

УДК 602.6:633.63

БАРЬЕРНЫЕ ФУНКЦИИ ПЕРИКАРПИЕВ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ (*BETA VULGARIS* L.) РАЗЛИЧНЫХ ГЕНОТИПОВ

О.Л. КЛЯЧЕНКО¹, А.Ф. ЛИХАНОВ¹, В.П. ГРАХОВ²

¹Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины
03041 Киев, ул. Героев Оборона, 13
e-mail: Klyachenko@ukr.net

²Национальный ботанический сад им. Н.Н. Гришко Национальной академии наук Украины
01014 Киев, ул. Тимирязевская, 1

Исследованы барьерные функции перикарпиев сахарной свеклы. Установлено, что в перикарпиях ее различных гибридов содержится значительное количество фенольных соединений, которые представлены оксикоричными кислотами, флавоноидами и кумаринами. Тритерпеновые сапонины, содержащиеся в плодах сахарной свеклы, усиливают действие фенольных веществ, создавая комплексную систему защиты ее проростков от негативного воздействия биотических факторов. Разработана модель функционирования системы биохимической регуляции прорастания семян и формирования вокруг перикарпиев фитоактивных сфер, выполняющих функцию системной защиты проростков от потенциальных конкурентов и патогенов.

Ключевые слова: сахарная свекла, перикарпий, фенольные соединения, биологическая активность, ингибиторы, покой.

Сохранение жизнеспособности семян высших цветковых растений обеспечивается защитными механизмами [10, 15], важнейшие из которых основаны на особенностях строения специализированных покровных и механических тканей семян, плодов и соплодий [9, 13]. Одним из универсальных механизмов, активизирующих у растений защитные реакции к различным грибным, бактериальным, вирусным инфекциям и насекомым, а также контролирующим состояние покоя семян, являются толстостенные клетки эндокарпия, танниновые и кристаллоносные клетки [11]. Электронно-микроскопическими исследованиями обнаружена тесная взаимосвязь кристаллоносных клеток и склерейд в процессе гистогенеза [6], сопряженная с лигнификацией клеточных стенок [3].

В регуляции прорастания семян, роста и развития проростков важную роль играют биологически активные вещества, в частности гормоны (абсцизовая кислота (АБК), этилен) [10, 17], полифенолы (оксикоричные кислоты, флавоноиды, таннины, флаволигнаны) [1, 14], кумарины [10] и сапонины [2]. Показано, что высокоактивные соединения, способные существенно влиять на интенсивность прорастания семян сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.), находятся преимущественно в околоплодниках [14] и, особенно, в тканях мезокарпиев [18]. Перикарпии плодов сахарной свеклы образуются из стенок завязи, которые в

процессе формирования зародыша дифференцируются с образованием различных тканевых структур — экзо-, мезо- и эндокарпия [9], функции которых обусловлены особенностями анатомического строения, химической природой и распределением метаболитов.

Большинство ингибиторов прорастания семян являются полярными соединениями, к которым относятся АБК [15], щавелевая кислота [17], оксалаты, нитрат натрия [19], фенолкарбоновые кислоты [20]. В плодах сахарной свеклы обнаружены оксикоричные и оксибензойные кислоты, сиреневый и протокатеховый альдегиды [14], *цис*-4-циклогексан-1,2-дикарбоксимид [12], 1-амино-1-циклопропанкарбоновая кислота — ключевой водорастворимый агент поддержания семян в состоянии покоя [15]. По мнению некоторых авторов, наиболее активными ингибиторами являются содержащиеся в перикарпиях плодов АБК и кумарины [8]. Установлено, что полярные химические соединения из перикарпиев сахарной свеклы способны замедлять прорастание семян многих видов растений [19]. К среднеполярным ингибиторам свеклы относятся флавоноиды, бисалкалоиды и изоиндолные соединения.

Несмотря на то что основные потенциальные ингибиторы прорастания семян сахарной свеклы хорошо известны [11, 20], сведения относительно механизмов регуляции их прорастания в литературе недостаточны и крайне противоречивы. В настоящей работе изложены результаты исследований регуляторной роли околоплодников в прорастании семян и формировании биохимических барьеров перикарпиев плодов сахарной свеклы различных генотипов.

