

КОМПОНЕНТНЫЙ СОСТАВ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

ПЕРСПЕКТИВНЫЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ ИСТОЧНИКИ ФРУКТОЗОСОДЕРЖАЩИХ УГЛЕВОДОВ

© 2020 г. Е. С. Васфилова¹, *, Т. А. Воробьева¹

¹Ботанический сад Уральского отделения РАН, г. Екатеринбург, Россия

*e-mail: euyas@mail.ru

Поступила в редакцию 04.02.2020 г.

После доработки 04.06.2020 г.

Принята к публикации 10.09.2020 г.

Проанализировано содержание глюкофруктанов у видов из различных семейств покрытосеменных растений. В классе Dicotyledones особенно перспективными оказались изученные виды сем. Campanulaceae (*Campanula rapunculoides* L., *C. latifolia* L., *Codonopsis pilosula* (Franch.) Nannf., *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC.), накапливавшие в подземных органах большое количество высокомолекулярных глюкофруктанов, которое достоверно выше, чем у изученных видов семейств Asteraceae и Boraginaceae. В сем. Asteraceae представляют интерес *Echinacea pallida* (Nutt.) Nutt., *Petasites hybridus* (L.) Gaertn., B. Mey. & Scherb, *Tussilago farfara* L. Перспективными оказались *Symphytum officinale* L. и *Lithospermum officinale* L. из сем. Boraginaceae. У изученных видов Monocotyledones более высоко содержание низкомолекулярных глюкофруктанов, но меньше количество высокомолекулярных глюкофруктанов, чем у видов Dicotyledones. В подавляющем большинстве случаев глюкофруктаны накапливались в подземных органах растений. В листьях в период цветения глюкофруктанов не оказалось, но во время активного роста, до бутонизации, низкомолекулярные глюкофруктаны присутствовали в листьях видов *Allium* L., что, вероятно, связано с их участием в процессах метаболизма. В соцветиях некоторых видов низкомолекулярные глюкофруктаны содержались в значительных количествах.

Ключевые слова: фруктозосодержащие углеводы, низкомолекулярные глюкофруктаны, высокомолекулярные глюкофруктаны

DOI: 10.31857/S0033994620040081

Растения, продуцирующие фруктозосодержащие углеводы (глюкофруктаны), составляют около 15% всей мировой флоры покрытосеменных [1, 2]. Функции этих соединений в растительном организме довольно разнообразны. Они издавна рассматривались как резервные углеводы, источник запасных питательных веществ. В последние десятилетия выявлены другие важные функции глюкофруктанов: они имеют большое значение для адаптации растений к неблагоприятным воздействиям окружающей среды, в первую очередь к дефициту влаги (засухе), а также к низким температурам; участвуют в процессах осморегуляции [1–4]. Кроме того, эти соединения способны повышать устойчивость растительного организма к биотическим стрессам, например грибным инфекциям [1]. В организме человека и животных глюкофруктаны могут избирательно стимулировать рост полезных микроорганизмов, действуя как пребиотики, и оказывать иммуностимулирующее действие [4].

Лекарственные растения, накапливающие данные соединения, представляют интерес для

химического изучения и фармакологического скрининга с целью создания эффективных и малотоксичных препаратов с разнообразной фармакологической активностью – иммуномодулирующей, пребиотической, противодиабетической и т.д. [5, 6]. Эти соединения обладают также выраженными антиоксидантными, противовоспалительными и гепатопротективными свойствами, на их основе разработаны различные лекарственные препараты, а также биологически активные добавки [7]. В России в последнее время наблюдается рост потребления функциональных продуктов питания для профилактики различных заболеваний. Значительное место в их ассортименте занимают продукты, содержащие инулин и олигофруктаны, которые используются в диетическом и диабетическом питании, как пребиотики, структуро- и вкусообразователи. Увеличение объемов производства и потребления функциональных пищевых продуктов, обогащенных инулином и фруктоолигосахаридами, является актуальной задачей. Получение новых, в том числе функциональных, продуктов на основе нетрадиционных

видов растительного сырья является перспективным направлением развития пищевой промышленности, поэтому изучение и интродукция нетрадиционных инулин-содержащих культур является весьма актуальной задачей [8]. В связи с этим необходим поиск наиболее перспективных видов растений, которые могут быть источниками этих биологически активных веществ, для использования в медицине, фармации, пищевой промышленности.

