

УДК 551.3:547.56:581.134

**І.К. КУДРЕНКО, В.Ф. ЛЕВОН, П.А. МОРОЗ, І.М. ГОЛУБКОВА**

Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка НАН України  
Україна, 01014 м. Київ, вул. Тімірязєвська, 1

### **ЕКОЛОГО-ФІЗІОЛОГІЧНА РОЛЬ ВТОРИННИХ МЕТАБОЛІТІВ У РОСЛИНАХ. ЦІАНОГЕННІ ГЛІКОЗИДИ**

---

---

*Наведено перелік родин та родів рослин — продуцентів ціаногенних глікозидів, які є запасними речовинами, захищають рослинний організм від негативних біотичних і абіотичних чинників, забезпечують детоксикацію надлишкових та шкідливих сполук обміну речовин.*

Дослідження вторинних метаболітів у рослинах набуває дедалі більшого значення, оскільки ці сполуки широко використовуються людиною в повсякденному житті. З них одержують багато препаратів, які застосовують у медицині, харчовій промисловості, парфюмерії. Деякі вторинні метаболіти сприяють збільшенню врожайності сільськогосподарських культур. Нині проводиться велика кількість дослідницьких робіт з вивчення і виділення вторинних метаболітів рослин. На основі цих досліджень розробляють нові шляхи виділення та синтезу ефективних лікарських препаратів.

Вивчення вторинних метаболітів було розпочато 200 років тому, коли німецький аптекар Зюртенер виділив морфін. Термін «вторинні метаболіти» увійшов в біологічну термінологію понад сто років тому після опублікування праць німецького вченого Альбрехта Косселя, який запропонував розділити складові речовини клітини на первинні та вторинні. Він стверджував, що первинні метаболіти присутні в кожній рослинній клітині, а вторинні — трапляються тільки «випадково» і не є необхідними для життя рослини. Поширення цих сполук та необов'язкова наявність у близь-

ких видах рослин свідчать про те, що їхній біосинтез пов'язаний з процесами, які мають вторинний характер [15]. На відміну від первинних метаболітів, сполуки вторинного метаболізму мають функціональне значення не на рівні клітини, а на рівні цілого організму [10,11].

Існує думка, що вторинні метаболіти — це сполуки, синтез яких пов'язаний з функціонуванням альтернативних шляхів первинного метаболізму рослин [16]. Ця гіпотеза ґрунтується на наявності в рослинах великої кількості альтернативних шляхів метаболізму (наприклад, шляхів дихання), наслідком неадекватності яких може бути утворення вторинних метаболітів, таких як глікозиди різної хімічної будови [17]. Вторинні метаболіти беруть участь у процесі детоксикації продуктів первинного метаболізму [16].

До вторинних метаболітів належать, зокрема, ціаногенні глікозиди. Вони є токсинами, а також речовинами, що можуть бути попередниками амінокислот. HCN легко реагує з ненасиченими вуглеводнями, з яких утворюються азотвмісні гетероциклічні сполуки піримідинового та пуринового ряду, які входять до складу молекул ДНК та РНК. А. Ленінджер стверджує, що всі відомі «будівельні блоки» — амінокис-

лоти, пурини, піримідини — легко утворюються в експериментах, які відтворюють умови первісної Землі, а також виявляються в давніх гірських і осадових породах та в метеоритах, що переконливо свідчить про те, що ці сполуки були здавна поширені і, можливо, навіть були переважаючими продуктами хімічної еволюції. Частково це можна пояснити тим, що ці сполуки утворюються внаслідок послідовності реакцій, які є найстійкішими. Можливо, що основні типи біологічних молекул є по суті обов'язковими продуктами хімічної еволюції, причому не тільки на Землі, а і в будь-якому іншому місці Всесвіту, де є умови, що сприяють абіотичному утворенню органічних сполук [10, 11].

Мета роботи — з'ясувати поширення та функції ціаногенних глікозидів у рослинному світі.

Ціаногенез — це спроможність рослин синтезувати сполуки (ціаногенні глікозиди), що при гідролізі виділяють синильну кислоту, або ціанистий водень (HCN). Одним з класичних джерел HCN є насіння гіркого мигдалю *Prunus amygdalus*, що містить глікозид амігдалін. Характерний запах HCN — це запах «гіркого мигдалю» [2, 5]. Щорічно реєструють численні випадки отруєння домашньої худоби і зрідка смертельні випадки серед людей внаслідок уживання в їжу рослинної сировини, яка містить глікозид амігдалін. HCN токсичний для широкого спектра організмів завдяки тому, що він є інгібітором цитохромів у системі транспорту електронів.

