короткодневными растениями являются те, у которых потребность в продолжительности освещения для перехода к генеративному развитию не превышает 12 *час* или, точнее, непрерывный темновой период должен быть не менее 12 *час*. Основные представители: амброзия (*Ambrosia* L.); бугенвиллея (*Bougainvillea spectabilis* Willd.); георгина (*Dahlia* Cay.); дурнишник пенсильванский (*Xanthium pensilvanicum* Wallr.); земляная груша (*Helianthus tuberosus* L.); каланхоэ (*Kalanhoe blossphelidiana* Poelln.); капуста кочанная (*Brassica oleracea* L.); конопля (*Cannabis sativa* L.); кукуруза (*Zea mays* L.); южные сорта: лебеда (*Chenopodium* L.); фасоль маш (*Phaseolus aureus* Rox b.); перилла красная (*Perilla nankinensis* Deckl.); перилла масличная (*Perilla ocimoides* L.); просо (*Panicum miliaceum* L.); сорго (*Sorghum* Pers.); соя Харбинская (*Glycine hispida* Max.); табак настоящий (*Nicotiana tabacum*); фасоль кустовая (*Phaseolus vulgaris* Savi.); хризантема крупноцветная (*Chrysanthemum indicum* L.); череда радиальная (*Bidens radiatus* Led.); щирица (*Amaranthus* L.).

Длиннодневные растения

Длиннодневными растениями считаются те, у которых продолжительность дня для индукции генеративного развития не меньше 12—14 *час*. Основные представители: астра садовая (*Callistephus* Cass); белена черная (*Hyosciamus niger* L.); вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris* Salisb.); живучка ползучая (*Ajuga reptans* L.); калистегия заборная (*Calystegia sepium R.* Br.); капуста абиссинская (*Brassica crenata*); клевер — разные виды (*Trifolium* sp.), за исключением 1—2 африканских видов; колокольчики болотный и круглолистный (*Campanula caespitosa* Scop., *Campanula rotundifolia* L.); костер мягкий (*Bromus mollis* L.); кукуруза (*Zea mays* L.), северные сорта; лен (*Linum* L.); лук (*Allium cepa* L.); люпин синий (*Lupinus angustifolius* L.); львиный зев (*Antirrhinum* L.); морковь (*Daucus carota* L.); овес (*Avena sativa* L.); очный цвет полевой (*Anagallis arvensis coerulea* Led.); полынь полевая (*Artemisia campestris* L.); пшеница яровая (*Triticum aestivum* L.); рапс яровой (*Brassica napus* var. *oleifera*); рожь озимая (*Secale cereale* L.); рудбекия (*Rudbeckia bicolor*); салат (*Lactuca sativa* L.); свекла сахарная (*Beta vulgaris* L.); табак Сильвестрис (*Nicotiana silvestris*); укроп (*Anetum graveolens* L.); фасоль огненная (*Phaseolus multiflorus* Willd.); шпинат огородный (*Spinacia oleraceae* L.); эгилопс (*Aegilops ovata* L.); ячмень (*Hordeum distichum* L.).

Нейтральные растения

У фотопериодически нейтральных растений переход к цветению может осуществляться при любой длине дня. Основные представители: базилик травянистый (*Ocimum basilicum* L.); бархатцы (*Tagetes patulus* L.); бобы черные, русские (*Vicia faba* L.); вероника персидская (*Veronica persica* (Tournefortii) Gmel.); виноград (*Vitis vinifera* L.);

гравилат городской (*Geum urbanum* L.); гречиха посевная (*Fagopyrum esculentum* M i l l.); горчица полевая (*Sinapis arvensis* L.); крестовник обыкновенный (*Senecio vulgaris* L.); мокрица (*Stellaria media* C y r.); мятлик однолетний (*Poa annua* L.); пастушья сумка (*Capsella bursa — pastoris* L. M e d.); первоцвет лекарственный (*Primula officinalis* H i l l.); подсолнечник (*Helianthus annuus* L.); пролесник однолетний (*Mercurialis annua* L.); пролеска двухлистная (*Scilla bifolia* L.); рапс (*Brassica napus.*); сирень обыкновенная (*Syringa vulgaris* L.); ярутка полевая (*Tlaspi arvense* L.).

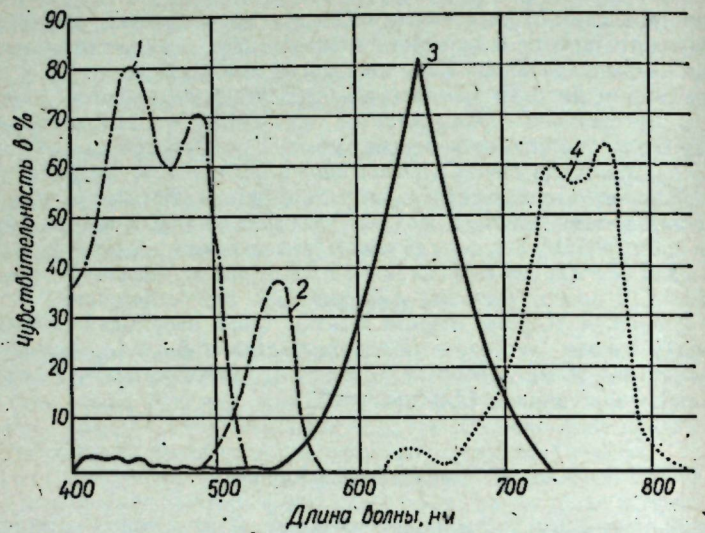


Рис. 55. Влияние лучей видимого света на ростовые процессы (по Уитроу и Прайсу):

1 — фототропические реакции (колеоптили овса); *2* — безопасная зона света при работе с ростовыми гормонами, где отсутствует влияние света на ростовые изгибы; *3* — морфологические изменения; *4* — фотоинактивация роста под влиянием дальних красных лучей (фитохромная реакция).

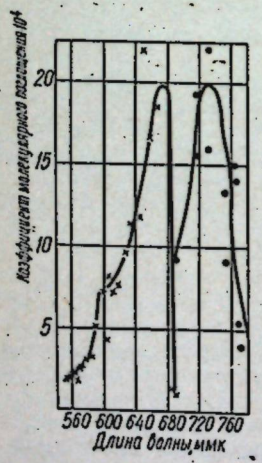


Рис. 56. Спектры поглощения фитохрома: крестиками (x) обозначен спектр красной формы; а точками (·) — спектр дальней красной формы пигмента.

Кроме фотопериода, т. е. соотношения длины дня и ночи, которое определяется только фактом наличия света и почти не зависит от его интенсивности, существенное значение для развития растений имеет напряженность светового потока.

Минимальная интенсивность света для цветения и образования плодов некоторых культурных растений, *лк*

Гречиха	850—1100	Табак	2200—2800
Горох	1100	Редис	4000
Пшеница, ячмень	1800—2200	Кукуруза	1400—8000
Бобы, фасоль	2400		

Потребность растений в свете характеризуется также значением переносимого светового минимума, который по методу Визнера определяется следующим образом: измеряется освещенность в наиболее затемненном месте кроны дерева, точнее там, где еще есть живые листья; полученная величина выражается в долях от освещенности на открытом месте, которая изменяется одновременно таким же образом.

Приводим значения переносимого светового минимума для некоторых растений.

Переносимый световой минимум растений по методу Визнера

Лиственница	1/5
Яблоня	1—1/8
Береза бородавчатая	1/7—1/9
Сосна обыкновенная	1/9—1/11
Дуб черешчатый	1/26
Ель обыкновенная	1/28—1/33
Бук	1/60—1/80
Самшит	1/100

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ РАСТЕНИЙ

Продолжительность жизни растений колеблется от нескольких дней у эфемеров до пяти-шести тысяч лет у некоторых деревьев. Определение возраста у вегетативно размножающихся растений наталкивается на

Время генерации одноклеточных организмов

Группа	Вид	Промежуток времени между клеточными делениями
Бактерии	*Vibrio cholerae*	20—30 *мин*
	Escherichia coli	25 »
Грибы (дрожжи)	*Saccharomyces* sp.	4—20 *ч*
Динофлагелляты	*Cymnodinium*	120 »
Диатомовые водоросли	*Nitzschia palea*	
	на свету	91 »
	в темноте	125 »
	Nitzchia closterium	41 »
	Nitzschia dubia	22 *час* 30 *мин*
	Nitzschia putrida	5—19, 30 *час* 30 *мин*
Десмидиевые водоросли	*Closterinum*	48 *час*
Амебы	*Amoeba* sp.	10 *мин*

методические трудности, так как не всегда возможно провести границу между отдельными индивидуумами.

Различают общий возраст растения (от момента прорастания семени) и возраст отдельных его органов (от их заложения и развития из почек или примордиальных структур). Время от заложения одного гомологичного органа (например, пазушной почки или листа) до заложения



Рис. 57. Основные этапы онтогенеза однолетних покрытосеменных растений (по Куперман).

следующего органа называют пластохроном, а всю жизнь растения характеризуют определенным числом пластохронов (рис. 57).

Боковые побеги и почки, образовавшиеся в разных частях растения, не одинаковы, так как отличаются различной готовностью к репродук-

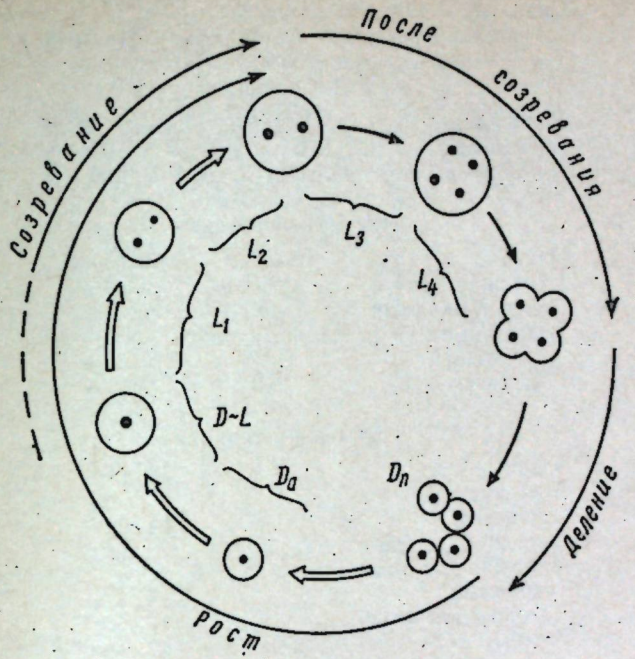


Рис. 58. Жизненный цикл хлореллы.

тивному развитию. Обычно побеги из верхних почек переходят к цветению без задержки, тогда как из нижних почек побеги должны пройти определенный цикл развития. В таких случаях говорят о стадийно старых и стадийно молодых почках, побегах, или о возрастности растений.

Определить возраст у делящихся одноклеточных организмов также трудно. Если бы деление происходило на две совершенно одинаковые дочерние клетки, то линию одной из них можно было признать практически бессмертной. На самом деле клетки делятся на не вполне точные копии. Одна из клеток будет материнской, другая — дочерней (рис. 58). Материнская клетка, пережив определенное число делений, отмирает. Дочерняя клетка, ставшая при первом делении материнской, также способна лишь к определенному числу митозов. Разумеется, число делений у разных видов одноклеточных организмов колеблется в больших границах.