В ряде литературных обзоров приводятся сведения о содержании глюкофруктанов в покрытосеменных растениях. По данным G.A.F. Hendry [3], фруктаны широко распространены у видов из 10 крупных семейств (содержащих не менее 50 родов). Семейством, включающим наибольшее количество фруктан-содержащих видов, является Compositae (Asteraceae). Как отмечает ряд исследователей [1, 2, 9–11], глюкофруктаны характерны и для видов из семейств Boraginaceae, Campanulaceae, Poaceae (Gramineae), Liliaceae. В некоторых работах отмечается также и семейство Iridaceae. По мнению C.J. Pollock [10] и W. Van den Ende [4], растения, синтезирующие фруктаны, присутствуют, главным образом, в наиболее эволюционно продвинутых семействах – Asteraceae (Compositae) и Poaceae (Gramineae), которые являются также самыми крупными по количеству видов. При этом W. Van den Ende [4] указывает на полифилетическое происхождение биосинтеза фруктанов у высших растений. По данным Д.Н. Оленникова и Н.И. Кашенко [12], глюкофруктаны содержатся примерно у 5% от общего количества официальных для России видов растений.

Очевидно, что для эффективного использования растительного сырья наряду с содержанием данных соединений необходимо учитывать также степень распространения конкретного вида и возможность (простоту) его культивирования.

Целью данной работы явился анализ накопления низко- и высокомолекулярных глюкофруктанов у ряда видов покрытосеменных растений из различных семейств для выявления наиболее перспективных ресурсных объектов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для анализа собирали в 2015–2019 гг. в условиях культуры в открытом грунте в Ботаническом саду Уральского отделения РАН (Екатеринбург) от растений, находившихся в генеративном возрастном состоянии. Количество фруктозосодержащих углеводов в подземных органах определяли в период плодоношения – начала отмирания надземной части; у ширококолокольчика крупноцветкового (*Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC.), в связи с особенностями сезонного раз-

вития, сбор материала проводили в период цветения–завязывания плодов (в конце сентября). В листьях определение глюкофруктанов проводили в период активного роста и во время цветения растений; в соцветиях некоторых видов, а также в корнях ромашки аптечной – в период цветения.

Для каждого образца брали усреднённую пробу от 5–10 (15) особей. Свежесобранные и отмытые от почвы подземные органы, либо надземные части растений (листья, соцветия) измельчали до частиц размером 7–10 мм и выдерживали 30 мин в сушильном шкафу при температуре 100 °С для инактивации ферментов; затем сырье досушивали при температуре 60 °С до воздушно-сухого состояния. Непосредственно перед анализом сырье дополнительно измельчали и ситовым методом отбирали фракцию с размерами частиц 0.5–1 мм.

Для количественного определения фруктозосодержащих углеводов за основу взяли методику, разработанную Д.Н. Оленниковым и Л.М. Танхаевой [13]. Анализ проводили спектрофотометрическим методом, который широко применяется рядом исследователей для определения содержания глюкофруктанов, с использованием различных реагентов [14, 15], в том числе – резорцина [13, 16].

Следует отметить, что объем понятий “олигофруктаны” (низкомолекулярные фруктаны) и “полифруктаны” (высокомолекулярные фруктаны) несколько различается у разных авторов. Принято считать, что у олигофруктанов степень полимеризации варьирует от 3 до 10, DP_{av} равна 4 (средняя степень полимеризации); у полифруктанов (высокомолекулярный инулин, inulin HP) она колеблется от 10 до 60, DP_{av} равна 25 [15, 17].