Багато досліджень ціаногенезу провів англійський учений Д. Джонс [30–32].

Хоча роль ціаногенних глікозидів у рослинах остаточно не з'ясована, більшість дослідників вважають, що основна функція цих сполук — захисна [6, 14].

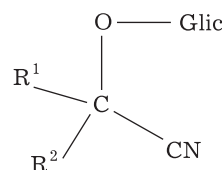
На початку XIX століття амігдалін широко використовувався лікарями — алопатами і гомеопатами. В США з 1920 р. його почали використовувати для лікування раку. Проте там амігдалін був визнаний

настільки токсичним, що його використання було заборонено.

Нині багато лікарських препаратів виготовляють, застосовуючи ціаногенні глікозиди. Щоб уникнути негативних наслідків при використанні таких препаратів, на лабораторних тваринах вивчають дію, дози, співвідношення діючих речовин. Моделювання процесів метаболізму ціаногенних глікозидів у тваринних організмах показало, що у тонкій кишці щура амігдалін гідролізується до пруназину і цей процес залежить від рН середовища [39].

Порівняння гідролізу лінамарину, амігдаліну та пруназину проводили на сліпій кишці хом'яка. Результати показали більш швидку реакцію ферментного гідролізу та абсорбції ціаніду для пруназину та амігдаліну, ніж лінамарину. Максимальну концентрацію амігдаліну в крові хом'яка зафіксовано через 1 годину після введення, вона зберігалась до 3 годин. Схожі дані отримано і для лінамарину [22].

Ціаногенні глікозиди виявлено майже у 800 видів рослин, що представляють 70–80 родин. Загальна кількість ціаногенних глікозидів досить невелика — близько 30. За винятком декількох сполук, виявлених у представників родини Sapindaceae, у структурі яких є ліпідний залишок, усі відомі ціаногени мають однакову структуру, наведену на рисунку.



Структура ціаногенного глікозиду: Glic — глікозидний залишок; R<sup>1</sup>, R<sup>2</sup> — аліфатичний або ароматичний радикал

В останні десятиріччя значно зросла кількість досліджень ціаногенних глікозидів вищих рослин, що пов'язано з появою принципово нових методів аналізу, ідентифікації та посиленням інтересу до цих спо-

лук у зв'язку з їхнім практичним значенням для сучасної біології та медицини.

Один з найвідоміших ціаногенних глікозидів — амігдалін — виявлено в насінні багатьох рослин родини Rosaceae — сливи, вишні, яблуні, гіркою мигдалю, персика, абрикоси (таблиця). Крім того, його знайдено в листках лавровишні, черемхи і молодих пагонах горобини [1, 3, 7–9, 34].

У сучасних дослідницьких роботах ідентифікують ціаногенні глікозиди, застосовуючи новітні хімічні та фізичні методи аналізу. Виявлено, що у насінні *Prunus serotina*, *P. virginiana* cv. Schubert наявний тільки моноглікозид пруназин, а у *P. ilicifolia*, *P. lyonii* та *Laurocerasus* знайдено амігдалін, який успадковувався гібридами *P. padus* cv. Grandiflorus та *P. virginiana* cv. Schubert [23]. У насінні *Sorbus commixta* виявлено як амігдалін, так і пруназин [33].

Рослини — продуценти ціаногенних глікозидів зростають у тропічних, субтропічних та помірних зонах земної кулі.

У сортах і гібридах персика селекції Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка НАН України вивчали вміст пруназину, як одного з генетично зумовлених показників пристосованості до несприятливих умов. Результати засвідчили, що за зміною рівня пруназину в поколіннях рослин можна простежити поступову зміну реакцій рослинного організму. Внаслідок високої специфічності пруназину (як речовини, яка має захисну функцію) можна судити про філогенетичні зв'язки сортів персика в нових екологічних умовах. Дослідження ціаногенезу близьких за походженням сортів персика (Дружба і Дніпровський та ін.) показало схожість у накопиченні пруназину у споріднених сортів [7].