Предельный возраст некоторых растений

Низшие растения

Некоторые бактерии в жизнедеятельном состоянии	20—30 *мин*
Бактерии в виде спор и капсул	Многие годы
Дрожжи	От 3 недель до 3 месяцев

Синезеленая водоросль, носток, капсулировавшая в сухой почве	До 70 лет

Лишайники

Parmelia sp.	30—60 лет
Aspicilia cinerea (L.) K b l.	100 »
Rhitocarpon geographicum (L). ДС.	1300 »

Мхи и папоротники

Плаун	5—7 лет
Кукушкин лен	5—10 »
Папоротник-орляк	7 »
Печеночные мхи (в высушенном состоянии)	7—9 »
Гроздовник	30 »

Травы и кустарники

Эрика	10 лет
Барбарис	24 года
Солнцецвет	24 »
Волчеягодник лавролистный	26 лет
Маточник болотный	28 »
Таволжник	38 »
Ломонос (клематис)	41 год
Вереск	42 года
Терновник	47 лет
Дерен красный	50—80 лет
Рододендрон	54 года
Цикламен	60 лет
Голубика	93 года
Виноград	80—100 лет
Крушина	100 »
Жеруха водяная	120 »
Лещина	130 »
Самшит (буксус)	150 »
Мирт	156 »
Кизил обыкновенный	300 »
Плющ	300—450 лет
Шиповник, боярышник	400 »
Можжевельник	500—2000 »

Деревья

Рябина обыкновенная	80 лет
Бузина, магнолия	100 »
Береза, ольха черная, падуб	120 »
Граб, ива белая, осина	150 »
Яблоня, клен белый (явор)	200 »
Груша, ольха серая, ясень, осокорь (тополь черный)	300 »
Черешня	100—400 лет
Вишня	400 »
Орех грецкий	300—400 »

Тополь белый	300—600 лет
Вяз, сосна обыкновенная, тополь серебристый	500 »
Клен остролистный, лиственница, сосна черная	600 »
Каштан благородный	700 (до 2000)
Дуб-зимняк, оливковое дерево	700 лет
Пихта	800 »
Бук красный	600—900 »
Липа	600—1000 »
Ель обыкновенная	100—1200 »
Кедр сибирский	1200 »
Кедр ливанский	1200—1300 »
Платан	1300 »
Кипарис, тисс ягодный	3000 »
Мамонтово дерево (секвойя)	До 5000 »

Примечание. Отдельные экземпляры могут достигать и значительно большего возраста.

Продолжительность жизни вечнозеленых листьев и хвои (в годах)

Кипарис (*Cupressus funebrus*)	1—2
Лавровишня (*Prunus laurocerasus*)	1,5—5
Плющ (*Hedera helix*)	1—2,5
Бирючина японская (*Ligstrum japonicum*)	1—3
Олеандр (*Nerium oleander*)	1—3
Брусника (*Vaccinium vitis idaea*)	2
Камелия (*Camelia japonica*)	2
Сосна обыкновенная (*Pinus. silvestris* L.)	2—8
Падуб (*Ilex aquifolium*)	2—4
Мамонтово дерево (*Sequoia gigantea*)	2—4
Сосна кедровая (*Pinus cembra*)	2—6
Туя западная (*Thuja occidentalis*)	3—4
Можжевельник казацкий (*Juniperus sabina*)	3—4
Ель обыкновенная (*Picea excelsa* L i n k.)	3—5
Псевдотсуга (*Pseudotsuga taxifolia*)	3,5—5,5
Лавр благородный (*Laurus nobilis*)	4
Можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis*)	4—5
Пихта (*Abies pectinata*)	5—10
Сосна горная (*Pinus montana*)	5—13
Тисс ягодный (*Taxus baccata*)	6—8
Сосна андалузская (*Abies pinsapo*)	12
Араукария (*Araucaria brasiliensis*)	15
Вельвичия (*Welwitschia mirabilis*)	До 100

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ И ВРЕМЯ ЦВЕТЕНИЯ

Продолжительность цветения отдельных цветков у разных растений колеблется от нескольких часов до нескольких месяцев. Однодневные цветы гибискуса тройчатого цветут всего лишь три часа, росянки, принцессы ночи и шпергеля — 5 *час*, кислицы — 7—8 *час*, вьюнка и портулака—10 *час*. Многодневные цветы аистника лугового (*Erodium pratense* L.), мака, шиповника, горчицы полевой цветут 2 дня, жимолости и репейничка — 3 дня, наперстянки и пеларгонии 6—7 дней, цикламена и крокуса — 10—12 дней, клюквы — 18 дней, а тропических орхидей — 30—135 дней. Рост пыльцевых трубок у некоторых орхидей продолжается в течение 5—7 месяцев.

Кроме того, цветки различных растений раскрываются в разное время на протяжении суток. В некоторых случаях это бывает только в строго определенные часы. Линней подобрал растения, у которых цветки раскрываются и закрываются в строгой последовательности, что позволяет определять с их помощью время суток. Этот набор цветочных растений так и называют цветочными часами Линнея.

Средний ежегодный прирост некоторых деревьев (при благоприятных условиях, *см*)

Вид растения	Возраст в годах					
	1—20	21—40	41—60	61—80	81—100	101—120
Пихта	12,5	54,0	48,0	27,5	20,0	11,0
Ель	30,5	48,0	38,0	25,0	16,0	11,5
Сосна	44,5	40,0	27,0	19,0	19,0	11,5
Бук	27,5	40,5	34,0	27,0	14,0	13,5
Дуб	46,5	45,0	29,5	19,5	17,0	10,0
Ольха	72,5	32,0	16,0	7,0	—	—

Сроки наступления плодоношения у некоторых древесных растений (в годах)

Вид растения	Одиночно стоящие	В сомкнутом насаждении	Вид растения	Одиночно стоящие	В сомкнутом насаждении
Ольха	12—0	40	Пихта	30—50	60—70
Сосна	15	30—40	Дуб	40	60
Ясень	30—40	60—70			

РАЗДЕЛ XII

ФИЗИОЛОГИЯ СЕМЯН

Семя является начальным и конечным этапом развития любого высшего растения. Семена растений хорошо переносят неблагоприятные условия. В них сосредоточены запасные питательные и физиологически активные вещества, нужные для развития зародыша. Семена многих сельскохозяйственных растений составляют товарную часть урожая. Представляя собой обособленный растительный организм, семя является очень удобным объектом для исследований. Изучение физиологии семян крайне необходимо как для теории, так и для практики.

Словарь

Анемохоры — растения, распространяющие плоды и семена с помощью ветра, для чего выработаны специальные приспособления — летучки, крылатки, отрывающиеся от корня шаровидные кусты перекати-поля.

Базикарпические плоды — остающиеся на месте после созревания плоды (например, тыква) или опадающие под силой тяжести.

Баллисты — растения, рассевающие семена из раскрывшихся коробочек благодаря толчкам упругого стебля (например, мак).

Бластоколины — тормозители прорастания семян, содержащиеся обычно в стенках или мякоти околоплодника и имеющие различную химическую природу (органические кислоты, сахара, фенольные соединения). Кроме торможения прорастания зародыша в неблагоприятное время, бластоколины играют роль аллелопатического фактора в подавлении конкурирующих с проростком растений.

Всхожесть — потенциальная способность семян к прорастанию; выражается в % от общего числа семян. Лабораторная всхожесть определяется в стандартных условиях по ГОСТ. Полевая всхожесть (фактическое число всходов в % от числа высеянных семян) обычно значительно ниже потенциальной и лабораторной всхожести.

Зоохоры — растения, семена которых разносятся с помощью животных. У эпизоохоров семена прицепляются к шерсти, прикленваются к клюву и т. д.; у эндозоохоров семена проходят через кишечный тракт (нередко семена только после этого проходят состояние покоя).

Скарификация —повреждение кожуры твердых семян для ускорения прорастания; осуществляется механически (царапание, раскалывание, перетирание с песком) или действием крепкой H_2SO_4 (15 *мин* — 4 *час*) с последующим промыванием водою.

Стратификация (пескование) — переслаивание семян древесных и других нуждающихся в этом растений с влажным песком, торфом, перлитом и другими материалами и выдерживание при низких положительных температурах. Стратификация имитирует перезимовку семян в природных условиях. В это время в семенах происходит преодоление глубокого покоя и метаболическая перестройка, обеспечивающая последующий энергичный рост. Семена бывают всхожи и без стратификации, однако из них получаются карликовые, розеточные растения, сильно отстающие в росте.

Абсолютный вес 1000 семян некоторых растений

Мятлик луговой	0,15—0,25	Свекла сахарная и кормовая	15—40
Мак	0,3—0,6	Эспарцет	20—25
Тимофеевка	0,4—0,6	Подсолнечник	25—60
Лисохвост луговой	0,5—0,8	Пшеница	30—50
Клевер белый	0,6—0,7	Рожь	30—40
Клевер гибридный	0,6—0,8	Овес	30—45
Ежа сборная	0,75—1,0	Ячмень	40—55
Овсяница красная	1,0—1,3	Вика мохнатая (озимая)	40—60
Овсяница луговая	1,5—2,25	Вика посевная	60—100
Райграс пастбищный	1,5—2,25	Горох мелкозерный	120—150
Клевер красный	1,75—2,25	Люпин желтый	125—175
Люцерна	2,0—2,5	Люпин узколистный	150—200
Райграс высокий	2,0—4,0	Кукуруза	240—480
Капуста полевая	2,5—3,5	Горох крупнозерный	250—500
Сераделла	3—4	Люпин белый	350—550
Просо метельчатое	4—6	Конские бобы мелкозерные	400—650
Лен-долгунец	4—6	Конские бобы крупнозерные	650—1200
Рапс	4—7		
Конопля	15—25		

Энергия прорастания — всхожесть семян, определенная в течение заранее обусловленного ГОСТом короткого промежутка времени (для зерновых культур — 3 дня). При высокой общей всхожести энергия прорастания может быть высокой и низкой и соответственно характеризовать посевные качества семян.

Стадии созревания семян

1. Молочная (зеленая) спелость (англ. Early dough; нем. Grünreife). Влажный до этого эндосперм, благодаря обильному отложению крахмала, густеет, приобретая консистенцию молока.

2. Восковая (желтая) спелость (Late dough; gelbreife). Хлорофилл внутренней стенки завязи распадается, семенные покровы приобретают

желтую окраску. Эндосперм становится волокнистым. Признак — зерно можно смять, как воск.

3. Полная спелость (Ripe, Vollreife). Зерна легко осыпаются, твердеют, не лопаются под давлением ногтя, но частично еще сгибаются.

4. Мертвая спелость (Deadripe, Totreife). Зерно с трудом разламывается.

Семенная продуктивность некоторых растений (среднее число в год на 1 растение)

Ячмень (*Hordeum distichon* L.)	180
Овес (*Avena sativa* L.)	220
Рожь посевная (*Secale cereale* L.)	250
Льнянка обыкновенная (*Linaria vulgaris* Mill.)	31 000
Лабазник вязолистный (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.)	34 000
Чистотел большой (*Chelidonium majus* L.)	36 000
Ромашка красильная (*Anthemis tinctoria* L.)	40 000
Осот полевой (*Cirsium arvense* L.)	40 000
Крестовник весенний (*Senecio vernalis* W K.)	40 000
Паслен черный (*Solanum nigrum* L.)	40 000
Пастушья сумка (*Capsella bursa pastoris* (L.) Medic.)	64 000
Канадский мелколепестник (*Erigeron canadensis* L.)	120 000
Ятрышник пятнистый (*Orchis maculata* L.)	180 000
Ромашка непахучая (*Matricaria inodora* L.)	210 000
Галинсога мелкоцветная (*Galinsoga parviflora* Cav.)	300 000
Табак настоящий (*Nicotiana tabacum* L.)	360 000
Полынь обыкновенная (*Artemisia vulgaris* L.)	700 000
Гулявник Софии (*Sisymbrium Sophia* L.)	730 000
Тополь черный (*Populus nigra* L.)	28 000 000

Растение с высоким содержанием тормозителей прорастания в плодах и семенах

В плодах

Аморфа кустарниковая (*Amorpha fruticosa* L.)
Альцея морщинистая (*Alcea rugosa* Alef.)
Астрагал австрийский (*Astragalus austriacus* L.)
Ветреница лесная (*Anemone nemorosa* L.)
Вяз листоватый (*Ulmus filiaceae* Gilib.)
Донник лекарственный (*Melilotus officinalis* (L.) Desv.)
Катран, многие виды (*Crambe* sp.)
Клевер, многие виды (*Trifolium* sp.)
Лядвенец рогатый (*Lotus corniculatus* L.)
Морковь дикая (*Daucus carota* L.)
Свекла (*Beta vulgaris* L.)
Тыква (*Cucurbita pepo* L.)