В ходе анализа мы выделяли две фракции глюкофруктанов: низкомолекулярную (GF_L) и высокомолекулярную (GF_H). Низкомолекулярную фракцию получали трехкратной экстракцией сухого растительного материала 95%-ным этанолом (30, 15 и 15 мин., на водяной бане при температуре 80 °С), упаривали досуха и растворяли осадок в дистиллированной воде. Поскольку высокомолекулярные фруктаны практически не растворяются в этаноле высокой концентрации [13], можно предполагать, что в состав этой фракции входили только фруктоза и низкомолекулярные глюкофруктаны, хорошо растворимые в спирте. Далее из растительного остатка водой экстрагировали высокомолекулярные глюкофруктаны (трижды по 60 мин. на кипящей водяной бане). Затем проводили гидролиз до фруктозы концентрированной хлористоводородной кислотой в течение 8 мин. при температуре 100 °С. Содержание фруктозы определяли спектрофотометрическим методом, используя реакцию с резорцином.

Содержание низко- и высокомолекулярных глюкофруктанов рассчитывали в процентах на воздушно-сухое сырье. Данные по каждому образцу представлены в виде среднеарифметического значения из трех измерений и его стандартной ошибки ($\pm SE$). Для каждого образца сырья вычисляли также индекс полимеризации: отношение содержания высокомолекулярных глюкофруктанов к сумме высокомолекулярных и низкомолекулярных глюкофруктанов: $GF_H / (GF_H + GF_L)$.

Различия в содержании глюкофруктанов (низкомолекулярных и высокомолекулярных) между видами, относящимися к различным семействам и классам (Dicotyledones и Monocotyledones), оценивали методом однофакторного дисперсионного анализа, с использованием программы StatSoft STATISTICA for Windows 6.0. Для оценки влияния систематической принадлежности использовали также ранговый критерий Краскела–Уоллиса, представляющий собой непараметрическую альтернативу однофакторного дисперсионного анализа (позволяющий обрабатывать данные выборок малого объема с неизвестным типом распределения). Влияние фактора (систематической принадлежности) на накопление глюкофруктанов признавалось статистически достоверным, если оно подтверждалось и параметрическим, и непараметрическим методами.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

1. Содержание глюкофруктанов у представителей Dicotyledones (Magnoliopsida)

Содержание высокомолекулярных глюкофруктанов и индекс их полимеризации, по нашим данным, оказались высокими в подземных частях ряда видов сем. Asteraceae: цикория обыкновенного *Cichorium intybus* L., эхинацеи бледной *Echinacea pallida* (Nutt.) Nutt., белокопытника гибридного *Petasites hybridus* (L.) Gaertn., В. Mey. & Scherb., мать-и-мачехи обыкновенной *Tussilago farfara* L. (табл. 1). Первый вид широко используется как источник инулина в европейских странах [18]; в России сырье цикория обыкновенного применяется для производства биологически активных добавок [19]. В научной медицине России у этого вида, а также у мать-мачехи и белокопытника гибридного используются только надземные органы. Следует отметить, что вышеупомянутые виды Asteraceae, накапливающие глюкофруктаны в значительном количестве, либо довольно широко распространены, либо достаточно легко культивируются.

Почти все изученные виды сем. Asteraceae отнесли к подсемейству Asteroideae, кроме *C. intybus*, входящего в подсемейство Cichorioideae [11]. В подсемействе Asteroideae изменчивость содержания глюкофруктанов весьма значительна, при этом

обнаруживается определенная связь с систематическим положением изученных видов¹. Повышенным содержанием этих соединений характеризовались виды триб Senecioneae (*P. hybridus*, *T. farfara*) и Heliantheae (*E. pallida*). Но у видов трибы Anthemideae – тысячелистник обыкновенный *Achillea millefolium* L., пижма обыкновенная *Tanacetum vulgare* L. содержание глюкофруктанов оказалось небольшим (табл. 1).