Нами також досліджено вміст ціаногенних глікозидів у рослин різних культур і сортів родини Розових у різні періоди вегетації. Найбільш помітну різницю у вмісті ціаногенних глікозидів протягом вегетації виявлено в сортах аличі в період досягання плодів. Таку ж тенденцію спостерігали в

яблуні. У сливи накопичується значно менше цих речовин. У вишні сорту Ужгородська рання змін у вмісті ціаногенних глікозидів протягом вегетації не відзначили. В абрикосі сорту Ранній Ботсаду спостерігається значне зниження вмісту ціаногенних глікозидів у період дозрівання плодів [3, 9].

Дослідження ціаногенезу сортів персика показало схожість у накопиченні пруназину в період активного росту, що є підтвердженням зміни ціаногенезу залежно від фенофази рослин. Так, зміна вмісту пруназину в надземних органах персика протягом вегетації мала певні закономірності. Кількість пруназину у насінні помітно збільшувалась при досягненні плодів. На нашу думку, перерозподіл вмісту пруназину з листків у насіння, а також синтез пруназину безпосередньо у насінні відбувається у серпні, тобто під час остаточного формування зародка у насінні [8, 34].

У насінні абрикоса ціаногенні глікозиди представлені здебільшого амігдаліном і меншою мірою — пруназином.

Якщо для фармакології ціаногенні глікозиди є цінною речовиною, то для харчової промисловості велика кількість ціаногенних глікозидів є неприпустимою. Ціаногенні глікозиди самі по собі є нетоксичними, але при їх гідролізі специфічним ферментом  $\beta$ -глюкозидазою утворюється проміжний продукт — ціаногідрин, який спонтанно розкладається з утворенням бензальдегіду та синильної кислоти. Щоб позбутися продуктів ціаногенезу в промисловості застосовують гарячий обробіток зерен при 100 °C протягом 20 хвилин [40, 41].

У харчовій промисловості використовують насіння не лише абрикоса, а і персика. Тому дослідження вмісту ціаногенних глікозидів у плодах з точки зору застосування їх як добавок у лікери, кондитерські виробы передбачає вивчення накопичення цих речовин. З'ясовано, що найбільший вміст пруназину і бензальдегіду — у ділянці ближче до кісточки, де вони утворюються

Найбільш відомі ціаногенні глікозиди (вміст від 0,1 до 1,8%)\*

Ціаногенний глікозид	Родина	Рід
Амигдалін	Rosaceae	Prunus, Pyrus, Amygdalus, Amelanchier, Cydonia, Crataegus, Malus, Cerasus
	Ginkgoaceae	Ginkgo
Пруназин	Rosaceae	Prunus, Persica, Armeniaca
	Poaceae	Sorghum
Дурин	Acanthaceae	Jaslicia, Beloperone
	Agavaceae	Agave, Cordyline, Sancevieria, Yucca
Лінамарин	Alismataceae	Echinodorus
	Anacardiaceae	Mangifera
	Annonaceae	Annona
	Apocynaceae	Aspidasperma, Plumeria
	Araucariaceae	Araucaria
	Asclepiadaceae	Asclepia
	Asteraceae	Taraxacum, Vernonia, Eupatorium, Bidens, Wedellia
	Chrysobalanaceae	Correia
	Commelinaceae	Zebrina
	Convolvulaceae	Catharantus, Ipomea
	Crassulaceae	Bryophyllum sp.
	Ericaceae	Rhododendron
	Euphorbiaceae	Croton, Euphorbia, Manihot, Ricinus
	Fabaceae	Lonchocarpus, Machaerium, Cajanus, Erythrina, Leucena, Lotus, Phaseolus, Trifolium
	Geraniaceae	Geranium
	Lamiaceae	Melissa, Origanum, Persea
	Lauraceae	Endlicheria, Nectandra, Ocolea
	Liliaceae	Lilium, Aloe
	Linaceae	Linum
	Malvaceae	Bastardiopsis, Hibiscus
	Melastomataceae	Miconia, Tibouchina
	Meliaceae	Cabrarea, Guarea, Trichia, Cedrela, Melia
	Mimosaceae	Acacia, Adenanthera, Piptadenia, Calliandra
	Moraceae	Ficus, Sorocea, Artocarpus
	Myrsinaceae	Rapanea
	Myrtaceae	Psidium
	Nyctaginaceae	Bougainvillea, Pisonia
	Oleaceae	Jasminum
	Passifloraceae	Passiflora
	Phytolaccaceae	Galesia
	Piperaceae	Piper
	Plantaginaceae	Plantago
	Poaceae	Brachiaria
	Proteaceae	Grevillea, Macadamia
	Rubiaceae	Palicourea, Coffea
	Rutaceae	Baufourodendron, Pilocarpus, Zanthoxylum, Citrus
	Sapotaceae	Cryosophyllum
	Simaroubaceae	Picramnia
	Tiliaceae	Corchorus
	Tropaeolaceae	Tropaeolum
	Urticaceae	Boehmeria
	Verbenaceae	Aegiphila, Vitex, Lantana
	Violaceae	Hybanthus
Віціанін	Fabaceae	Vicia
Неолінустатин	Linaceae	Linum
	Passifloraceae	Passiflora
Самбунігрин	Sambucaceae	Sambucus
Таксифілін	Linaceae	Linum
Триглоцінін	Juncaginaceae	Triglochin
Лотаустралін	Fabaceae	Lotus