В семенах

Акация желтая (*Caragana arborescens* D C.)
Горицвет весенний (*Adonis vernalis* L.)
Подмаренник настоящий (*Galium verum* L.)
Пузырник древовидный (*Colutea arborescens* L.)
Скабиоза желтоватая (*Scabiosa ochroleuca* L.)
Туя западная (*Thuja occidentalis* L.)

Растения, семена которых быстро теряют всхожесть при хранении в тепле на открытом воздухе

Бук (*Fagus* sp.)
Вяз (*Ulmus* sp.)
Гевея (*Hevea* sp.)
Гикори (*Carya* sp.)
Дуб (*Quercus* sp.)
Ива (*Salix* sp.)
Каштан конский (*Aesculus hippocastanum* L.)
Каштан съедобный (*Castanea sativa* M i l l.)
Клен серебристый (*Acer saccharinum* L.)
Орех грецкий (*Juglans regia L.*)
Рис дикий (*Zizania aquatica* L.)
Тополь (*Populus* sp.)
Тростник сахарный (*Saccharum officinale* L.)

БЫСТРЫЕ МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВСХОЖЕСТИ СЕМЯН

1. 100 предварительно намоченных семян расщепляют вдоль или с помощью иглы извлекают из них зародыши и раскладывают в чашке Петри ровным слоем в 1%-ном водном растворе 2, 3, 5-трифенилтетразолиумхлорида. Чашки оставляют в темноте. Живые части проростков восстанавливают ТФТ в красный формазан. Отпрепарированные зародыши проверяют через 6 *час*, половинки семян кукурузы — через 4, овса — через 24 *час*. Если побег и корешок зародыша покраснели, семя способно к прорастанию.

Дальность разбрасывания семян некоторыми растениями

Растение	Дальность разбрасывания, *м*	Вес семян, *г*
Сердечник-недотрога (*Cardamine impatiens*)	0,9	0,005
Монция (*Montia fontana*)	2	
Аистник болотный (*Ceranium palustre*)	2,5	0,005
Недотрога мелкоцветная (*Impatiens parviflora*)	3	0,008
Фиалка лесная (*Viola silvatica*)	3,75	—
Гамамелис (*Hamamelis virginiana*)	4	—
Фиалка трехцветная (*Viola tricolor*),		
Фиалка собачья (*Viola canina*)	4,75	0,008
Люпин (*Lupinus digitatus*)	7	0,08
Акантус (*Acanthus mollis*)	9,5	0,4
Бешеные огурцы (*Ecballium elaterium*)	до 12,7	—
Гура скрипучая (*Hura crepitans*)	14	0,7
Баугиния (*Bauhinia purpurea*)	15	2,5

Продолжительность жизни семян

Вид растения	Дата сбора	Количество проросших семян		Установленная продолжительность, годы	Вероятная продолжительность, годы
		1906 г.	1936 г.		
Mimosa glomerula F o r s k.	1853	5 из 10	5 из 10	81	221
Melilotus lutea G u e l d.	1851	3 из 10	0 из 10	55	—
Astragalus massiliensis L a m.	1848	0 из 10	1 из 10	86	100
Cytisus austriacus L.	1843	1 из 10	0 из 10	63	—
Lavatera pseudo-olbia D e s f.	1842	2 из 10	0 из 10	64	—
Dioclea pauciflora R u s b y	1841	1 из 10	2 из 10	98	121
Ervum lens	1841	1 из 10	0 из 10	65	—
Trifolium arvense L.	1838	2 из 10	0 из 10	68	—
Leucaena leucocephala L.	1835	2 из 10	3 из 10	99	155
Stachys nepetifolia D e s f.	1829	1 из 10	0 из 10	77	—
Cytisus biflorus (L.) H e r.	1822	2 из 10	0 из 10	84	—
Cassia bicapsularis L.	1819	3 из 10	4 из 10	115	199
Cassia multijuga R i c h.	1776	—	2 из 2	158	—

Всхожесть старых семян (по Тарнеру)

Вид растения	Возраст, годы	Всхожесть, %
Anthyllis vulneraria	90	4
Trifolium striatum	90	14,1
Trifolium pratense	81	2,6
Lotus uliginosus	81	9,6
Melilotus alba	81	1 из 16
Cytisus scoparius	81	4 из 63
Medicago orbicularia	78	22
Ipomoea sp.	43	6

2. Отпрепарированные из предварительно набухавших семян зародыши погружаются на 3 *час* в 0,02%-ный индигокармин. Мертвые и поврежденные части зародыша окрашиваются в синий цвет.

ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН

Фазы прорастания семян салата

1. Фаза набухания — около 3 *час.*
2. Фаза активации — начинают действовать все механизмы, обеспечивающие зародышу начало роста (3—13-й *час* прорастания).
3. Фаза митозов — клетки корешка начинают делиться (13—19-й *час* прорастания).
4. Фаза прободения корешком оболочки семени — конец прорастания.

У семян многих растений рост зародыша при прорастании начинается с растяжения клеток, а деление иногда одновременно с этим, иногда позже.

Растения, семена которых быстро теряют всхожесть при хранении в тепле на открытом воздухе

Вук (*Fagus* sp.)
Вяз (*Ulmus* sp.)
Гевея (*Hevea* sp.)
Гикори (*Carya* sp.)
Дуб (*Quercus* sp.)
Ива (*Salix* sp.)
Каштан конский (*Aesculus hippocastanum* L.)
Каштан съедобный (*Castanea sativa* Mill.)
Клен серебристый (*Acer saccharinum* L.)
Орех грецкий (*Juglans regia* L.)
Рис дикий (*Zizania aquatica* L.)
Тополь (*Populus* sp.)
Тростник сахарный (*Saccharum officinale* L.)

Жизнеспособность семян сорняков в почве (по С. А. Котту)

Число месяцев, за которое отмирают семена сорняков

8

Гречиха татарская
Костер мягкий
Овес песчаный
Повилика льняная
Плевел льняной
Погремок бескрылый
Скерда кровельная

32

Костер ржаной
Одуванчик обыкновенный

20

Костер полевой
Куколь обыкновенный
Плевел опьяняющий

44

Дурман вонючий
Крапива двудомная
Мятлик однолетний
Паслен черный
Эльшольция гребенчатая

56

Дурнишник обыкновенный
Метлица полевая
Пырей ползучий
Фиалка полевая
Щетинник зеленый
Щетинник сизый
Цикорий обыкновенный
Щавелек
Щавель курчавый

68

Амарант колосистый
Василек синий
Мокрица
Пастушья сумка
Повилика европейская
Торица большая

Более 80

Аистник цикутный
Горец развесистый
Горошек волосистый
Дикая редька
Донник белый
Клевер красный
Клевер пшеный
Клевер полевой
Ежовник петушье просо
Кривоцвет полевой
Лопух паутинистый
Пикульник красивый
Повилика хмелевидная
Подорожник большой
Подмаренник цепкий
Ярутка полевая

80

Бодяк полевой
Горец вьюнковый
Марь белая

Внутренние факторы, задерживающие прорастания семян

1. Высокое осмотическое давление. Например, в оболочках плодов некоторых видов лебеды (*Atriplex*) содержится около 27,5% золы, в том числе 11,4% составляют хлориды; сок апельсина имеет осмотическое давление 35—37 *атм.*
2. Прочность механических оболочек семени или плода, не пропускающих к зародышу воду или создающих вокруг него высокое содержание углекислоты, которая оказывает консервирующее действие.
3. Наличие тормозителей в семени и в частях плодов.
4. Состояние глубокого органического покоя, сопровождающееся обособлением протоплазмы.

ПРЕОДОЛЕНИЕ ПОКОЯ СЕМЯН

Стратификация. Промытый и прокаленный (150—200° С, 2—3 часа) речной песок увлажняется до 60—70% от полной влагоемкости (примерно 150 *мл* воды на 1 *кг* крупнозернистого песка) и тщательно перемешивается с семенами. На 1 объемную часть семян берут 3 части песка для семечковых и 4—5 частей для семян косточковых пород.

Вместо песка можно брать торф, который лучше пропускает воздух, благодаря чему процесс ускоряется; соотношение то же (1 : 3—4). Смесь семян с песком (торфом) в ящиках или горшках помещается на хранение при соответствующей температуре. Каждые 20—30 дней смесь высыпают, перемешивают, увлажняют и продолжают хранить до начала прорастания семян. Чтобы этот момент совпал со сроком посева (посадки), стратификацию можно ускорять, помещая смесь при 14—19° С, или замедлять, помещая ящики на лед.

Примерные условия стратификации некоторых культур приводятся в таблице.

Условия стратификации

Растения	Температура		Продолжительность стратификации, дни
	Оптимальная, °С	Пределы допустимых колебаний, °С	
Дикая лесная яблоня	6	5—7	90—115
Культурные сорта яблони	5,5	5—7,5	60—70
Антоновка	—	5—7	65—90
Сибирская яблоня	4	3—4	20—30
Дикая груша	5,5	5,5—8	90
Уссурийская груша	7,5	5,5—10	50
Культурные сорта слив	—	0—10	45—110
Слива-венгерка	6	—	145—155
Чернослив	—	—	120—130
Алыча	—	—	120—150
Вишня-любка	—	—	150—180
Вишня-антипка	—	—	88
Дикая черешня	5,5	0—10	90
Персик	5,5	0—10	60—1
Абрикос	—	—	100—120
Боярышник	10	5—10	305
Шиповник	5,5	0—10	270
Ясень обыкновенный, бересклет бородавчатый и европейский, липа мелколистная и широколистная в первые 75—90 дней	—	10—15	—
То же в остальное время	—	0—15	180—240
Кок-сагыз	0—2	—	25—30

Скарификация. Целостность твердых оболочек семян или плодов нарушается после помещения их в концентрированную серную кислоту на 0,3—4 часа, тщательной промывки, либо после надрезания, царапания напильником, разбивания молотком, осторожного растирания в ступке с песком и т. д.

Промывание семян водой осуществляется в марлевых мешочках, на ситах путем погружения на 1—2 суток в проточную воду. При этом из семян удаляются тормозители прорастания.

ВОДА И ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН

Вода является важнейшим лимитирующим прорастание семян фактором. При повышении влажности семена набухают и прорастают. Сухие семена впитывают влагу с силой до 1000 *атм*, поэтому хранящиеся в помещении семена обычно имеют влажность порядка 7—12%, однако прорастание начинается при влажности не менее 40—50%. Роль воды в прорастании заключается не только в набухании коллоидов, но и в активизации ферментов, растворении запасных питательных веществ, а также в удалении тормозителей. Во время набухания и прорастания семена теряют в окружающую среду растворимые вещества (сахара, аминокислоты, органические кислоты, фенольные соединения) в количествах иногда до 10% от первоначального веса. Выщелоченные вещества способствуют развитию сопутствующей микрофлоры, а иногда и патогенных возбудителей.

Количество воды, необходимое для набухания и прорастания

Семена	Количество воды, % к весу воздушно-сухих семян	Семена	Количество воды, % к весу воздушно-сухих семян
Просо	25,0—38,2	Свекла	
Кукуруза	37,3—44,0	кормовая	62,5
Конопля	43,9	сахарная	120—168
Пшеница	46,6—47,7	Вика	75,4
Ячмень	48,2—57,4	Тимофеевка	80
Рапс	51,0—60,0	Мятлик	90
Люцерна	56,0	Мак	91
Подсолнечник	56,5	Чечевица	93,3
Рожь	57,7—64,7	Горох, бобы, фасоль	106—114
Овес	59,8—76,3	Клевер красный	117—143
Капуста	60	Лен	160,6

Скорость поглощения воды семенами, % от первоначального веса

Растение	Время от начала набухания, *час*					
	6	24	48	72	96	120
Пшеница	27	57	75	90	97,5	103
Кукуруза	16	31	39	42	44	46
Рис	12	18	26	29	29	—
Просо	27	36	36,5	38	—	—
Сорго	36	55	64	—	—	—

Избыток воды при прорастании вреден, так как при слишком быстром набухании сухих семян ткани деформируются, рвутся плазмодесмы и семена могут потерять всхожесть. Толстый слой застойной воды препятствует диффузии кислорода к прорастающим семенам.