Как уже упоминалось, в ряде работ отмечалось наличие глюкофруктанов у видов сем. Boraginaceae, однако оно в этом плане изучено довольно слабо и литературные данные крайне ограничены. Makhatadze et al. [21] сообщили о содержании полисахаридов (нейтральный глюкофруктан и кислый арабиногалактан) в корнях окопника шершавого *Symphytum asperum* Lerech. в общем количестве 11.4% (на сухую биомассу). В нашем исследовании выявлено большое содержание высокомолекулярных глюкофруктанов и очень значительный индекс полимеризации – до 1.0 – у окопника лекарственного *S. officinale* L. (табл. 1). Близкие данные приводил С.Д. Pollock [10], отмечая, что в запасающих органах окопника лекарственного полифруктаны составляли 93% от общего количества углеводов, а сахароза и моносахариды – только 6%. Большое количество низко- и высокомолекулярных глюкофруктанов обнаружено в корнях воробейника лекарственного *Lithospermum officinale* L. (табл. 1). Оба указанных вида широко распространены на территории России; в культуре они прекрасно размножаются самосевом, их возделывание не представляет сложностей. Однако другие изученные нами виды сем. Boraginaceae – бруннера сибирская *Brunnera sibirica* Steven и медуница неясная *Pulmonaria obscura* Dumort. почти не содержали в корневищах и корнях олигофруктаны и накапливали довольно мало полифруктанов: 13.1 и 8.2% соответственно. Но индекс полимеризации глюкофруктанов при этом оказался высоким (табл.1).

Очень богаты глюкофруктанами виды сем. Campanulaceae: колокольчик рапунцелевидный *Campanula rapunculoides* L., колокольчик широколистный *C. latifolia* L., кодонопсис мелковолосястый *Codonopsis pilosula* (Franch.) Nannf., ширококолокольчик крупноцветковый *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC. По нашим данным, в корнях этих видов содержание высокомолекулярных глюкофруктанов является высоким: от 35.2 до 44.9% (табл. 1). При этом содержание низкомолекулярных глюкофруктанов крайне низкое, поэтому индекс полимеризации оказался очень высоким: от 0.93 до 1.0. Следует отметить, что все эти виды хорошо культивируются, а виды колокольчиков довольно широко распространены на

¹ Систематика Asteroideae приводится по Флоре европейской части СССР [20].

Таблица 1. Содержание низкомолекулярных (GF_L) и высокомолекулярных (GF_H) глюкофруктанов в подземной части различных видов растений при выращивании на Среднем Урале
Table 1. The content of low (GF_L) and high (GF_H) molecular glucofructans in the underground parts of various plant species grown in the Middle Urals

Семейство Family	Вид Species	GF _L , % на воздушно-сухое сырье Content of GF _L , % on air-dry weight basis	GF _H , % на воздушно-сухое сырье Content of GF _H , % on air-dry weight basis	Индекс полимеризации Polymerization index GF _H /(GF _H + GF _L)
Dicotyledons				
Asteraceae	<i>Achillea millefolium</i>	0	6.4 ± 0.5*	1.0
Asteraceae	<i>Cichorium intybus</i>**	8.0 ± 0.1	25.1 ± 1.0	0.76
Asteraceae	<i>Echinacea pallida</i>	0.8 ± 0.2– 10.2 ± 0.1***	18.3 ± 0.9– 35.7 ± 0.4***	0.64–0.97***
Asteraceae	<i>Petasites hybridus</i>	0.6 ± 0.01	31.8 ± 0.8	0.98
Asteraceae	<i>Tanacetum vulgare</i>	0	13.3 ± 0.3	1.0
Asteraceae	<i>Tussilago farfara</i>	3.1 ± 0.2	26.1 ± 0.5	0.89
Boraginaceae	<i>Brunnera sibirica</i>	0	13.1 ± 0.5	1.0
Boraginaceae	<i>Lithospermum officinale</i>	15.4 ± 0.3– 16.3 ± 0.5***	18.7 ± 0.4– 27.1 ± 0.8***	0.55–0.63***
Boraginaceae	<i>Pulmonaria obscura</i>	0.9 ± 0.1	8.2 ± 0.3	0.90
Boraginaceae	<i>Symphytum officinale</i>	0–7.4 ± 0.3***	32.0 ± 0.1– 45.5 ± 0.5***	0.81–1.0***
Campanulaceae	<i>Campanula rapunculoides</i>	2.7 ± 0.5	35.5 ± 0.3	0.93
Campanulaceae	<i>Campanula latifolia</i>	0	35.2 ± 0.2	1.0
Campanulaceae	<i>Codonopsis pilosula</i>	0	44.2 ± 0.3	1.0
Campanulaceae	<i>Platycodon grandiflorus</i>	0.6 ± 0.2– 1.8 ± 0.04***	40.4 ± 1.1– 44.9 ± 0.5***	0.96–0.99***
Polemoniaceae	<i>Polemonium caeruleum</i>	0–2.4 ± 0.6***	0–2.2 ± 1.7***	0–0.49***
Monocotyledones				
Asparagaceae	<i>Asparagus officinalis</i>	20.1 ± 0.3	0	0
Asparagaceae	<i>Polygonatum odoratum</i>	4.8 ± 0.2	13.3 ± 0.4	0.73
Iridaceae	<i>Iris × germanica</i>	0	0	0
Iridaceae	<i>Iris pseudacorus</i>	5.9 ± 0.4	7.6 ± 0.1	0.56