Методика

Исследовали 2 сорта сахарной свеклы — Белоцерковская односемянная 45 (БЦО 45), Ялтушковская односемянная 64 (ЯЛО 64) и 8 ди- и триплоидных гибридов на стерильной основе отечественной и зарубежной селекции: Украинский МС 70 (УкМС 70), Украинский МС 72 (УкМС 72), Белоцерковский МС 57 (БЦМС 57), Ивановский МС 33 (ИвМС 33), Ялтушковский МС 72 (ЯлМС 72), Уладово-Верхнячский МС 37 (УВМС 37), Уладово-Верхнячский МС 84 (УВМС 84), Александрия.

Полярные соединения экстрагировали из перикарпиев бидистиллированной водой при 4 °С в течение 24 ч (в соотношении 1 : 10), их биологическую активность оценивали на тест-объектах с помощью чистых культур *Chlorella vulgaris* 106 и *Erwinia aroideae*, которые высевали на твердые агаризованные питательные среды. Водные экстракты плодов свеклы исследуемых генотипов вносили в количестве 30 мкл в заранее подготовленные лунки диаметром 6 мм, затем тест-культуры выращивали в термостате при температуре 25 °С. Биологическую активность экстрагированных веществ оценивали по зоне подавления развития тест-культуры на 5-, 7- и 12-е сутки. Аллелопатический потенциал (фитотоксичность) водных вытяжек определяли по силе влияния биологически активных соединений на динамику роста корней проростков редиса (сорт Красный с белым кончиком) [4].

Профилирование вторичных метаболитов выполняли с помощью высокоэффективной обращенно-фазовой жидкостной хроматографии с диодно-матричным детектированием (DAD-RP-HPLC), оборудование — хроматографическая система Agilent 1100. Использовали двухэлементную схему (элемент А — 0,05 М водный раствор H₃PO₄; В — ацетонитрил), ко-

лонка Agilent Poroshell R 120, 2,7 мкм, 2,1 × 150 мм, термостатирование 20 °С, объем пробы 5 мкл, скорость потока элюента 0,2 мл/мин, продолжительность анализа до 80 мин, профиль элюирования — широкополосный линейный градиент от 0 % *B* в *A* до 100 % *B* за 30 мин, далее изократа *B* с ускорением потока до 0,6 мл/мин и повышением температуры до 40 °С. Длины волн детектирования 206, 254, 300, 350 и 450 нм выбирали для определения большинства органических соединений (включая терпеноиды хотя бы с одной двойной связью) фенилпропаноидов, соединений с ароматической структурой, флавоноидов, каротиноидов и хлорофиллов. Для определения природы вторичных метаболитов вместе с хроматограммой в диапазоне 200—800 нм записывали спектры поглощения пиков. Воспроизводимость анализа с помощью ВЭЖХ проверяли с использованием смеси девяти алкилфенонов (Sigma-Aldrich) — от ацетофенона до миристофенона. Погрешность ввода пробы не превышала 2 %, длительность удерживания в большинстве случаев не отклонялась более чем на 5 %. Обработку и визуализацию хроматографических данных (включая спектры поглощения) производили с помощью программного обеспечения Agilent Chem Station и Corel Draw X3.

Химический состав метаболитов плодов сахарной свеклы определяли методом ТСХ на слое силикагеля (Sorbfil F₂₅₄) в системе двух типов растворителей: 1) хлороформ : уксусная кислота : метанол : вода (60 : 32 : 12 : 8); 2) этилацетат : уксусная кислота : муравьиная кислота : вода (100 : 11 : 11 : 26) [8]. Для выяснения химической природы веществ хроматограммы обрабатывали проявляющими реагентами [8]. Показатели *R_f* устанавливали фотоденситометрически с использованием компьютерной программы Sorbfil TLC. Наличие кумаринов в метанольных экстрактах выявляли лактонной пробой и качественной реакцией на диазотированную сульфаниловую кислоту [8].

Общее содержание фенольных соединений в плодах определяли спектрофотометрическим методом (СФ Optizen Pop, Южная Корея) с помощью реактива Фолина—Чекольтеу [21], сухих растворенных веществ (Wrix %) в водных экстрактах плодов — с использованием цифрового рефрактометра Reichert (USA).

Калибровочный график строили по галловой кислоте. В качестве стандарта служил кверцетин (Merk, Germany). Цитологический анализ перикарпиев и состояния тест-культур выполняли на микроскопе Nikon Eclipse E-200. Автофлуоресценцию клеток и тканей перикарпиев исследовали на микроскопе AxioScope A-1 Carl Zeiss. Фотодокументацию материалов осуществляли с использованием Camera Control Pro-2 Nikon. Морфометрические показатели длин корней проростков редиса и результаты биотестов анализировали в специализированных программах Image Pro-Premier 9.1 и AxioVision 4.7 Carl Zeiss. Полученные данные обработаны статистически с помощью программы Statistica 6.0.