Влажность во время хранения и стратификации семян также очень важна. Лучше всего семена сохраняют жизнеспособность при той гигроскопической влажности, которую они приобретают в среднеувлажненной почве. При чрезмерном пересыхании коллоиды необратимо свертываются, разрушаются протоплазматические связи между клетками и семена быстро теряют всхожесть. При чрезмерном увлажнении на холоде или без доступа кислорода семена загнивают.

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН

Для прорастания необходим определенный минимум температуры, зависящий от теплолюбивости растения. Части зародыша обладают различными требованиями к температуре и, в частности, при низких температурах первыми в рост двигаются корни, а при высоких — стебли.

Температура прорастания семян и появления всходов

Группы	Культуры	Прорастание		Появление всходов (минимум), °С
		Минимум, °С	Оптимум, °С	
1	Рыжик, конопля, горчица	0—1	20	2—3
2	Рожь, овес, пшеница, ячмень, вика, чечевица, горох, чина, репа, морковь, брюква	1—2	20—25	4—5
3	Лен, гречиха, люпин, бобы, нут, свекла, сафлор	3—4	28—32	5—6
4	Подсолнечник, перилла, картофель	5—6	28—32	7—8
5	Кукуруза, просо, могар, суданка, соя, кориандр	8—10	30—34	10—11
6	Фасоль, клещевина, сорго, тыква	10—12	30—34	12—13
7	Хлопчатник, рис, арахис, кунжут, огурцы, табак, арбуз	12—14	30—34	14—15

Семена некоторых растений прорастают только после промораживания или охлаждения (холодной стратификации).

При низких положительных температурах наблюдается большая довсходовая гибель семян теплолюбивых растений (хлопчатника, кукурузы, огурцов, перца, баклажана, дыни, арбуза), которая обусловлена поражением патогенными микроорганизмами и может быть в значительной степени предотвращена опылением семян фунгицидами. Лучшие результаты дает опудривание семян дустом Тиурама (ТМТД) из расчета 400—800 *г* на 100 *кг* семян.

Для испытания патогенности почвы применяют метод холодного проращивания (cold test). Семена проращивают в обильно увлажненной почве 7—10 суток при 5—10° С, ящики переносят в тепло и через 3—5 суток подсчитывают всходы. Параллельно проводят посев при оптимальной температуре. Разница между вторым и первым посевом характеризует патогенность почвы.

ВЛИЯНИЕ СВЕТА НА ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН

Семена многих растений во время прорастания реагируют на свет (замедляется или ускоряется появление всходов). Эта реакция связана с экологическими требованиями семян и обусловливается действием света на обмен стимуляторов или ингибиторов в набухшем семени. В некоторых случаях свет повышает проницаемость семенных оболочек для кислорода. Спектральная чувствительность семян показывает, что действие света

связано с наличием хлорофилла и каротина в них, а также с механизмом фитохрома. Часто незрелые семена при освещении приобретают способность к прорастанию.

Свет подавляет появление всходов у фацелии (*Phacelia tanacetifolia* B e n t h.), кресс-салата (*Lepidium sativum* L.), вероники (*Veronica persica* H o r t.), кардарии крупковидной (*Cardaria draba* D e s k.), тыквы (*Cucurbita pepo* L.), косогорника (*Prenanthes purpurea* L.), каланхоэ (*Kalanchoe* A d a n s.), немофилы (*Nemophila insignis*), у представителей семейства щирицевых.

Отрицательно светочувствительные или, как говорят, темновсхожие семена принадлежат растениям в основном сухих местообитаний, где наличие света является сигналом неблагоприятного положения семени: оно находится на поверхности почвы и не защищено от засухи.

Свет обусловливает или ускоряет появление всходов у омелы (*Viscum* L.), табака (*Nicotiana tabacum*. L.), салата латука (*Lactuca sativa* L.), салата дикого (*Lactuca scariola* L.), череды (*Bidens radiata* T h u i l l.), гваюлы (*Parthenium argentatum* A. G r a y.), дербенника иволистного (*Lythrum salicaria* L.) и других растений, в семенах которых содержится мало жира.

Нетрудно заметить, что некоторые из названных положительно светочувствительных (световсхожих) растений — типично болотные растения или такие аэрофиты, как омела, для семян которых попадание в темноту (глубоко в почву) означает наличие неблагоприятных условий.

Некоторые семена, например лютика ядовитого (*Ranunculus sceleratus* L.), мятлика лугового (*Poa pratensis* L.), хлориса (*Chloris ciliata* P r o d.), вначале лучше прорастают на свету, а через 8—10 месяцев хранения — в темноте. С точки зрения экологии прорастания это приспособление также вполне объяснимо: для осеннего прорастания влаги достаточно, если семя находится на поверхности почвы; весною же для гарантированного роста лучше, если семя окажется в почве.

Действие света иногда можно заменить обработкой семян гиббереллином, некоторыми витаминами, выдерживанием на холоде. Оболочки многих семян окрашены различными пигментами и действуют как светофильтры, пропускающие к зародышу лишь лучи определенной длины волны.

ПОСЕВ И БЫСТРЫЕ МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВСХОЖЕСТИ СЕМЯН

Всхожесть семян быстро определяют следующим способом: 100 штук предварительно намоченных семян расщепляют в длину или из них иглой извлекают зародыши. Половинки семян или зародыши раскладывают в чашках Петри ровным слоем и добавляют 3—5 *мл* 1%-ного водного раствора 2-, 3-, 5-трифенилтетразолиумхлорида. Чашки оставляют в темноте. Живые части проростков восстанавливают ТФТ в красный формазан. Отпрепарированные зародыши проверяют через 6 *час*, половинки семян кукурузы — через 4 *час*, овса — через 24 *час*. Если побег и корешок зародыша покраснели, семя способно к прорастанию.

Можно также отпрепарированные из предварительно набухших семян зародыши погрузить на 3 *час* в 0,02%-ный индигокармин. Мертвые и поврежденные части зародыша окрашиваются в синий цвет.

Показателем энергии или скорости прорастания семян может быть опорожнение вместилищ запасных веществ (эндосперма или семядоли). Для этого через проставшее в течение 10—14 дней семя делают поперечный разрез, определяют наличие крахмала, белка и других веществ.

Общее правило для определения глубины заделки семян заключается в том, что оптимально глубина соответствует примерно десятикратному диаметру семени. В случае, если семядоли выносятся при прорастании из почвы (эпигенческие семядоли), а также при посеве на тяжелых, заплывающих почвах и при высокой влажности глубина заделки уменьшается. При засухе, на легких почвах и для семян с гипогенческими семядолями, которые остаются в почве, глубину заделки следует увеличить.

Метод пересадки зародышей злаковых растений на чужой эндосперм

На сухом семени бритвой срезают зародыш со щитком, срез увлажняют и слегка царапают иглой, чтобы получился клейстер, и на это место переносят зародыш со щитком с другого семени. Можно один зародыш помещать на несколько последовательно приклеенных друг к другу эндоспермов.

ПРЕДПОСЕВНАЯ ОБРАБОТКА СЕМЯН

В настоящее время имеется множество приемов предпосевной обработки семян, рекомендованных для практического использования и, несомненно, оказывающих положительное влияние на рост растений и урожайность. Поскольку действующие факторы бесконечно разнообразны, а вызываемый ими эффект имеет много общих черт, следует предположить, что в основе предпосевного стимулирования семян лежат общие физиологические процессы. Именно все используемые факторы действуют как фоновые раздражители живой протоплазмы, повышающие активность жизнедеятельности, возбудимость, проницаемость протоплазмы, активность ферментов, особенно протеолитических, и мобилизуемость запасных веществ и т. д. Общий характер реакций растения на обработку определяется дозой и продолжительностью воздействия возбудителя; он описывается одновершинной кривой с пиком стимуляции при оптимальных условиях воздействия и снижением активности роста при недостаточных или чрезмерных воздействиях. Следовательно, при проведении предпосевной обработки необходимо придерживаться оптимального режима, установленного эмпирически.

1. **Тепловая обработка семян.** Расстил для просушки и последующее прогревание семян зерновых до 30—35° С, особенно проса, повышают энергию прорастания и начальный рост. Прогревание семян моркови продолжается 4—5 часов.

2. **Яровизация семян.**

3. **Обработка семян холодом.** Семена любых растений (холодостойких и теплолюбивых, яровизирующихся и неяровизирующихся; применяются в наклюнувшемся состоянии) намачивают 24 часа в избытке воды, расстилают тонким слоем и хранят 10—15 суток при температурах, близких 0° С (например, на тающем льду). Однократное охлаждение хуже, чем переменные температуры: Хорошие результаты дает попеременное выдерживание семян 18 *час* при 0° и 6 *час* при 18° С в течение 15—25 суток. Подобная обработка рекомендуется и для наклюнувшихся семян, причем сроки обработки можно сократить. Эти приемы повышают холодостойкость южных овощных культур, ускоряют развитие растений.

4. **Предпосевное закаливание растений к засухе по П. А. Генкелю.** Семена намачивают в воде или в очень слабом растворе борной кислоты (0,01%) от 8 до 24 *час* и затем высушивают. Закаливание лучше проводить на слегка наклюнувшихся семенах.

5. **Обработка семян растворами микроэлементов.** Семена намачивают в теплых растворах одного из микроэлементов 0,01—0,05%-ного хлористого или сернокислого марганца, 0,004—0,2%-ной сернокислой меди, 0,02—0,03%-ной борной кислоты или буры, 0,01—0,02%-ного сернокислого цинка и т. д. с таким расчетом, чтобы раствор впитывался семенами без остатка за 8—12 *час*. Затем просушивают на воздухе.

6. **Обработка семян биогенными стимуляторами.** В качестве стимулятора используется 0,002—0,005%-ная янтарная кислота, 0,02%-ная никотиновая кислота и т. д. На 100 *кг* зерновых берут 0,8 *г* кислоты, которые сперва растворяют в 100 *мл* горячей воды и доводят до 15—26 *л* воды. Семена равномерно перемешивают, накрывают бумагой или тканью на 12—24 *час*, затем просушивают.

7. **Подсушивание семян огурцов, дыни, арбуза.**

8. **Обработка семян метиленовой синькой.** Берут 0,03%-ный раствор в соотношении 1,5 весовых частей раствора и 1 части семян или избыток раствора. Намачивают 24 *час* при 22—25° С. Хорошие результаты получают на огурцах: ускорение плодоношения, увеличение процента женских цветков, повышение холодостойкости.

9. **Обработка семян ростовыми веществами.** Намачивание семян в избытке 0,01%-ного раствора гетероауксина и последующее высушивание. Для обработки гиббереллином используют 0,1—0,5%-ный раствор.

10. **Обработка семян радиацией.** Облучение ультрафиолетовыми лучами на протяжении 5—10 *мин* или гамма-радиацией и рентгеновыми лучами в дозах 100—3000 *р*. Повышает всхожесть семян, энергию прорастания и общее состояние растений.

11. **Обработка семян токами высокой частоты.** За 10—30 дней до посева семена пропускаются через переменное поле высокого напряжения. Повышается всхожесть, ускоряется развитие, повышается урожайность.

12. **Вымачивание и промывка семян в проточной воде** на протяжении 1—3 суток способствует удалению тормозителей; особенно рекомендуется для овощных и древесных (шелковицы, платана и др.).

13. **Обогащение семян микроэлементами.** Семена опудривают 0,01—0,05-ной смесью микроэлементов (марганца, молибдена, бора, меди, цинка и пр.) с молотым тальком, глиной и другими материалами.

14. **Дражирование семян.** Семена (свеклы и др.) на особых машинах обволакивают густой высыхающей массой, содержащей адсорбенты, питательные вещества, микроэлементы, клеющие вещества и пр. Дражирование облегчает механизированный высев, обеспечивает начальный рост растений.