Примечание. * Данные по каждому образцу представлены в виде среднего арифметического значения и его стандартной ошибки.

** Жирным шрифтом выделены виды с общим содержанием глюкофруктанов не менее 20%; у *Asparagus officinalis* все глюкофруктаны низкомолекулярные, но при этом их содержание высокое.

*** Указан диапазон данных за несколько лет изучения.

Note. * The data for each sample are presented as the arithmetic mean and its standard error.

** The bold font indicates species with a total content of glucofructans of at least 20%; in *Asparagus officinalis*, all glucofructans are low molecular, but their content is high.

*** Data range for several years of research is given.

территории нашей страны, что дает возможность обеспечить необходимую сырьевую базу для их практического использования. Таким образом, данные растения представляют большой интерес.

В сем. Polemoniaceae нами довольно подробно изучался вид синюха голубая *Polemonium caeruleum* L. Анализ проводили в разные годы и на протяжении всего вегетационного периода. С. J Pol-lard, K.S. Amuti [9] отмечают, что некоторые виды сем. Polemoniaceae содержат два типа олигосахаридов на основе фруктозы (тип инулина и тип левана). По нашим данным, содержание как низко-, так и высокомолекулярных глюкофруктанов у этого вида крайне низкое (табл. 1): оно составляло чуть более 2% и только в конце вегетационного сезона. Практически отсутствовали глюкофруктаны и у многоколосника морщинистого *Agastache ru-*

gosa (Fisch. & C.A.Mey.) Kuntze из сем. Lamiaceae. Об отсутствии фруктанов у видов рассматриваемого семейства упоминает и G.A.F. Hendry [3].

2. Содержание глюкофруктанов у представителей Monocotyledones (Liliopsida)

Нами изучены представители двух семейств этого класса: Asparagaceae и Iridaceae². Кроме того, в предыдущей нашей работе [23] получены данные о содержании глюкофруктанов у видов сем. Amaryllidaceae.

У спаржи лекарственной *Asparagus officinalis* L. из сем. Asparagaceae глюкофруктаны, по данным

² Систематика видов приводится в соответствии с The Plant List [22].

N. Shiomi [24], представлены смесью полисахаридов, степень их полимеризации варьировала от 12 до 22 (преимущественно 13–16). Большинство глюкофруктанов представляло собой олигосахариды со степенью полимеризации 3–8, их доля в общем количестве глюкофруктанов со степенью полимеризации больше 3 составляла от 72 до 83% (в сентябре–ноябре); содержание полифруктанов со степенью полимеризации более 9 – 12.8–21.7% общей суммы глюкофруктанов. Согласно A.J. Cairns [25], у семи сортов аспарагуса содержание в корнях глюкофруктанов со степенью полимеризации 5 и более составляло 81–98% от их общего количества. По нашим данным (табл. 1), в конце периода вегетации в корневищах и корнях аспарагуса лекарственных высокомолекулярные глюкофруктаны отсутствовали, а содержание низкомолекулярных глюкофруктанов оказалось весьма значительным – 20.1%. Вероятно, подземные органы этого вида могут использоваться как источник олигофруктанов. Этому способствует и простота культивирования данного вида.