Результаты и обсуждение

Известные вторичные метаболиты сахарной свеклы представлены главным образом изофлавонами, флаванонами, дигидрофлавонолами и их гликозидами (бетавульгарин, бетагарин, иризон В), проявляющими свойства фитоалексинов (антифунгальная и антимикобактериальная активность); беталаиновыми алкалоидами (беталамовая кислота как предшественник беталаинов, ксантинов), проявляющими свойства красите-

лей и антиоксидантов; простыми индолами и *бис*-индольными алкалоидами, изоиндолами (ингибитор прорастания *Beta* sp.); ди- и тритерпеноидами (сапонинами), например гликозидами олеиновой кислоты, карофиллина, гедерагенина, и *бис*-десмозидами (с антибактериальными, ихтиотоксическими противоязвенными свойствами) [16]. Мы обнаружили в перикарпиях сахарной свеклы также конденсированные танины (проантоцианидины), флавоны, флавонолы и гликозиды последних (рис. 1, 2).

Спектры водных экстрактов плодов имели максимумы поглощения (λ_{\max}) в диапазоне 220—320 нм, характерном для оксикоричных кислот и кумаринов, что подтверждено методами качественного и количественного анализа фенольных веществ, а также флавоноидов, по содержанию которых выявлены значительные генотипические различия (таблица).

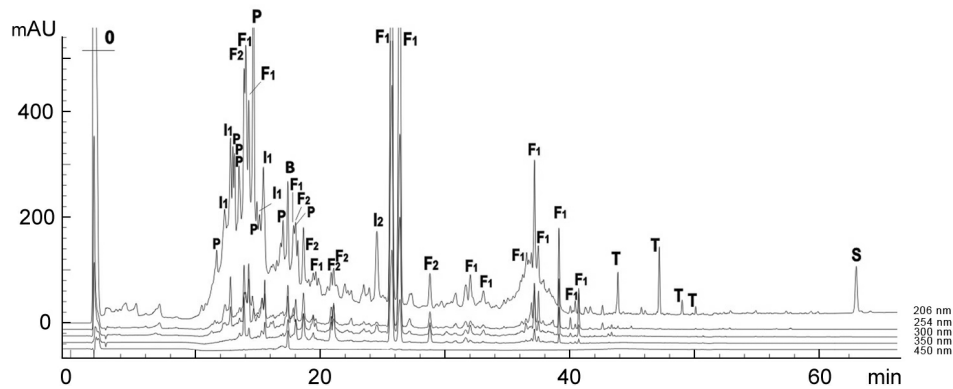


Рис. 1. Профиль высокоэффективной жидкостной хроматографии метанольного экстракта околоплодников гибрида сахарной свеклы Ивановский МС 33:

0 — общий пул водорастворимых соединений, кислот и др.; В — беталамовая кислота; Р — конденсированные танины (проантоцианидины); F₁ — изофлавоны, флавононы, дигидрофлавонолы и их гликозиды (иризон В, бетавульгарин, бетагарин); F₂ — флавоны, флавонолы и их гликозиды; I₁ — простые индолы и бисиндольные алкалоиды; I₂ — изоиндолы (ингибиторы прорастания); Т — ди- и тритерпеноиды (сапонины — гликозиды карофиллина, гедерагенина и бисдесмозиды); S — стериды и их эфиры

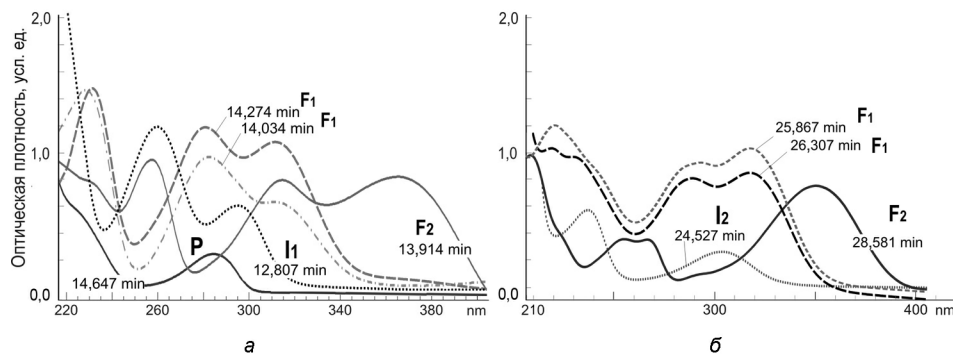


Рис. 2. Спектральные характеристики ряда полярных (а) и неполярных (б) вторичных метаболитов, выделенных из перикарпиев гибрида сахарной свеклы Ивановский МС 33:

Р — проантоцианидины; F₁ — изофлавоны, флавононы, дигидрофлавонолы и их гликозиды; F₂ — флавоны, флавонолы и их гликозиды; I₁ — простые индолы; I₂ — изоиндолы (ингибиторы прорастания)

Общее содержание сухих растворимых и фенольных веществ в околоплодниках семян сахарной свеклы различных генотипов

Сорт, гибрид	Сухие растворимые вещества, Вгix %	Фенольные вещества, мг/г		Флавоноиды, мг/г
		водная при +4 °С	метанольная при +20 °С	
Белоцерковская односемянная 45	0,2±0,02	22,8±0,6	29,3±0,7	4,9±0,3
Ялтушковская односемянная 64	0,3±0,02	21,2±0,5	37,5±0,7	11,5±0,7
Украинский МС 70	1,3±0,02	24,0±0,7	31,6±0,8	5,9±0,4
Ивановский МС 33	0,6±0,03	32,0±0,8	39,6±0,9	3,2±0,3
Ялтушковский МС 72	0,3±0,01	23,3±0,4	28,0±0,8	5,6±0,5
Украинский МС 72	2,6±0,02	22,5±0,6	38,4±1,2	5,9±0,4
Белоцерковский МС 57	0,4±0,02	21,8±0,5	39,7±1,0	9,7±0,5
Уладово-Верхнячский МС 37	5,3±0,10	29,3±0,7	31,0±0,8	14,9±0,6
Александрия	9,5±0,12	22,9±0,4	37,5±1,1	12,5±0,8
Уладово-Верхнячский МС 84	4,5±0,11	21,4±0,7	38,3±1,4	8,4±0,5

Спектральные характеристики среднеполярных соединений, выделенных из метанольных экстрактов околоплодников свеклы, представлены на рис. 2. По общему содержанию в перикарпиях сухих растворимых веществ отмечалась существенная вариация, что объясняется наличием в составе околоплодников различных солей и органических кислот.

Установлено, что локализация вторичных метаболитов в перикарпиях изученных гибридов сахарной свеклы обусловлена функциональными особенностями тканей и клеток. Наружные слои экзокарпия состоят из одревесневших клеток с утолщенными оболочками, внутриклеточное пространство которых заполнено полифенольными соединениями. Клетки мезокарпия — живые, палисадные, с тонкими слаболигнифицированными вторичными клеточными стенками, содержащими на стадии созревания плодов пластиды. В них также обнаруживаются многочисленные включения, кристаллы и друзы оксалата кальция.

В отдельных клетках встречаются немногочисленные гифы клеточного мицелия эндофитных грибов, которые из клетки в клетку перемещаются через пары простых неразветвленных пор. Признаки протеолитического разрушения тканей мезо- и эндокарпия при этом не наблюдаются.

В клетках эндокарпия, представленных склереидами с многочисленными поровыми отверстиями, также выявлены кристаллы оксалата кальция и везикулы, заполненные полифенольными соединениями. От периферии к центру размеры склереид уменьшаются, а клеточные оболочки становятся более пигментированными, утолщенными, с четко выраженной слоистостью.

Формирование вторичных клеточных стенок происходит при участии феруловой и *n*-кумаровой кислот, образующих поперечные сшивки между целлюлозными фибриллами. Оксикоричные кислоты наряду со связанной формой находятся также в свободном состоянии и легко пе-

переходят в подвижную фазу при поглощении воды покровными тканями. Аккумулируясь в тканях перикарпия, частично в везикулах, клеточных стенках и в межклетниках, фенольные вещества, сапонины и оксалаты образуют биологически активную среду, состояние которой зависит от содержания в тканях плодов свободной воды.

Результаты исследований показали, что после водной экстракции из плодов растворимых соединений наиболее высокая всхожесть семян исследуемых генотипов сахарной свеклы отмечалась у гибридов УВМС 37 и ИвМС 33, в перикарпиях которых содержится их наименьшее остаточное количество. Вместе с тем водные экстракты плодов именно этих гибридов оказывали наибольшее тормозящее действие на рост корней тест-культуры редиса (рис. 3). По специфике действия обнаруженных биологически активных соединений плодов на ростовые процессы корней редиса исследованные сорта и гибриды сахарной свеклы можно объединить в две группы. Первая характеризуется общим угнетением роста корней. К ней относятся сорта БЦО 45, ЯЛО 64 и гибриды УкМС 70, ЯлМС 72, Александрия. Вторая оказывает на тест-культуру ингибирующее действие с переменной активностью (см. рис. 3). Она включает ИвМС 33, УкМС 72, БЦМС 57, УВМС 37, УВМС 84.