15. **Обработка семян фунгицидами.** Применяется для повышения холодоустойчивости семян огурцов, хлопчатника, кукурузы и культур, которые, по данным Л. А. Незговорова, при охлаждении подвергаются поражению грибной инфекцией. Хорошие результаты дает обработка ТМТД (тетраметилтиурамдисульфатом).

16. **Парафинирование семян кукурузы для посева в снег.**

17. **Обработка семян кукурузы, пшеницы и т. п. путем намачивания** за сутки до посева в 0,1—0,5-ном растворе бромистого калия или в 2—5%-ном растворе древесной золы. Существует общее, но не строгое правило: мелкие семена более чувствительны к химическим средствам, чем крупные, зато к облучению более чувствительны крупные семена. Это необходимо учитывать при выборе дозы предпосевной обработки.

ПЕРЕЧЕНЬ ТАБЛИЦ И СХЕМ

Раздел I.

Классификация почв по механическому составу 11
Содержание усвояемых форм микроэлементов в почвах СССР 11
Водоудерживающие свойства разных почв 12
Потребность в известковании в зависимости от реакции почвы 13
Почвенное дыхание некоторых местообитаний 14
Формы соединений в почве при разной аэрации 15
Количество микроорганизмов в почве 15
Солевой состав некоторых типичных естественных вод 15
Средняя продолжительность вегетационного периода ряда культур для Европейской части СССР 16
Использование лучистой энергии Солнца на Земле 17

Раздел II

Среды Цинцадзе 33
Среда Копа и Мерца 41
Среда А. М. Смирнова 42
Среды Ван-Ниля 47
Основные характеристики источников света 57
Тип ламп и продолжительность освещения растений при светокультуре 58
Зависимость между напряжением тока в сети и интенсивностью излучения ламп накаливания 58
Площадь, ограниченная кривой вероятности (по Стьюденту) в пределах $\pm t$, для малого числа наблюдений 61
Нормированное отклонение при разных уровнях значимости p...62
Пример расчета статистической достоверности результатов учета веса зерна в вегетационном опыте 64
Коэффициент корреляции 67

Раздел III

Важнейшие концентрированные реактивы 75
Индикаторы для измерения pH 76
Соль и вода (температура соли и воды перед смешиванием 10—15°) 81
Соль и снег (или толченый лед) 82
Смесь двух солей со снегом 82
Смеси жидкостей с твердой углекислотой 82
Смеси для выпаривания при температурах выше 100° С 82
Относительная влажность воздуха над растворами H_2SO_4 различных концентраций 83
Относительная влажность воздуха над растворами NaCl 84

Углекислотный буфер 84
Карбонатно-бикарбонатный буфер по Варбургу 85
Характеристика бумаги фирмы «Ватман» для хроматографии и электрофореза 88
Характеристика ионитов отечественных марок 92—97
Ионообменные смолы зарубежных фирм 98—99
Обработка ионообменников для получения различных форм 100
Ионообменники на основе целлюлозы 101
Насыщение сефадекса LH-20 в различных растворителях 102
Свойства сефадексов 103
Время набухания сефадексов 104
Характеристики колонок для сефадексов 105
Сефадексы-анионообменники 105
Сефадексы-катионообменники 106
Характеристики сефароз 106
Температура и цвет каления 108
Таблицы буферных растворов 109
I. Типы буферных смесей 109—112
II. Составы компонентов буферных систем 113
III. Буферные системы 115
Универсальные буферные смеси 130
Ацетатно-фосфатно-боратный буфер 130
Ацетатные буферные смеси 131
Боратная буферная смесь 131
Фосфатно-цитратный буфер Мак-Ильвейна 132
Буфера константной ионной силы 132
Буфера для электрофореза 134
Буфера для электрофоретического разделения белков 134
Буфера для электрофореза белков на бумаге 135
Летучие буферные растворы для высоковольтного электрофореза 135
Типичные летучие буферные смеси 135
pH различных растворов при 25° С 136
Свойства радиоактивных изотопов, используемых в биологических исследованиях 138—143
Поправочные коэффициенты на радиоактивный распад 145—146
Условия определения активности при различных скоростях счета импульсов 147
Средняя длина треков β-частиц в ядерной эмульсии (плотность 3, 815) 150
Энергия β-частиц некоторых изотопов 151
Проявители для бромсеребряной фотобумаги 152
Поправка на время проявления при различной температуре растворов 154
Скорость центрифугирования в гравитационных единицах (g) при различных радиусах вращения 159
Водные растворы, используемые для создания градиента плотности 161
I. Сахароза 161
II. Цезий солянокислый 162
III. Фиколл 162
Шкала сит 163

Раздел IV

Общая схема строения растительной клетки 182
Продолжительность фаз клеточного цикла (по Клоузу) 189
Типы клеток растений и их применение в цитофизиологических исследованиях 190

Условия центрифугирования для выделения митохондрий растений 191
Схема фракционирования отфильтрованного гомогената на центрифуге 192
Условия выделения митохондрий из различных растительных тканей 193

Раздел V

Схема путей биосинтеза (вклейка)
Доноры и акцепторы структурных единиц в биологических синтезах 203
Ингибиторы биохимических реакций 204
Молекулярные веса полимерных соединений 218
Содержание белка в тканях растений, % на сухое вещество 218
Аминокислоты растений 221
Аминокислотный состав белков фотосинтезирующих органов растений (азот аминокислот в % от азота белка) 226
Аминокислотный состав некоторых растительных белков (азот аминокислот в % от азота белка) 227
Распространение непротеиногенных аминокислот 227
Схема фракционирования азотистых соединений 230
Цветные реакции на белки 231
Хроматография аминокислот на бумаге и тонких слоях 233
Реакция аминокислот и некоторых других соединений на нингидрин, изатин, нафтохинонсульфаниловую кислоту 236
Определение количества *г* $(NH_4)_2SO_4$, которое необходимо прибавить к раствору известного исходного насыщения для получения нового % насыщения (при 0° С) 238—239
Насыщенные концентрации сульфата аммония в зависимости от температуры 240
Словарь генетических символов (состав триплетов) 243
Нуклеотидный состав ДНК некоторых растений (содержание нуклеотидов) 244
Коэффициенты *f* при различных соотношениях экстинкций в области 280 и 260 *нм* 245
Хроматография нуклеотидов на слое целлюлозы 245
Хроматография нуклеотидов на ДЕАЕ целлюлозе 246
Тонкослойная хроматография оснований и нуклеотидов (растворитель — дистиллированная вода) 246
Хроматография свободных оснований нуклеиновых кислот 247
Хроматография нуклеозидов и дезоксинуклеозидов 248
Хроматография нуклеотидов и дезоксинуклеотидов 248—251
Классификация основных углеводов 253
Углеводы растений 254—256
Содержание сахаров в съедобной части главнейших культур 256—257
Хроматография сахаров и сахароспиртов на бумаге 262—263
Жирные кислоты семян и плодов 268
Содержание масла в семенах и ядрах различных растений 269—270
Иодное число льняного масла в зависимости от места выращивания 270
Общая схема выделения липидов из растительного материала 271
Фосфорные эфиры 276—281
Схема выделения АТФ из растительной ткани 282
Хроматография фосфорных эфиров 283
Схема фракционирования фосфорных соединений (по И. С. Кулаеву) 284—285
Основные органические кислоты растений 286—290
Активная кислотность клеточного сока листьев и плодов 290—291

Хроматография органических кислот на бумаге 292
Содержание гликозидов в растениях 294
Основные алкалоиды 295—296
Хроматография алкалоидов 298—301
Хроматография фенольных соединений на бумаге 304—312
Хроматография фенольных соединений на бумаге в некоторых растворителях 313
Тонкослойная хроматография фенолов на силикагеле 314—315
Содержание дубильных веществ в растениях 317—318
Классификация терпенов 319
Содержание каучука и смол в каучуконосных растениях 321—322
Каротиноиды 324—327

Раздел VI

Классификация ферментов 332—356
Свойства цитохромов растений 360
Витамины и их функции 364—373
Содержание биотина и пантотеновой кислоты в растениях 372—373
Содержание аневрина и ниацина в растениях 374
Содержание биотина в листьях растений 374
Содержание аскорбиновой кислоты в растениях 375
Содержание токоферолов в растительных материалах 375—376
Содержание витаминов в свежих плодах и овощах 376
Схема биосинтеза индолилуксусной кислоты 379
Содержание ауксинов в растениях 380
Действие гетероауксина и гиббереллинов на растения (по Бояркину и Дмитриевой) 382
Схема препаративного выделения природных фенольных ингибиторов роста (по В. И. Кефели и Р. Х. Турецкой) 387
Схема выделения и очистки гиббереллиноподобных веществ из растительных тканей (по Крозьеру, Аоки и Фарису) 388—389
Растворители для хроматографии индолпроизводных на бумаге 390
Хроматография естественных и синтетических ростовых веществ 391
Хроматография некоторых индольных продуктов 392—393
Тонкослойная хроматография индолопроизводных 395
Характеристика некоторых антибиотиков и токсинов, продуцируемых низшими растениями 401—404

Раздел VII

Связывание углерода растениями 416
Хлорофиллы и другие близкие к ним пигменты 420—426
Содержание хлорофилла в листьях некоторых растений, % на сырое вещество 426
Состав среды для поддержания жизнеспособности у изолированных хлоропластов (по Ридли, 1969) 432—433
Коэффициенты Бунзена для водных растворов 438
Анаэробные брожения углеводов и некоторых других веществ 457—459
Интенсивность ассимиляции у некоторых растений при температуре 18—20° С, максимальном освещении 25—100% дневного света и нормальном содержании углекислоты в воздухе 460
Квантовый расход фотосинтеза у различных типов растений 460—461
Поверхность листьев некоторых растений и растительных сообществ 462
Коэффициенты использования энергии солнечной радиации в случаях высоких зарегистрированных урожаев (по А. А. Ничипоровичу) 462

Размеры биологически возможных урожаев в разных географических широтах при показателях прихода солнечной радиации в 5%-ном ее использовании на формирование урожаев (по А. А. Ничипоровичу) 464
Образование сахара и крахмала в растениях при полном освещении 465
Интенсивность дыхания различных растительных тканей 465
Коэффициенты дыхания за счет ряда растительных веществ 465—466
Минимальные значения коэффициента дыхания во время прорастания семян при 12—25° С 466

Раздел VIII

Средняя скорость поступления воды в корневые волоски 473
Расположение устьиц в листьях разных растений 475—476
Осмотическое давление растворов сахарозы 479—480
Осмотическое давление растворов глюкозы 480—481
Транспирационные коэффициенты растений 482
Влияние ширины устьичной щели на отношение кутикулярной транспирации к устьичной 482

Раздел IX

Элементы минерального питания в растениях 494
Подвижность питательных элементов в базипетальном направлении (способность к передвижению по флоэме) 501
Скорость поглощения питательных веществ, нанесенных на листья растений 502
Признаки недостаточности питательных элементов 503
Растения-индикаторы недостатка отдельных питательных веществ в почве 504
Катионно-обменная емкость корней некоторых растений 505

Раздел X

Температурные условия роста растений 515
Гибель растений от нагревания 516
Температурные минимумы полевых культур в разные периоды развития 517
Гибель растений от холода 518
Устойчивость сельскохозяйственных культур к заморозкам в разные фазы развития (предельные температуры, ° С) 518—519
Значение реакции почвы для выращивания растений 519—521
Солеустойчивость культурных растений 521—522
Сравнительная токсичность газов по отношению к различным группам организмов 524
Морфологические эффекты, обнаруживаемые при действии γ- и рентгеновых лучей на растения 526
Критические дозы γ- и рентгеновского облучения для сухих семян культурных растений 526—527
Критические дозы γ- и рентгеновского облучения для вегетативных органов растений 527—528
Чувствительность воздушно-сухих семян к облучению γ- и рентгеновыми лучами 528