\* За літературними даними

внаслідок ферментного гідролізу амігдаліну [19].

Для визначення ціанідів кожний рік пропонуються нові прилади та методи. Один з таких приладів дає змогу точно визначити вміст ціанідів, глікозинолатів у невеликих наважках. Такий прилад можна використовувати у польових умовах [21].

Особливо актуальним є визначення вмісту ціанідів у маніоці, зернах льону, сорго, пагонах бамбука, тому що в багатьох країнах ці рослини є харчовими культурами. Запропоновано метод пікрат, який ґрунтується на порівнянні зі стандартними сумішами в перерахунку на амігдалін, який є ефективнішим за інші. Цей метод визначення ціанідів у рослинній сировині та продуктах зробили основним в країнах, які розвиваються [27].

Додавання олійного метилового ефіру з насіння абрикоса (як каталізатор використовували гідроокис калію) у дизельне пальне показало, що така суміш може успішно використовуватись у тепловозах. Додавання такого ефіру до сумішей з пальним навіть у невеликих кількостях поліпшує роботу машин [25].

Вивченням асфіксії коренів персика і сливи та вмісту амігдаліну, а також факторами, які впливають на його гідроліз, займалися Salesses G., Juste C. [38]. При вирощуванні вказаних рослин у водній культурі без аерації виявлено симптоми асфіксії — в'янення і засихання листя та побуріння коренів. Такі симптоми спостерігали і при хорошій аерації, якщо в розчин вводили порошок з деревини коренів дорослих рослин або суміш амігдаліну та емульсину. Персики, які містять у коренях до 6,85% ціаногенних глікозидів, дуже чутливі до поганої аерації, а при вмісті цих речовин 4,48% (на суху речовину) корені стають менш чутливими. Введення емульсину, підвищення температури прискорює гідроліз амігдаліну і виникає отруєння рослин. Зміна рН середовища не впливала на гідроліз амігдаліну.

Таким чином, у персика шкода від підтоплення кореневої системи пов'язана з вивільненням синильної кислоти при гідролізі амігдаліну.

У сливи вміст амігдаліну в коренях становить від 1,99 до 3,87%, їхня чутливість до підтоплення не пов'язана з гідролізом ціаногенних речовин [38].

Відомо, що персик — рослина дуже аллопатично активна і спричиняє ґрунтово-тому. З виділеннями та органічними рештками персика в ґрунт потрапляють речовини фенольної природи та ціаногенні глікозиди, які і визначають аллопатичний режим ґрунту. Пруназин, який міститься в коренях персика, розкладається на синильну кислоту та бензальдегід. Тому після старих дерев персика недоцільно висаджувати молоді, які погано ростуть і не дають приріст [12].

Доведено, що насадження персика мають ґрунтову мікрофлору, яка здатна гідролізувати ціаногенні глікозиди. Вивчення ризосфери коренів різних за віком дерев персика показало, що найбільш багаті на таку мікрофлору молоді дерева [26].

Б. Патрік пояснював несумісність підщеп вмістом пруназину в рослинах: на сіянець персика та укорінений живець сливи прищепили бруньку персика. При весняному щепленні вже на початку серпня на листках виникли симптоми несумісності. Глікозид пруназин містився в обох видах, у листках персика його було більше, ніж на сливі. Пруназин у корі та листках не корелював з симптомами несумісності [20].