Высокий отрицательный коэффициент корреляции между концентрацией водных экстрактов плодов и длиной корней редиса отмечался через 72 ч после выживания семян ($r = -0,98$). Между общим содержанием водорастворимых фенольных соединений в перикарпиях плодов и длиной корней редиса коэффициент корреляции равнялся $-0,72$. При этом достоверной связи между общим содержанием сухих растворимых веществ, включая оксалаты, и фитотоксичностью экстрактов ($r = -0,10$) нами не обнаружено.

Показано, что из 10 исследованных генотипов сахарной свеклы в околоплодниках только пяти гибридов (МС 33, ЯлМС 72, УкМС 72, БЦМС 57, УВМС 37) и сорте ЯЛО 64 содержатся комплексы выраженных биологически активных соединений (см. рис. 3). Их водные растворы при разбавлении в 100 раз сохраняли способность обильно вспениваться как в кислой, так и в щелочной среде, что характерно для тритерпеновых сапонинов, агликоном которых у сахарной свеклы является в основном олеаноловая кислота [7].

Выраженное фитотоксическое и антибиотическое действие метаболитов из перикарпиев этих генотипов обнаруживалось на чистых тест-культурах *Chlorella vulgaris* 106 и *Erwinia aroideae*. Согласно результатам тестирования, введение 30 мкл водных экстрактов в твердую питательную среду вследствие свободной диффузии метаболитов способно сдерживать ее освоение одноклеточными зелеными водорослями в течение 4–5 недель, а бактериями — до 3 недель. Микроскопическим анализом культуры *Chlorella vulgaris* 106 установлено, что клетки зеленых водорослей в зонах непосредственного контакта с эндометаболитами перикарпиев плодов сахарной свеклы медленно делились, образуя небольшие, равномерно рассредоточенные агрегаты, в состав которых входили полиморфные клетки.

Особого внимания заслуживает уникальная способность водных экстрактов околоплодников гибридов ИвМС 33, БЦМС 57, УВМС 37 заметно угнетать в питательной среде бактерии *Erwinia aroideae*, являющиеся возбудителем вредоносного заболевания корневой гнили сахарной свеклы [5]. Установленное комплексное проявление биологической ак-