Раздел XI

Примерные концентрации растворов ростовых веществ при выдерживании черенков в растворах от 8 до 16 *час* 544
Полярность образования корней и листьев на черенках покрытосеменных растений 544
Условия яровизации растений 547
Время генерации одноклеточных организмов 551
Предельный возраст некоторых растений 553—555
Продолжительность жизни вечнозеленых листьев и хвои 555
Средний ежегодный прирост некоторых деревьев 556
Сроки наступления плодоношения у некоторых древесных растений в годах 556

Раздел XII

Абсолютный вес семян некоторых растений 558
Семенная продуктивность некоторых растений 559
Дальность разбрасывания семян некоторыми растениями 560
Продолжительность жизни семян 561
Всхожесть старых семян (по Тарнеру) 561
Условия стратификации 564
Количество воды, необходимое для набухания и прорастания 565
Скорость поглощения воды семенами 565
Температура прорастания семян и появления всходов 566

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Абиотические факторы 5
Аблакатировка 532
Абортивный 164
Абсолютная температура 71
Абсцизовая кислота 384
Авогадро число 71
Автолиз 412
Автономный покой 532
Автотолерантный 509
Автотропизм 532
Автотрофы 5,412
Автохоры 5
Автохтонный 5
Агар 258
Агликон 294
Адаптация 5
Адвентивные растения 5
Аденозиндифосфат 275, 282
Аденозинтрифосфат 275, 282, 357
Адсорбционная теория 496
Азот 486, 490—491, 503
Азотобактерии 486
Азотогеи 486
Азотфиксаторы 490—491
Акклиматизация 5
Аккумуляция 486
Аксиллярный 164
Активатор 71
Активационный анализ 71
Активность фермента 362
Алейроновые зерна 164
Алифатические спирты 265
Алкалоиды 294—301
Аллелопатия 6, 303
Аллель 178
Аллополиплоидия 173
Аллохоры 5
Аллохтонный 6
Альбедо 6
Альбинизм 412
Альбуминоиды 220
Альбумины 220
Альгициды 535
Альдегидоспирты 252
Альдегиды 252
Альдозы 253
Амилоза 252
Амилопектин 252
Аминокислоты 218—231, 233—236
Аминокислоты непротеиногенные 227
Аммиакаты 486
Амфифиты 6
Амфотерность 71
Анабиоз 6
Анаболизм 413
Анатоноз 468
Анаэробное дыхание 412
Анаэробный 6
Ангстрем 71
Андроцей 164
Анемофилы 6
Анемохоры 6, 557
Анеуплоидия 164, 179
Анион 71
Аниониты 91—101
Анионное дыхание 496
Антагонизм ионов 486, 487
Антибиотики 400—404
Антивитамины 413
Антигибереллин 383
Антиметаболиты 413
Антимутагены 164
Антипод 164
Антителехоры 6
Антропохоры 6
Антоцианы 302—303, 304—312
Апикальный 164
Апогамия 165
Апомиксис 165
Апопласт 165
Апопластидия 165
Апоплексия деревьев 532
Апотрофия 165
Аппарат Гольджи 166, 182
Апофиты 6
Арабаны 258
Арборециды 535
Ареал 6
Аридный 6
Археофиты 6
Асинхронное деление клеток 189
Аскорбиновая кислота 368, 375
Ассектаторы 6
Ассимиляты 413
Ассимиляционное число 413
Ассимиляция 413
Атомное число 71
Ауксины 376, 378, 380, 389—393
Ауксотрофы 165
Аутогамия 165
Аффинитет 532
Ацидофиты 6
Аэренхима 165
Аэробный 6
Аэрозоли 54
Аэропоника 18
Аэрофиты 6
Базикарпические плоды 557
Базифильные растения 6
Бактериостатический фактор 6
Бактериохлорофилл 418—419, 424, 425
Бактерицидный фактор 6
Бактероид 165
Баллисты 557
Барохоры 6
Белки 188, 218, 230, 237
Бентос 6
Бертрана метод 260
Биогенные стимуляторы 385, 569
Биогеоценоз 6
Биологическая активность почвы 6
Биологические пробы 363, 397—400, 407—411
Биологические ритмы 511—513
Биологические часы 511—513
Биос 366, 413
Биосинтез 197—203
Биотин 359, 372—374
Биохимическая фаза фотосинтеза 439—449
Биоэлектрический потенциал 530
Бластоколины 557
Блок вегетационного опыта 18
Богара 468
Брожение 413, 457—459
Брожение спиртовое 412, 457—459
Буфера емкость 71
Буферность почвы 7
Буферные смеси 109—136
Вакуоль 165
Вакуолярная мембрана 175
Вакуома 165
Вакуум-инфильтрация 55
Вегетационный метод 18
Вегетационный период 16, 19
Ведьмина метла 532
Ведьмино кольцо 532
Вентральный 165
Веретено 165
Вермикулит 19
Вивипария 532
Викариант 7
Витамины 363—376
Витрификация клеток 509
Внекорневая подкормка 495
Вода гравитационная 485
Вода имбибиционная 485
Вода капиллярная 485
Вода свободная 477
Вода связачная 477
Водные культуры 21
Водный баланс 467, 470—471
Водный режим 467
Водопроницаемость почвы 7
Водоудерживающая способность почвы 7, 12
Воска 169, 267
Всхожесть 557, 560
Вторичное цветение 532
Вымокание 509
Выпирание 509
Выпревание 509
Выщелачивание 487
Вязкость протоплазмы 472
Газоустойчивость растений 522
Галактаны 258
Галактолипиды 267
Галофиты 7
Гаметы 165
Гаплоидный 165, 179
Гейтоногамия 165
Гелиофиты 7

Гелофиты 7
Гельфильтрация 102
Гем 359
Гемикриптофиты 7
Гемиксерофиты 469
Гемифанерофиты 7
Гемицеллюлоза 258
Ген 165
Генетический код 243
Геном 165
Генотип 166, 178
Географические посевы 19
Геотропизм 537
Геофиты 7
Гербициды 545
Гетерозиготность 166, 178
Гетерозис 166
Гетерокарпия 166
Гетерополисахариды 258
Гетеростилия 166
Гетеротрофность 414
Гетеротрофный период питания 414
Гетеротрофы 7, 414
Гиалоплазма 183
Гиббереллиноподобные вещества 380, 388
Гиббереллины 380—383
Гибберелловая кислота 381
Гибрид 166
Гигантизм 533
Гигроскопическое движение 533
Гигрофиты 7, 468
Гидатода 468, 474
Гидатофиты 7
Гидроактивные движения устьиц 468
Гидролазы 331, 346
Гидролиз 414
Гидропассивные движения устьиц 468
Гидропоника 19
Гидрофиты 7, 468
Гидрохоры 7
Гинецей 166
Гипертонический раствор 468
Гиперхромизм 242
Гипокотиль 166
Гипонастия 533
Гипотонический раствор 468
Гипохромизм 242
Гистоны 188, 218
Гистохимические методы 184
Гликозиды 294
Гликолиз 451
Гликолипиды 267
Глиоксилевый цикл 455
Глобулины 220
Глутатион 358
Глюкопротеиды 220
Глютелины 220
Гольджи аппарат 166, 182
Гомеорезис 509
Гомеостаз 509
Гомогенат 71, 192
Гомозиготность 166, 178
Гомойогидридные растения 468
Гомополисахариды 252
Гормоны 533
Гравийная культура 25
Гравитационная вода 7
Градиент плотности 72
Градиентная элюция 72
Грамм-молекула 75
Грамм-эквивалент 75
Граны хлоропласта 195, 428
Гротгуса закон 418
Гумидный 7
Гуминовые кислоты 7
Гумус 7, 12
Гуттация 468, 472, 474
Движение протоплазмы 533
Дегидрогеназы 332—335, 338, 452
Дезоксирибонуклеиновая кислота 187, 218, 241
Дейтоплазма 166
Дейтосома 166
Декстрины 252
Декапитация 533
Делеция 179
Деление редукционное 166
Делянка 19
Деплазмолиз 468
Десиканты 545
Дефицит водный 468
Дефолиация 533, 545
Диагеотропизм 533
Диагностика стойкости 529—530
Диализ 72
Диализат 72
Диатропизм 533
Дигидрогибберелловая кислота 380
Диктиосома 167, 182
Диплоид 167, 179
Диссимиляция 414
Длиннодневные растения 538, 548—549
Доместикация 7
Доминанты 8
Дорзивентральный 167
Дормин 384
Дражирование семян 569
Дубильные вещества 317
Дульцит 265
Дупликация 179
Дыхание 450—455, 465—466
Дыхание почвы 13, 14
Дыхательное окисление 451
Дыхательный коэффициент 414, 465
Единица активности фермента 331
Жаростойкость 515—516
Жизнеспособность семян 562
Жиры 188, 268, 275, 456
Закаливание 509, 568
Закон количества раздражения 533
Заленского закон 469
Запал 510
Засуха 510
Засухоустойчивость 510
Захват 510
Зимостойкость 510
Зоохоры 8, 557
Известкование почвы 13, 487
Измерение растений 155—156
Изолатеральный 167
Изомеразы 331, 354
Изопрен 318
Изотонический раствор 469
Изотопы 136—143
Изоэлектрическая точка 72
Имбибиционная вода 8
Инактивация ферментов 330
Инбридинг 167
Ингибиторы 203—217, 387
Ингибиторы фотосинтеза 449—450
Индикаторы 76—81
Индолилуксусная кислота 378, 391—396
Инозит 265, 366
Инсектициды 535
Интенсивность дыхания 465
Интенсивность транспирации 469, 481—483
Интенсивность фотосинтеза 460
Интенсивность фотофосфорилирования 431—432
Интерфаза 189
Интродукция 8
Интрамолекулярное дыхание 412
Инулин 253
Инцухт 167
Ионизирующее излучение 524—528, 569
Иониты 91—101
Ионная сила 72
Калиптроген 167
Каллус 167
Кальвина цикл 443—448
Кальциефилы 8
Кальциефобы 8
Кальцификация 167
Камбий 167
Камеди 258
Капиллярная вода 8
Кардинальные точки 534
Кариодесмы 167
Кариокинез 167
Кариолиз 167
Кариолимфа 177
Кариотип 167
Карпотропизм 534
Каротиноиды 322—328
Катаболизм 414
Катаробионты 8
Кататоноз 469
Катионы 72, 185
Катиониты 91—101
Катионно-обменная емкость 91, 505
Каулифлория 167
Керамзит 19
Кетозы 253
Кинины 384
Киноплазма 167
Кислотность среды 495, 519—521
Кислоты жирные 188, 268, 457
Кладодии 168
Клен 163
Клейстогамия 168
Клетка 168, 182, 190
Клеточная пластинка 168
Клеточный цикл 189
Кодон 168
Кокосовое молоко 534
Колленхима 168
Комменсализм 8
Компартментация 168
Компенсационная точка 414
Комплексоны 489
Комплементарность 241
Компост 487
Конвергенция 168
Кондоминанты 8
Конкуренция 8
Консорция 8
Конституционные вещества 414
Копулировка 534
Кора 168