Зауважимо, що рослинний організм певною мірою піддається ушкодженню дією зимового зниження температури, несприятливих кліматичних умов, ураженню грибними хворобами, а також впливу негативних чинників біотичної та абіотичної природи. Вторинні метаболіти відіграють важливу роль у стійкості рослинного організму до різних стресових умов [6, 17, 18, 37]. У зв'язку з цим актуальним є подальше вивчення захисної дії вторинних метаболі-

тів та їхніх еколого-біохімічних функцій у рослинному організмі (передусім при інтродукції).

За останніми даними, чотири основні класи вторинних метаболітів (ціаногенні глікозиди, бензоксиглікозиди, авенакозиди та глікозинолати), які активуються  $\beta$ -глюкозидазою, виконують функцію фітоантисептиків. Захист рослинних організмів від патогенів та несприятливих факторів середовища є основною функцією ціаногенних глікозидів. За змінами у біохімічному статусі рослин можна простежити еволюцію розвитку окремих видів рослин [37].

Зрошування персикових саджанців препаратом, який містив алюміній, протягом 8 тижнів призвело до підвищення рівня пруназину в коренях [24]. Отже, підвищення рівня ціаногенних глікозидів — це відповідь рослини на негативні чинники середовища [30–32]. Одержані нами дані щодо вмісту синильної кислоти в здорових і уражених кучерявістю листках деяких сортів персика підтверджують це припущення. В уражених кучерявістю листках спостерігається підвищення рівня синильної кислоти, як одного з механізмів захисту рослин на відміну від здорових листків [13]. У даному випадку пруназин виконує функцію фітоалексинів. Згідно із загальною класифікацією фітоалексинів, яку запропонували Номанс А.Л., Фухс А. [29], захисні речовини рослин поділяють на дві групи — конститутивні інгібітори, синтез яких не залежить від ураження (або фітонциди у широкому значенні), та індуковані, які синтезуються у відповідь на контакт з патогеном. За класифікацією А.П. Дмитрієва пруназин цілком відповідає якісним показникам фітоалексинів, тобто виконує захисні функції у відповідь на контакт з патогеном [4].

Таким чином, вторинні метаболіти виконують не одну функцію, їхня мультифункціональність сприяє успішному пристосуванню до стрес-факторів. Не існує єдиної

думки про роль вторинних метаболітів в організмі рослин. Так, деякі вчені вважають, що вторинні метаболіти — це непотрібні залишки первинного метаболізму внаслідок незбалансованого росту клітин і тканин [28]. Синтез вторинних метаболітів є альтернативним шляхом первинного метаболізму [16, 17]. На думку інших, вторинні метаболіти — це продукти детоксикації шкідливих речовин [9, 16]. Вторинний метаболізм є необхідним для запасаючої речовини, які можуть бути використані шляхом перетворення. Наприклад, глікозиди можуть бути попередниками амінокислот або перетворюватися на цукри [11]. За твердженням третіх, вторинні метаболіти захищають рослини від біотичних і абіотичних стресів [35–37].

Розглянувши роль вторинних метаболітів у рослинах можна відзначити, що вони виконують різні функції. Згідно з принципом мультифункціональності, сформульованим А. Дорном у 1875 р., в процесі еволюції краще зберігаються структури, які можуть виконувати дві функції і більше [18]. Мультифункціональність вторинних метаболітів підвищує адаптаційний потенціал рослин, що має значення не тільки для онтогенезу, а й для філогенезу.

На основі літературних даних та результатів власних досліджень можна зробити висновок, що вивчення ціаногенних глікозидів та їхньої ролі у житті рослин є актуальною проблемою, особливо при інтродукції харчових та кормових рослин.

1. Березовский В.М. Химия витаминов. — 2-е изд. — М.: Пищевая пром-сть, 1973. — 317 с.

2. Бочков А.Ф. Образование и расщепление гликозидных связей. — М.: Наука, 1978. — 179 с.

3. Васильшина Н.М., Кудренко І.К., Левон В.Ф., Мороз П.А. Дослідження біоморфологічних та біохімічних особливостей у рослин підродино *Prunoidae* залежно від фаз розвитку // Вісн. Київ. нац. ун-ту імені Тараса Шевченка. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. — 2009. — С. 33–34.