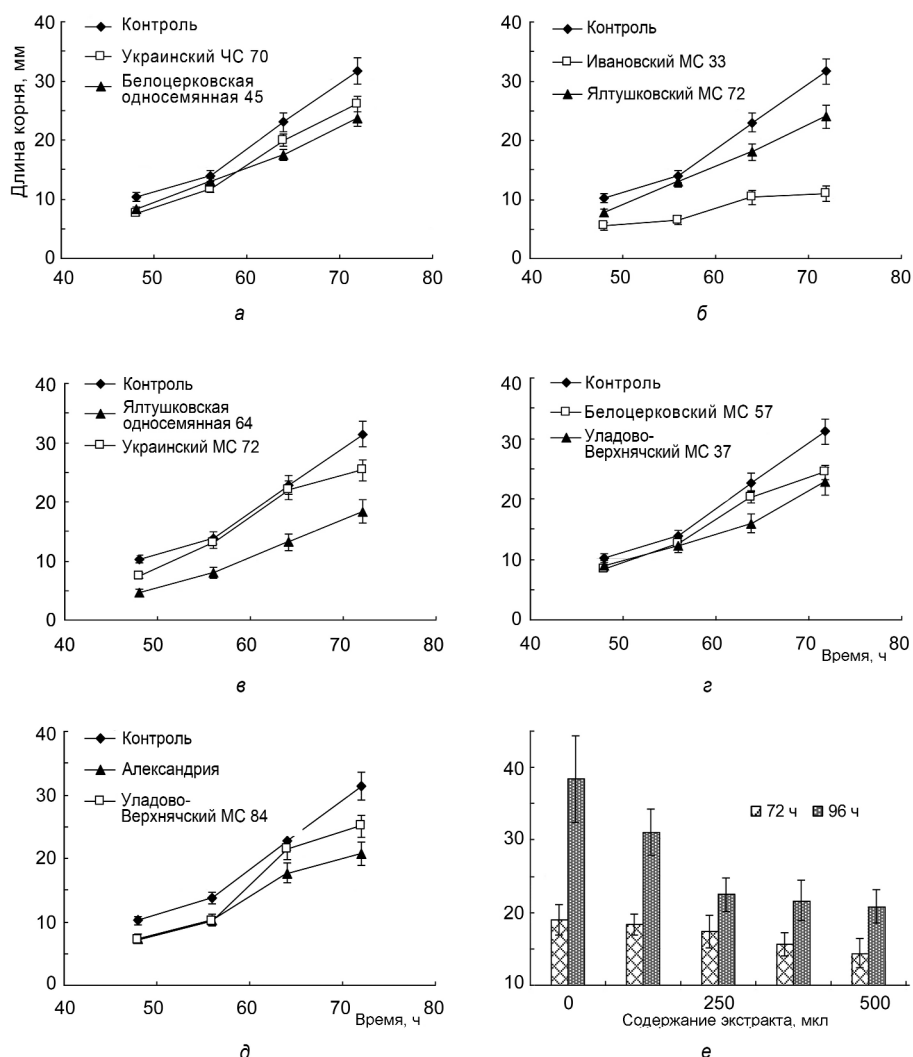


Рис. 3. Тормозящее действие водных экстрактов перикарпиев различных генотипов сахарной свеклы на рост корней проростков редиса (сорт Красный с белым кончиком):

a–d — экстракты при разбавлении 1 : 160; e — ингибирование роста корней при различных концентрациях экстракта на примере гибрида Уладово-Верхнячский MS 37

тивности водных экстрактов перикарпиев плодов по отношению к двухдольным растениям, водорослям и корневой гнили позволяет использовать этот тест в селекции сахарной свеклы как маркер потенциальной устойчивости генотипов к грибным и бактериальным инфекциям на стадии прорастания семян.

Проанализировав зависимости общего содержания фенольных веществ и радиуса зоны угнетения деления клеток водорослей, отметим некоторые закономерности, основанные на соотношении количества биологически активных соединений в перикарпиях плодов сахарной свеклы, их влияния на живые организмы и скорости диффузии в среду. С учетом того, что масса плодов сахарной свеклы составляет в среднем 11–25 мг, в которых содержится до 900 мкг фенольных соединений, вы-

раженное фитотоксичное и антибиотическое действие проявляется уже при концентрации этих веществ 100—150 мкг, можно определить объем потенциальной фитоактивной сферы. Радиус диффузии и фитотоксического действия биологически активных соединений сахарной свеклы является функцией их концентрации в плодах: $R = f(C)$. Его можно рассчитать для каждого отдельного генотипа по показателям их общего содержания в перикарпиях. Объем фитоактивной сферы (V_{ϕ}), создаваемой плодами исследованных гибридов, легко вычислить по предложенной нами эмпирической формуле

$$V_{\phi} = 7,4455 \cdot C \cdot m - 1,905,$$

где C — концентрация фенольных соединений в плодах; m — масса плода; 7,4455 и 1,905 — эмпирические показатели, определяющие зависимость зоны активного действия веществ от их концентрации.

Общее содержание водорастворимых фенолов (оксикоричных кислот, таннинов, кумаринов и флавоноидов), тритерпеновых сапонинов и других биологически активных соединений в перикарпиях является важнейшим адаптивным показателем выживаемости семян и проростков сахарной свеклы. Фенольный комплекс и другие активные метаболиты, содержащиеся в тканях перикарпиев плодов свеклы, в определенных условиях способны выполнять функцию биохимического пускателя (триггера), который при высоких концентрациях поддерживает состояние покоя семян, а при низких — стимулирует их прорастание. На основании полученных результатов нами разработана модель образования эндо- и экзогенных биохимических барьеров в перикарпиях плодов сахарной свеклы (рис. 4).

При поступлении в ткани околоплодника воды концентрация растворенных компонентов быстро нарастает, что приводит к повышению осмотического потенциала внутри клеток мезо- и эндосарпия. В случае недостаточного содержания воды в почве создается только эндогенный биохимически-осмотический барьер ($B_{эн}$), препятствующий транспорту воды и кислорода в ткани зародыша и инициации его прорастания. Одновременно с этим растворенные фенольные и другие активные соеди-