Корневое давление 469, 472
Корневые выделения 500
Короткодневные растения 538, 548—549
Корреляция 65—68, 534
Кофермент 357
Коэффициент завядания 469, 485
Коэффициент седиментации 72
Коэффициент хозяйственной годности урожая 459—460
Коэффициент экстинкции 72
Крахмал 253, 260
Крахмал флоридский 258
Кребса цикл 452—453, 457
Криофиты 8
Кристы 168
Кроссинговер 168, 178
Ксении 168
Ксерофильный 8
Ксерофиты 8, 469
Ксиланы 218, 258
Ксилема 168
Ксилемный сок 472—473
Ксилохром 168
Кумарины 304
Кутикула 168
Кутин 169
Кьельдаля метод 107
Лаг-фаза 169
Ламелла 169
Ламеллы гран 195, 428
Ламеллы стромы 428
Ламинарин 258
Латентный 169, 534
Латинский квадрат 19
Лейкопласты 169
Лептома 169
Лиазы 331, 353
Лигазы 331, 355
Лигнин 266
Лизосома 169
Линейные потери энергии 525
Лиотропные ряды 487
Лиофилизация 72
Липиды 267
Липопласт 169
Липопротеиды 220
Липосома 169
Листовая диагностика 487, 502
Литофиты 8
Лихенин 253
Литоцисты 169
Локус 178
Ломасомы 169
Лучевое поражение 524—525
Магнитотропизм 534
Макрогаметофит 169
Махроспора 169
Макроэлементы 490—493
Макроэргические связи 275, 442
Маннаны 258
Маннит 265
Массовое число 72
Массовый ток 501
Мацерация 108, 534
Медвяная роса 534
Мегаспора 169
Мегатермы 8
Мегатрофы 8
Межклетники 169
Мезокарп 169
Мезокотиль 169
Мезотермы 8
Мезотрофы 8
Мезосома 169
Мезофилл 169
Мезофиты 469
Мейоз 169
Меланины 302
Менделя законы 178
Ментор 535
Меристема 170
Меристемоид 170
Меристины 535
Местообитание 5
Метаболизм 414
Метаболиты 414
Металлоэнзимы 360
Меченые атомы 136—143
Меш 162
Микориза 487
Микросомы 170
Микроспорогенез 170
Микротермы 8
Микротрубочки цитоплазматические 170
Микрофибрилла 170
Микрофиламенты 183
Микроэлементы 493—495, 569
Миксотрофы 8
Мимикрия 8
Митоз 170
Митохондрии 170, 183, 191, 446
Михаэлиса константа 72
Модификации 171
Мозаика листовая 535
Молекулярная активность фермента 331

Молярность 73, 75
Монозы 253
Моносахариды 252—255, 259
Морозобоина 510
Морозостойкость 511
Морфактины 383
Морфогенез 171
Морфозы 171
Мощность дозы излучения 525
Мультивезикулярные тела 183
Мутагены 171
Мутант 171
Мутация 171
Нанофанерофиты 8
Наследственность 171, 177
Настия 535
Натурализация 8
Нейтральные растения 548—550
Некрогормоны 535
Некроз 535
Нектар 535
Неотения 171
Никтинастия 535
Нитрагин 486
Нитрификация 488
Нитрифицирующие бактерии 488
Нитрофилы 8
Нормальность 73
Носитель 73
Нуклеиновые кислоты 240—251
Нуклеоплазма 172
Нуклеопротеиды 220
Нуклеотиды 243, 245—251, 357
Нутация 535
Объемомер 541
Окаймленные пузырьки 183
Окисление жирных кислот 456—457
Окислительное фосфорилирование 453—455
Оксидоредуктазы 331, 332
Окулировка 535
Олеосомы 172
Олигодинамическое действие 535
Олиготрофный 8
Омброфилы 8
Онтогенез 172, 535
Оперон 172
Оплодотворение двойное 172
Опыление 172
Органические кислоты 286—293
Органические фосфаты 275—285
Орнитофилы 8
Орофиты 9
Осмос 469, 478
Осмотическое давление 478—481
Ось 172
Относительная биологическая эффективность 524—525
Паразиты 9
Паренхима 172
Партеногенез 172
Партенокарпия 172
Пасока 472—474, 503
Пастеризация 20
Пектиновые вещества 258
Пекто-целлюлозная оболочка 183
Пентозофосфатный цикл 455
Периблема 172
Перидерма 172
Перикарп 172
Перинуклеарное пространство 172
Период вегетации 20
Перисперм 172
Перицикл 172
Перлит 20
Пероксисома 446
Пестик 172
Пестициды 535
Песчаные культуры 26
Пиноцитоз 172
Пираноза 253
Пиримидиновые основания 240—241
Пирофиты 9
Питательные растворы 28—53
Плазмалемма 172
Плазмодесмы 172
Плазмолиз 469
Плазмолитик 469
Планктон 9
Пластидом 173
Пластиды 173
Плач растений 469, 472
Пленки прозрачные 56
Пленочная влага 485
Плерома 173
Плоидность 173
Пневматофоры 173
Повторение 20
Повторность 20
Поглощение веществ 496—499
Пойкилогидридные растения 470
Покой растений 513, 563
Полегание 511
Поликарпики 9
Полиплоидия 173, 179
Полирибосомы 173, 183

Полисахариды 252—253, 258
Полисома 173
Полиспермия 173
Полифенолы 301—303
Полупаразиты 9
Полураспада время 144
Полярность 535
Порог раздражения 535
Порфирин 419
Последействие удобрений 488
Постсинтетическая фаза 189
Постфлоральный период развития 536
«Потеря завядания» 484
Почвоутомление 9
Презентации время 536
Пресинтетическая фаза 189
Примордий 173
Полупроницаемые мембраны 496
Проба Молиша 409
Пробы Н. Г. Холодного 411
Провитамины 414
Продуктивность фотосинтеза 459, 464—465
Прокамбий 173
Проламины 220
Пролификация 536
Проницаемость клеток 496
Проницаемость протоплазмы 496
Проросток 536
Простетическая группа 357
Протамины 220
Протеиды 220
Протеинопласт 173
Противоточное распределение 73
Протопектины 258
Протопласт 173
Проточные культуры 23
Проявители для пленок 151—154
Проявители для фотобумаг 152
Псаммофилы 9
Псевдоантагонизм 488
Психрофиты 9
Пуриновые основания 240—241
Пыльники 173
Пыльцевое зерно 173
Рад 144
Радиоавтография 148—151
Радиометры 144
Радиопротектор 525
Радиосенсибилизатор 525
Радиационно-химические реакции 524
Развитие 531
Разделенные культуры 25
Раздражения количество 536
Раздражения порог 536
Раздражитель 536
Размножение 174
Растения-индикаторы 504
Расщепление признаков 178
Рацемат 73
Реакция почвы 9, 12
Реверсия 536
Регенерация 536
Регуляторы роста 376—377
Редупликация 174
Резистентность 511
Рекогносцировочные посевы 20
Ремонтантные растения 536
Рендомизация 20
Рендомизированные повторения 20
Реотаксис 536
Реофиты 9
Репрессор 174
Репродуктивные органы 536
Реституция 536
Ретарданты 376
Ретикулум 174, 182
Реутилизация 488
Рибонуклеиновая кислота 187, 218, 242
Рибосомы 174, 242
Ризолиты 9
Ризоплан 9
Ризосфера 9
Роза ветров 9
Рост растений 531, 538—539
Ростовые вещества 376—400
Ротационное движение 536
Сапонины 294
Сапрофиты 9
Световая фаза фотосинтеза 439—441
Светокультура 55, 56
Светофильтры 156
Светочувствительность семян 566—567
«Свободное пространство» 498
Сейсмонастия 536
Секреторные клетки 174, 536
Секреты 174, 536
Семенная продуктивность 559
Семяпочка 174
Сефадексы 102—106
Сефароза 106
Сидерация 487
Симпласт 174

Сингамия 174
Синглетное состояние электрона 439
Синергида 174
Синтез белков 240, 243
Синтесомы 183
Синтетазы 331
Синтетическая фаза 189
Синтетическая функция корневых систем 499
Синузия 9
Синхронизованное деление 189
Ситовидные клетки 174
Скарификация 557
Склереиды 174
Склеренхима 175
Склерофилы 9
Скорость роста 539
Сокодвижение 537
Сок плача 469, 472
Солеустойчивость 521
Сома 175
Соматическая апогамия 175
Соматическая мутация 175
Соматическое удвоение 175
«Сон» растений 512
Сорбит 265
Сосущая сила 471
Спектр действия фотосинтеза 417—418
Спектр поглощения хлорофилла 418—421
Спирты 265
Сподограмма 488
Спора 175
Способы стерилизации семян 24
Стела 175
Стенотрофы 9
Стенофоры 9
Стерильные культуры 23
Стероиды 267
Стратификация 558
Строма 175
Структура почвы 9
Структура урожая 537
Структурный ген 175
Сублимация 73
Суккуленты 9
Сукцессия 9
Супернатант 73
Сферосомы 175
Схема опыта 20
Сциофиты 9
Таксис 537
Таксон 9
Тапетум 175
Темновая фаза фотосинтеза 441—449
Температурные условия 514—519
Температурный коэффициент Вант-Гоффа 514
Тератология 175
Термический фактор 514
Термопериодизм 546
Термофильный 9
Терофиты 9
Терпены 267, 318
Тетрада 175
Тигмоморфозы 175
Тилакоид 175
Типичность опыта 20
Типичность опытного участка 21
Толерантность аллелопатическая 511
Тонопласт 175, 497
Тормозители прорастания 559
Торр 73
Тотипотентность 175
Травматины 537
Транзиторный крахмал 175
Транслосомы 183
Транслокация 179
Транспирационный коэффициент 470, 482
Транспирация 481—484
Трансплантация 537
Трансферазы 331, 339—346
Трахеи 175
Трахеиды 175
Триплет 243
Триплетное состояние электрона 439
Трихомы 176
Тропизм 537
Тропофиты 9
Тургесцентность 470
Тургор 470, 537
Тургорные движения 537
Турион 176
Убиквисты 10
Углеводы 252—264
Углекислотный цикл 443—449
Удельное вращение 73
Удобрения азотные 486
Удобрения бактериальные 487
Удобрение зеленое 487
Удобрения органо-минеральные 488

Укореняемость 543—544
Ультрафильтрационная теория 496
Ультрацентрифугирование 73, 159
Уравновешенные растворы 488
Устойчивость растений 508
Устьичный аппарат 475—477
Фаза дифференциации 538
Фаза растяжения 538
Фазы роста 538
Фанерофиты 10
Фаренгейта шкала 73
Фасциация 538
Ферментные системы 330
Фенология 10
Фенольные соединения 297—317
Фенотип 176, 178
Ферменты 330—363
Физиологическая спелость 538
Фикоцианин 419
Фиксажи 154
Фиксаторы 185—187
Фиксация 106, 185
Фикоэритрин 419
Филлодии 176
Филлокладии 176
Филогенез 538
Фитоалексины 303
Фитогормоны 533
Фитоморфозы 538
Фитонцидная активность 405—409
Фитонциды 404
Фитохром 548, 550
Фитоценоз 10
Флавиновые коферменты 359
Флавонолы 306
Флавоны 304
Флоэма 176
Фон опыта 21
Фосфатиды 275
Фосфопротеиды 220
Фосфоресценция 439
Фосфорилирование нециклическое 442
Фосфорилирование фотосинтетическое 430—432, 442
Фосфорилирование циклическое 442
Фосфорные эфиры 276—281
Фотоактивные движения устьиц 470
Фотографические рецепты 151—154
Фотопериодизм 538, 548—551
Фотопериодическая индукция 538
Фоторедукция 414
Фотосинтез 412, 415—418, 434—451, 459—466
Фотосинтетическая единица 439
Фотосинтетический коэффициент 414
Фотосинтетический потенциал 459
Фотосинтетическое фосфорилирование 430—432, 442
Фотосистемы 439—441
Фотофизическая фаза фотосинтеза 438
Фотохимическая фаза фотосинтеза 438, 440
Фракционирование 73
Фракционная перегонка 73
Фунгициды 569
Фураноза 252
Хазмофиты 10
Хамефиты 10
Хелаты 489
Хемосинтез 415
Хиазма 178
Хилла реакция 415, 429
Хиноны 302
Хионофилы 10
Хироптерофилы 10
Хлороз 493
Хлоропласт 176, 187, 195, 427—433
Хлорофилл 418—427, 433—434
Хлорофилл-хлоробиум 419, 424, 426
Хлорофуцин 419
Холодостойкость 511, 516—518
Хроматида 176
Хроматографии методы 85—106
Хромонема 176
Хромопласты 176
Хромопротеиды 220
Хромосома 176, 179
Хромосомные аберрации 179
Хромофор 73
Целлюлоза 218, 253
Центриоль 176
Центрифугирование 158—162
Центросома 177
Цианогенные гликозиды 294
Циркадные явления 511—513
Циркуляционное движение 538
Цистолит 177
Цитогенетические изменения 179
Цито-гистохимический анализ 187
Цитоплазма 177
Циторриз 470
Цитосомы 183
Цитохимия 187
Цитохромы 360—361
Черенкование 543
Чечевички 538
Эвапотранспирация 10
Эвритермы 10
Эвтрофный 10
Эдафические условия 10
Эдафон 10
Эдификаторы 10
Экология 10
Экосистема 10
Эксикаты 10
Экскреторные клетки 538
Экскреты 538
Экстенсин 177
Эктодесмы 177
Элайопласты 177
Электрон-вольт 73
Электрофорез 74, 112, 134
Электрофоретическая подвижность 74
Эмергенцы 177
Эмерсона эффект 415
Эндемизм 10
Эндоплазматическая сеть 174, 182
Эндосперм 177
Эндофиты 10
Энергия прорастания 558
Энтомофилы 10
Эпидермис 177
Эпифиты 10
Эремофиты 10
Эриохоры 10
Этилен 385
Этиоляция 538
Эуплоидия 179
Эфемероиды 10
Эфемеры 10
Эфирные масла 318
Ядро интерфазное 189
Ядро клетки 177, 190
Ядрышки 177
Яровизация 546—548, 568