Другой вид этого же семейства – купена душистая *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce содержал небольшое количество низкомолекулярных глюкофруктанов, содержание высокомолекулярных соединений было довольно невысоким (табл. 1). О наличии у этого вида высокомолекулярных глюкофруктанов, обладающих иммуномодулирующим действием, сообщали P. Zhao et al [26].

По данным некоторых авторов у видов сем. Iridaceae также присутствуют глюкофруктаны. G.A.F. Hendry [3] для британской флоры приводил 20 видов, у которых фруктаны составляли значительную часть резервных углеводов и среди них, в частности, ирис ложноаирный *Iris pseudacorus* L. Наличие фруктанов, как единственных полисахаридов в корневищах этого вида, отмечал также Н.К. Archbold [27], причем их содержание, по его данным, составляло около 4% (на сырую массу). В то же время у декоративного растения ириса германского *Iris × germanica* L. в корневищах присутствовал исключительно крахмал. У шафрана золотистоцветкового *Crocus chrysanthus* (Herbert) Herbert из этого же семейства фруктаны отмечались лишь в следовых количествах [3].

Нами изучено содержание глюкофруктанов у двух видов сем. Iridaceae – ириса германского и ириса ложноаирного. У первого вида глюкофруктаны не обнаружены, что соответствует данным Н.К. Archbold [27], а у ириса ложноаирного они присутствовали (при этом незначительно преобладали высокомолекулярные соединения – 7.6%), хотя в целом содержание данных соединений у этого вида вряд ли можно считать высоким (табл. 1).

Полученные данные позволяют предположить существование взаимосвязи между систематической принадлежностью изученных видов и содер-

жанием глюкофруктанов в их подземных органах. В пределах класса Dicotyledones изучены различия в накоплении глюкофруктанов у проанализированных видов из семейств Asteraceae, Boraginaceae, Campanulaceae. На основе однофакторного дисперсионного анализа полученных данных установлено достоверное различие между семействами по накоплению высокомолекулярных глюкофруктанов (табл. 2). При этом наиболее высоко содержание этих соединений выявлено у видов сем. Campanulaceae – $39.4 \pm 4.8\%$.

Далее было проведено сравнение видов классов Dicotyledones и Monocotyledones. Для более обоснованного суждения о различиях между классами в анализ включили материалы о содержании глюкофруктанов у 8 видов рода *Allium* L. (класс Monocotyledones, сем. Amaryllidaceae), полученные в ходе наших предыдущих исследований [23]. Выявлены статистически достоверные различия между классами по содержанию глюкофруктанов и по индексу полимеризации (табл. 2). У изученных видов класса Monocotyledones содержание низкомолекулярных глюкофруктанов составило в среднем $8.7 \pm 1.6\%$, высокомолекулярных глюкофруктанов – $14.2 \pm 3.5\%$. У изученных видов класса Dicotyledones соответствующие величины составляли 2.9 ± 1.4 и $26.3 \pm 3.3\%$. Это привело к значительному различию индекса полимеризации глюкофруктанов: у представителей класса Monocotyledones он составлял 0.56 ± 0.07 , а у видов Dicotyledones – 0.91 ± 0.06 . Таким образом, у изученных видов Monocotyledones, по сравнению с видами Dicotyledones, заметно снижена полимеризация глюкофруктанов (в конце вегетационного периода).

В связи с небольшим числом изученных видов, полученные данные о взаимосвязи между их систематической принадлежностью и содержанием глюкофруктанов в подземных органах можно рассматривать лишь как гипотезу, требующую проверки на большем количестве таксонов.