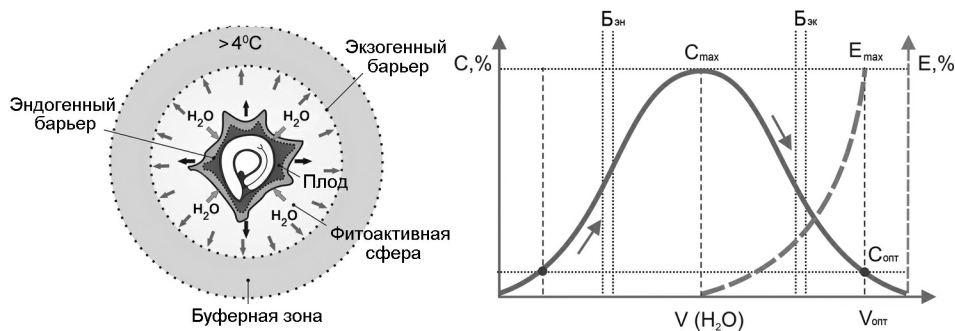


Рис. 4. Модель образования эндогенных и экзогенных биохимических барьеров, препятствующих развитию патогенов внутри и вокруг плода сахарной свеклы в результате диффузии эндометаболитов:

C — концентрация в тканях растворенных эндометаболитов; $V(H_2O)$ — объем воды в тканях плода; E — энергия активации прорастания семян; $B_{эн}$ — эндогенный (тканевый) барьер; $B_{эк}$ — экзогенный (фитогенный) барьер

нения тормозят рост мицелия эндофитных грибов, заселивших клетки перикарпия еще в период созревания и хранения плодов. При оптимальном содержании воды ускоряется отток водорастворимых органических соединений и солей в пространство вокруг плода (фитогенную сферу), где биологически активные соединения создают экзогенный биохимический барьер ($B_{эн}$), контролирующий размножение патогенных микроорганизмов. При этом снижение концентрации фенольных соединений внутри тканей плода, напротив, стимулирует ростовые процессы, что благоприятно сказывается на жизнеспособности развивающихся проростков. В условиях недостаточного водоснабжения у плодов сахарной свеклы формируется только эндогенный тканевый биохимический барьер, а при оптимальном обеспечении семян водой изначально образуется эндогенный, а затем экзогенный (фитогенный) барьер.

Таким образом, в результате проведенных исследований установлено, что у большинства изученных генотипов сахарной свеклы в перикарпиях плодов содержатся комплексы соединений с выраженным биологически активным действием, большую часть которых составляют соли карбоновых кислот и фенольные соединения: конденсированные дубильные вещества (проантоцианидины), изофлавоны, дигидрофлавонолы, флавоны, флавонолы и их гликозиды, а также простые индолы, изоиндолы (ингибиторы прорастания), *бис*-индольные алкалоиды, ди- и тритерпеноиды (гликозиды карофиллина, гедерагенина и *бис*-десмозиды).

Аккумулируясь в тканях мезо- и эндокарпиев плодов, биологически активные соединения формируют эндогенные (тканевые) и экзогенные (фитогенные сферы) биохимические барьеры, экологическое значение которых заключается в активной регуляции процессов пробуждения семян и подавлении фитопатогенных микроорганизмов на стадии формирования проростков сахарной свеклы.

1. Блажей А., Шутый Л. Фенольные соединения растительного происхождения. — М.: Мир, 1977. — 239 с.
2. Васильева И.С., Пасеиниченко В.А. Стероидные гликозиды растений и культуры клеток диоскореи, их метаболизм и биологическая активность // Успехи биол. химии. — 2000. — 40. — С. 153–204.
3. Горшкова Т.А. Растительная клеточная стенка как динамическая система. — М.: Наука, 2007. — 429 с.
4. Гродзинський А.М. Основи хімічної взаємодії рослин. — К.: Наук. думка, 1973. — 207 с.
5. Кляченко О.Л., Коломієць Ю.В. Цукрові буряки. Біологія. Фізіологія. Біотехнологія. — К.: НУБіП України, 2013. — 350 с.
6. Кравцева Т.И. Сравнительная карпология семейства *Urticaceae* Juss. — М.: Т-во науч. изд. КМК, 2009. — 400 с.
7. Мироненко Н.В., Брежнева Т.А., Селемев В.Ф. УФ-спектрофотометрическое определение тритерпеновых сапонинов производных олеаноловой кислоты // Химия растительного сырья. — 2011. — № 3. — С. 153–157.
8. Практикум по фармакогнозии: Учеб. пособие/В.Н. Ковалев, Н.В. Попова, В.С. Кисличенко и др.; под ред. В.Н. Ковалева. — Харьков: Изд-во НфаУ; Золотые страницы, 2003. — 512 с.
9. Сравнительная анатомия семян. Т. 3. Двудольные. Caryophyllidae —Dileniidae. — Л.: Наука, 1991. — С. 77–78.
10. Adkins S.W., Bellairs S.M., Loch D.S. Seed dormancy mechanisms in warm season grass species // Euphytica. — 2002. — 126. — P. 13–20.
11. Barnabas A.D., Arnott H.I. Calcium oxalate crystal formation in the bean (*Phaseolus vulgaris* L.) seed coat // Bot. Gaz. — 1990. — 151, N 3. — P. 331–341.
12. Bewley D., Oaks N. Inhibitor cis-4-cyclohexene-1,2-dicarboximide: Inhibitor of phytochrome-promoted seed germination // J. Bot. — 1980. — 77, N 6. — P. 3408–3411.
13. Bewley J., Bradford K., Hilhost H., Nonogaki H. Seed: Physiology of development, germination and dormancy, 3rd ed. — N.Y.—London: Springer, 2013. — P. 258–269.