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие 3

Раздел I. Условия местообитания растений 5

Словарь 5
Свойства почв 10
Простейшие анализы почв 12
Определение дыхания почв 13
Вегетационный период и использование света растениями 16

Раздел II. Основы опытного дела 18

Словарь 18
Методы выращивания растений 21
Водные культуры 21
Стерильные культуры 23
Разделенные культуры 25
Гравийные культуры 25
Песчаные культуры 26
Составы питательных смесей для водных и песчаных культур и изолированных тканей растений 28
Универсальные питательные смеси для выращивания высших растений 28
Растворы микроэлементов для универсальных питательных смесей 34
Питательные среды для выращивания отдельных видов высших растений 34
Питательные среды для культивирования изолированных тканей и клеток 38
Питательные среды для культуры изолированных корней 40
Питательные среды для специальных целей 43
Питательные среды для грибов 46
Питательные среды для фотосинтезирующих бактерий 47
Универсальные питательные среды для водорослей . . . 47
Растворы микроэлементов и витаминов для водорослей 50
Питательные среды для выращивания отдельных видов водорослей 51
Дополнительные рецепты изготовления питательных сред 53
Методы введения действующих веществ в растения . . . 54
Светокультура 55
Свойства прозрачных пленок 56

Основные положения биологической статистики 59
Среднее арифметическое выборки 59
Средняя ошибка и оценка достоверности статистических показателей 63
Корреляция и ее измерение 65
Регрессивный анализ 68
Борьба с вредителями и болезнями растений 69

Раздел III. Лабораторные методы физиологии растений 71

Словарь 71
Растворы 74
Приготовление растворов 74
Приготовление растворов индикаторов 81
Смеси для регулирования температуры 81
Охлаждающие смеси 81
Смеси для высоких температур 82
Растворы для регулирования влажности воздуха 83
Методы получения постоянной концентрации CO_2 84
Методы хроматографии 85
Тонкослойная хроматография 88
Ионообменная хроматография 90
Сефадексы (молекулярные сита) 102
Фиксирование растительного материала 106
Методы разрушения органического вещества 107
Мацерация 108
Приготовление буферных смесей 109
Таблицы буферных растворов 109
Универсальные буферные смеси 130
Метод меченых атомов 136
Основные определения 137
Основные радиометрические приборы и установки 144
Поправки на радиоактивный распад 144
Статистическая характеристика определений активности 148
Радиоавтография 148
Радиоавтохроматография 149
Фотографические рецепты 151
Появление рентгеновской пленки 151
Проявители для пленок 152
Измерение растительных объектов с помощью теневой фотографии 155
Изготовление светофильтров 156
Центрифугирование 158
Ультрацентрифугирование 159
Центрифугирование в градиенте плотности 161
Шкала сит 162
Клеи, замазки и уплотняющие массы 163

Раздел IV. Строение и наследственные особенности растительного организма 164

Словарь 164
Законы наследственности 177
Типы цитогенетических изменений 179
Различия в числе хромосом 179

Физиология клетки . . . 181
Общая схема строения растительной клетки . . . 182
Элементы цитохимии . . . 184
Обнаружение ионов в клетках, срезах тканей и в золе растений . . . 184
Определение катионов методом спектрального или пламенно-фотометрического анализа . . . 185
Фиксаторы для цитологических работ . . . 185
Ядерные фиксаторы . . . 186
Фиксаторы для изучения митохондрий . . . 187
Смесь Гаммалунда для хлоропластов . . . 187
Гистоцитохимические реакции . . . 187
Реакция на ДНК . . . 187
Реакции на ДНК и РНК . . . 187
Реакции на основные белки (гистоны) . . . 188
Реакция на жиры . . . 188
Клеточный цикл . . . 189
Клетка и субклеточные структуры . . . 190
Размеры ядер клеток некоторых растений, *мк*³ . . . 190
Митохондрии клеток . . . 191
Хлоропласты . . . 195

Раздел V. **Основные вещества растений и их физиологическая роль** 197

Биосинтез в растениях . . . 197
Взаимосвязь процессов биосинтеза . . . 197
Ингибиторы процессов биосинтеза . . . 203
Некоторые биологические полимеры . . . 218
Белки и аминокислоты . . . 218
Белки в растениях . . . 218
Классификация белков . . . 220
Определение белков и аминокислот . . . 230
Фракционирование белка с помощью сульфата аммония . . . 237
Нуклеиновые кислоты и синтез белков . . . 240
Молекула ДНК . . . 241
Молекула РНК . . . 242
Хроматография нуклеиновых кислот и их компонентов 245
Углеводы . . . 252
Высшие полисахариды . . . 252
Методы определения углеводов . . . 258
Спирты . . . 265
Определение спиртов . . . 265
Лигнин . . . 266
Цветные реакции на лигнин . . . 266
Липиды . . . 267
Классификация липидов . . . 267
Определение жиров . . . 270
Органические фосфаты . . . 275
Определение органических фосфатов . . . 275
Хроматография органических фосфатов на бумаге и в тонких слоях . . . 283
Органические кислоты . . . 286
Определение органических кислот . . . 291
Гликозиды . . . 294

Алкалоиды . . . 294
Хроматография алкалоидов на бумаге . . . 296
Фенольные соединения . . . 301
Определение фенольных соединений . . . 303
Хроматография фенольных соединений на бумаге . . . 304
Дубильные вещества (танниды) . . . 317
Терпены . . . 318
Монотерпены . . . 319
Сесквитерпены . . . 320
Дитерпены . . . 321
Тритерпены . . . 321
Каротиноиды . . . 322
Распространение каротиноидов в водорослях . . . 322
Определение каротиноидных пигментов и хлорофилла 323
Хроматография изопреноидных пигментов . . . 323
Определение эфирных масел . . . 328

Раздел VI. **Биологически активные вещества растений** . . . 329

Ферменты . . . 330
Классификация и номенклатура реакций, катализируемых ферментами . . . 331
Коферменты . . . 357
Неорганические кофакторы ферментов . . . 359
Определение активности ферментов . . . 362
Выделение и очистка ферментов . . . 362
Витамины . . . 363
Биологические методы выявления витаминов . . . 363
Ростовые вещества . . . 376
Ауксины . . . 378
Гиббереллины . . . 380
Морфактины (антигибереллины) . . . 383
Кинины . . . 384
Абсцизовая кислота (абсцизины I и II, или дормины) 384
Этилен . . . 385
Биогенные стимуляторы (по В. П. Филатову) . . . 385
Методы изучения природных ростовых веществ . . . 385
Антибиотики . . . 400
Антибиотики и другие токсины низших организмов . . . 401
Фитонциды и летучие биологически активные вещества . . . 404
Методы определения фитонцидной активности . . . 407

Раздел VII. **Фотосинтез и дыхание в растениях** . . . 412

Словарь . . . 412
Фотосинтез . . . 415
Количество углерода на Земле, *т* . . . 417
Спектр действия фотосинтеза . . . 417
Основные пигменты и строение фотосинтезирующих органов 418
Хлоропласты . . . 427
Биохимия фотосинтеза . . . 438
Превращение веществ и энергии при дыхании . . . 450
Три фазы освобождения энергии из питательных веществ 451
Гликолиз . . . 451

Окислительное фосфорилирование 453
Пентозофосфатный цикл 455
Глиоксилевый цикл 455
Окисление жирных кислот 456
Фотосинтез и его продуктивность 459
Основные показатели фотосинтетической деятельности растений 459
Определение площади листьев 464
Чистая продуктивность фотосинтеза 464

Раздел VIII. **Водный режим растений** 467

Словарь 468
Поступление воды в растения 470
Водный баланс 470
Расчеты поступления воды 471
Методы сбора, изучение пасоки (сока плача) и гуттации растений 472
Устьичный аппарат 475
Формы воды в растениях 477
Осмотические свойства клеток 478
Транспирация 481

Раздел IX. **Минеральное питание растений** 486

Словарь 486
Физиологическая роль элементов питания 490
Макроэлементы 490
Организмы, фиксирующие азот 490
Микроэлементы 493
Внекорневая подкормка растений микроэлементами . . . 495
Влияние кислотности среды на усвояемость растением питательных элементов 495
Физиология питания растений 496
Синтетическая функция корневой системы 499
Корневые выделения растений 500
Передвижение веществ 501
Диагностика минеральной недостаточности 502
Методы изучения корневых систем 504

Раздел X. **Приспособление растений к неблагоприятным условиям среды и физиология устойчивости** 508

Словарь 509
Биологические часы 511
Покой у растений 513
Методы преодоления покоя 513
Растения и температура 514
Гибель растений от холода 516
Реакция почвы и рост растений 519
Солеустойчивость растений 521
Устойчивость растений к газообразным веществам 522
Действие ионизирующих излучений на растения 524
Диагностика стойкости растений к неблагоприятным условиям 529
Метод крахмальной пробы для диагностики засухоустойчивости по П. А. Генкелю 530
Диагностика живых и мертвых тканей 530

Раздел XI. **Рост и развитие растений** 531

Словарь 532
Основные формулы роста растений 538
Характеристика корневых систем 540
Методы изучения корней 540
Измерение объема корней 541
Листовые черенки (укорененные листья) 543
Укоренение стеблевых черенков 543
Химические регуляторы роста 544
Гербициды 545
Дефолианты и десиканты 545
Задержка прорастания корней при длительном хранении . 546
Термопериодизм (яровизация) 546
Фотопериодизм 548
Представители фотопериодических групп растений . . . 549
Продолжительность жизни растений 551
Продолжительность и время цветения 556

Раздел XII. **Физиология семян** 557

Словарь 557
Стадии созревания семян 558
Быстрые методы определения всхожести семян 560
Прорастание семян 562
Преодоление покоя семян 563
Вода и прорастание семян 564
Влияние температуры на прорастание семян 566
Влияние света на прорастание семян 566
Посев и быстрые методы определения всхожести семян . . 567
Предпосевная обработка семян 568

Перечень таблиц и схем 570
Предметный указатель 576

Гродзинский Андрей Михайлович
Гродзинский Дмитрий Михайлович

КРАТКИЙ СПРАВОЧНИК ПО ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Второе издание, исправленное и дополненное

Редактор *В. Я. Сахарова*
Художественный редактор *В. М. Тепляков*
Художественное оформление *Е. А. Ильницкого*
Технические редакторы *Б. А. Пиковская, Н. П. Рахлина*
Корректоры *Л. Н. Регета, Л. М. Тищенко*

Сдано в набор 7.I 1972 г. Подписано к печати 9.X 1972 г. БФ 08186. Зак. № 2—28. Изд. № 81. Тираж 15000. Бумага № 2, 84×108¹/₃₂. Печатных физ. листов 18,5+1 вкл. Условн. печ. листов 31,29. Учетно-изд. листов 37,18. Цена 2 руб. 02 коп.

Издательство «Наукова думка», Киев, Репина, 3.

Отпечатано с матриц Киевского полиграфического комбината, ул. Довженко, 3 в Киевской книжной типографии № 5 Государственного комитета Совета Министров Украинской ССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли, Киев, Репина, 4. Зак. 850.