4. *Дмитриев А.П.* Фитоалексины и их роль в устойчивости растений. — К.: Институт клеточной биологии, 1999. — 204 с.
5. *Зинин А.Н.* Труды по органической химии / Отв. ред. Б.А. Арбузов. — М.: Наука, 1982. — 259 с.
6. *Косулина Л.Г., Луценко Э.К., Аксенова В.А.* Физиология устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды. — Ростов-на-Дону, 1993. — 240 с.
7. *Кудренко І.К., Левон В.Ф.* Порівняльне вивчення накопичення пруназину в гібридах і сортах персика (*Persica vulgaris* Mill.), близьких за походженням // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біологія. — 2005. — Вип. 16. — С. 125–128.
8. *Кудренко І.К., Левон В.Ф., Мороз П.А.* Зміни вмісту пруназину в органах рослин персика в період активного росту // Матер. міжнар. наук. конф. «Інтродукція рослин на початку ХХІ століття: досягнення і перспективи» (до 120-річчя з дня народження М.І. Вавилова). — К., 2007. — С. 258–262.
9. *Левон В.Ф., Кудренко І.К., Василішина Н.М., Мороз П.А.* Динаміка накопичення пруназину в пагонах представників роду *Prunus* // Інтродукція рослин. — 2007. — № 3. — С. 109–111.
10. *Ленинджер А.* Біохімія. — М.: Мир, 1974. — 958 с.
11. *Лукнер М.* Вторичный метаболизм у микроорганизмов, растений и животных. — М.: Мир, 1979. — 550 с.
12. *Мороз П.А.* Аллелопатия в плодовых садах. — К.: Наук. думка, 1990. — 208 с.
13. *Мороз П.А., Левон В.Ф., Кудренко І.К.* Зміни у листках персика під впливом гриба *Taphrina deformans* Fuck. // Физиология и биохимия культурных растений. — 2003. — 35, № 3. — С. 252–256.
14. *Носов А.М.* Функции вторичных метаболитов растений *in vivo* и *in vitro* // Физиол. растений. — 1994. — 41, № 6. — С. 873–878.
15. *Пасешниченко В.А.* Растения — продуценты биологически активных веществ // Сорос. образ. журн. — 2001. — № 8. — С. 13–19.
16. *Полевой В.В.* Физиология растений. — М.: Высш. шк., 1989. — 464 с.
17. *Рощина В.Д., Рощина В.В.* Выделительная функция высших растений. — М.: Наука, 1989. — 211 с.
18. *Северцов А.С.* Направленность эволюции. — М.: Изд-во МГУ, 1990. — 220 с.
19. *Aubert Ch., Milhet C.* Distribution of the volatile compounds in the different parts of a white-fleshed peach (*Prunus persica* L. Batsch) // Food Chemistry — 2007. — 102, N 1. — P. 375–384.
20. *Breen P.J.* Cyanogenic glycosides and graft incompatibility between peach and plum // J. Amer. Soc. Hort. Sci. — 1974. — N 5. — P. 251–256.
21. *Brimer L., Molgaard P.* Simple densitometric method for estimation of cyanogenic glycosides and cyanohydrins under field conditions // Biochemical Systematics and Ecology. — 1986. — 14, N 1. — P. 97–103.
22. *Frakes R.A., Sharma R.P., Willhite C.C.* Comparative metabolism of linamarin and Food and amygdalin in hamsters // Chemical Toxicology. — 1986. — 24, N 5. — P. 417–420.
23. *Frank S., Santamour Jr.* Amygdalin in Prunus leaves // Phytochemistry. — 1998. — 47, N 8. — P. 1537–1538.
24. *Graham C.J.* Erratum to «Nonstructural carbohydrate and prunasin composition of peach seedlings fertilized with different nitrogen sources and aluminum» // Scientia Horticulturae. — 2002. — 95, N 4. — P. 357.
25. *Gumus M., Kasifoglu S.* Performance and emission evaluation of a compression ignition engine using a biodiesel (apricot seed kernel oil methyl ester) and its blends with diesel fuel biodiesel // Biomass and Bioenergy. — 2010. — 34, N 1. — P. 134–139.
26. *Gur A., Cohen Y.* The peach replant problem—some causal agents // Soil Biology and Biochemistry. — 1989. — 21, N 6. — P. 829–834.
27. *Haque M.R., Bradbury J.H.* Total cyanide determination of plants and foods using the picrate and acid hydrolysis methods // Food Chemistry. — 2002. — 77, N 1. — P. 107–114.
28. *Haslam E.* Metabolites and metabolism: A commentary on secondary metabolism. — Oxford: Clarendon press, 1985. — 161 p.
29. *Homans A.L., Fuchs A.* Direct bioautography on thin — layer chromatograms as method for detecting fungitoxic substances // J. Chromatography. — 1970. — 51, N 2. — P. 327–329.
30. *Jones D.A.* Co-evolution and cyanogenesis. In: Heywood V.H. (ed.), Taxonomy and Ecology. — London: Academic Press, 1974. — P. 213–242.
31. *Jones D.A.* Cyanogenic glycosides and their function. In: Harborne J.B. (ed.) Phytochemical Ecology. — London: Academic Press, 1972. — P. 103–124.
32. *Jones D.A., Keymer R.J., Ellis W.M.* In: Harborne J.B. (ed.) Biochemical aspects of Plant and Animal coevolution. — London: Academic Press, 1978. — P. 21–34.
33. *Kiyokazu Takaishi, Hiroshi Kuwajima.* Prunasin and amygdalin from Sorbus commixta // Phytochemistry. — 1976. — 15, N 12. — P. 1984.
34. *Levon V.F., Kudrenko I.K.* Seasonal changes in accumulation of prunasine at a peach (*Persica vulgaris* Mill.) // The materials of XXXV Annual ESNA Meeting, European Society for new methods in agricultural research Amiens, France, 2005. — P. 96.