14. Chiji H., Tanaka S., Izawa M. Phenolic germination inhibitors in the seed balls of red beet (*Beta vulgaris* L. var. rubra) // Agr. Biol. Chem. — 1980. — **44** (1). — P. 205–207.
15. Coumans M., Come D., Gaspar T. Stabilized dormancy in sugarbeet fruits. I. Seed coats as a physicochemical barrier to oxygen // Bot. Gaz. — 1976. — **137**, N 3. — P. 274–278.
16. Dictionary of Natural Products, ver. 22.2. — 2014. — Taylor & Francis Group. — URL: <http://dnp.chemnetbase.com> (2014).
17. Hermann K., Meinhard J., Doble P. et al. 1-Aminocyclopropane-1-carboxylic acid and abscisic acid during the germination of sugar beet (*Beta vulgaris* L.): a comparative study of fruits and seeds // J. Exp. Bot. — 2007. — **58**, N 11. — P. 1–14.
18. Juntilla O. Germination inhibitors in fruit extracts of red beet (*Beta vulgaris* cv. rubra) // J. Exp. Bot. — 1976. — **27**. — P. 827–836.
19. Morris P.C., Grierson D., Whittington J. Endogenous inhibitors and germination of *Beta vulgaris* // Ibid. — 1984. — **35**, N 156. — P. 994–1002.
20. Singleton V.L., Rossi J.A. Colorimetry of total phenolics with phosphomolybdicphoungstic acid reagent // Amer. J. Enol. Vitic. — 1965. — **16**. — P. 144–158.

Получено 08.07.2015

БАР'ЄРНІ ФУНКЦІЇ ПЕРИКАРПІЇВ ЦУКРОВОГО БУРЯКА (*BETA VULGARIS* L.) РІЗНИХ ГЕНОТИПІВ

О.Л. Кляченко¹, А.Ф. Ліханов¹, В.П. Грахов²

¹Національний університет біоресурсів і природокористування України, Київ

²Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка Національної академії наук України, Київ

Досліджено бар'єрні функції перикарпіїв цукрового буряка. Встановлено, що в перикарпіїх його різних гібридів міститься значна кількість фенольних сполук, представлених оксикоричними кислотами, флавоноїдами і кумаринами. Тритерпенові сапоніни, що містяться в плодах цукрового буряка, підсилюють дію фенольних речовин і створюють комплексну систему захисту його проростків від негативного впливу біотичних чинників. Розроблено модель функціонування системи біохімічної регуляції проростання насіння і формування навколо перикарпіїв фітоактивних сфер, що виконують функцію системного захисту проростків від потенційних конкурентів і патогенів.

THE BARRIER FUNCTION OF THE PERICARP OF DIFFERENT SUGAR BEET (*BETA VULGARIS* L.) GENOTYPES

O.L. Klyachenko¹, A.F. Likhanov¹, V.P. Grakhov²

¹National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine

15 Heroiv Oborony St., Kyiv, 03041, Ukraine

²M.M. Gryshko National Botanic Garden

1 Timiryazevska St., Kyiv, 01014, Ukraine

The pericarp of different sugar beet hybrids contain a substantial amount of phenolic compounds which are represented by hydroxycinnamic acids, flavonoids and coumarins. Triterpenoid saponins which contained in fruits of sugar beet enhance the action of phenolic substances, creating a comprehensive system of beet sprouts protection from the negative impact of biotic factors. It have been developed the model of the functioning of the biochemical regulation of seed germination and the formation around the pericarp phytoactive areas, which performing the function of the system protection of seedlings from potential competitors and pathogens.

Key words: sugar beet, pericarp, phenolic compounds, biological activity, inhibitors, dormancy.