35. *Matern U.* Coumarins and other phenylpropanoid compounds in the defense response of plants cells // *Planta Medica*. — 1991. — **57**, N 7. — P. 515.

36. *Morant A.V., Jorgensen K., Jorgensen C., Paquette S.M.* // *Phytochemistry*. — 2008. — **69**, N 9. — P. 1795–1813.

37. *Mothes K.* Historical introduction // *Encyc. Plant Physiol. New Ser.* — Vol. 8. — Berlin; Heidelberg; N.Y.: Springer-Verlag, 1980. — P. 7.

38. *Salesses G., Juste C.* Recherches sur l'asphyxie radiculaire des arbres fruitiers cher et prunier: etude de leur fenieur en amygdaline et des facteurs intervenant dans l'hydrolise de celle — ci // *Ann. Amelior. Plant.* — 1971. — N 3. — P. 265–280.

39. *Strugala G.J., Rauws A.G., Elbers R.* Intestinal first pass metabolism of amygdalin in the rat in vitro // *Biochem. Pharmacol.* — 1986. — **35**, N 13. — P. 2123–2128.

40. *Tunçel G., Nout M.J.R., Brimer L., Göktan D.* Toxilogical, nutritional and microbiological evaluation of tempe fermentation with *Rhizopus oligosporus* of bitter and sweet apricot seed // *Int. J. Food Microbiol.* — 1990. — **11**. — P. 337–344.

41. *Tunçel G., Nout M.J.R., Brimer L.* Degradation of cyanogenic glycosides of bitter apricot seeds (*Prunus armeniaca*) by endogenous and added enzymes as affected by heat treatments and particle size // *Food Chemistry*. — 1998. — **63**, N 1. — P. 65–69.

Рекомендував до друку  
П.Є. Булах

*И.К. Кудренко, В.Ф. Левон, П.А. Мороз,  
И.Н. Голубкова*

Национальный ботанический  
сад им. Н.Н. Гришко НАН Украины,  
Украина, г. Киев

#### ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ ВТОРИЧНЫХ МЕТАБОЛИТОВ В РАСТЕНИЯХ. ЦИАНОГЕННЫЕ ГЛИКОЗИДЫ

Приведен перечень семейств и родов растений — продуцентов цианогенных гликозидов, которые являются запасными веществами, защищают растительный организм от негативных биотических и абиотических факторов, обеспечивают детоксикацию избыточных и вредных соединений обмена веществ.

*I.K. Kudrenko, V.F. Levon, P.A. Moroz,  
I.N. Golubkova*

M.M. Gryshko National Botanical Gardens,  
Academy of Sciences of Ukraine,  
Ukraine, Kyiv

#### ECOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL ROLE OF THE SECONDARY METABOLITES IN PLANTS. CYANOGENIC GLYCOSIDES

The list of families and species of plants-producers of cyanogenic glycosides which one are reserve substances, defend a vegetative organism from negative biotic and abiotic factors, ensure detoxicating of redundant and harmful compounds of exchange is given.