3. Глюкофруктаны в различных органах растений

Одной из основных функций подземных органов является запасание питательных веществ при переходе растения в период покоя. Гиперконцентрация глюкофруктанов в корнях, корневищах, луковицах объясняется, в первую очередь, тем, что при возобновлении роста весной растению требуются источники энергии в виде биодоступных моно- и олигосахаридов [12]. Однако есть данные о накоплении фруктозосодержащих углеводов и в надземных органах растений. По мнению W. Van den Ende [4], двудольные обычно накапливают глюкофруктаны в подземных органах, однако для однодольных характерно их накопление в надземных частях. Как отмечают Д.Н. Оленников, Н.И. Кащенко [12], фруктаны являются

Таблица 2. Влияние систематической принадлежности видов на накопление глюкофруктанов (по данным дисперсионного анализа; F – критерий Фишера, p – уровень значимости влияния фактора)

Table 2. The effect of the species systematic affiliation on the accumulation of glucofructans (according to the analysis of variance; F – Fisher test, p – significance level of the factor)

Факторы Factors	Содержание олигофруктанов GF _L Content of oligofructans GF _L	Содержание полифруктанов GF _H Content of polyfructans GF _H	Индекс полимеризации Polymerization index
Принадлежность видов к разным семействам в пределах класса Dicotyledons Species affiliation with different families of Dicotyledons	F = 0.72 p = 0.507	F = 5.14* p = 0.026	F = 1.03 p = 0.387
Принадлежность видов к разным классам (Dicotyledons и Monocotyledons) Species affiliation with different classes (Dicotyledons and Monocotyledons)	F = 7.48 p = 0.012	F = 6.37 p = 0.019	F = 14.7 p = 0.0009

Примечание. * Жирным шрифтом выделены уровни значимости тех факторов, влияние которых на накопление глюкофруктанов оказалось статистически достоверным (p < 0.05).

Note. * The bold font indicates the significance levels of the factors the effect of which on the accumulation of glucofructans was found to be statistically significant (p < 0.05).

редкими компонентами в цветках и частыми компонентами в листьях; но при этом их содержание в надземных органах составляет всего 1–4%. Н.К. Archbold [27] отмечал, что у злаков фруктаны присутствуют в листьях, но обычно в малых количествах. По данным С.Д. Pollock [10], в листьях злаков может содержаться довольно много фруктанов. Р.И. Багаутдинова с соавторами [28] приводили данные о значительном содержании низкомолекулярных глюкофруктанов в период активного роста в листьях некоторых видов сем. Amaryllidaceae: от 9.3 до 16%. По данным N. Shio-mi et al. [29], у лука репчатого *Allium cepa* L. олигофруктаны присутствовали в основаниях листьев, особенно молодых (внутренних). По мнению М.А. Machado De Carvalcho, S.M.C. Dietrich [30], наличие низкомолекулярных фруктанов в листьях указывает на их роль как краткосрочного резерва.

Нами проведено изучение накопления глюкофруктанов в надземных органах некоторых видов (табл. 3). В листьях окопника лекарственного (Dicotyledones) в период цветения эти соединения отсутствовали, в то же время в корнях их содержание было очень высоким. У спаржи лекарственной (Monocotyledones) во время цветения низкомолекулярные глюкофруктаны присутствовали в кладодиях (видоизмененных побегах с уплощенными стеблями, которые выполняют функции листьев), но их содержание оказалось небольшим (табл. 3); высокомолекулярные глюкофруктаны в этот период отсутствовали как в надземной, так и в подземной части.

В листьях другого представителя Monocotyledones – лука косоного *Allium obliquum* L. в период цветения глюкофруктанов не оказалось, но в пе-

риод активного роста, до бутонизации, низкомолекулярные глюкофруктаны присутствовали в листьях всех изученных нами видов рода *Allium*: у лука победного *Allium victorialis* L. они составляли 4.5%, у *A. obliquum* – 4.6%, у лука поникающего *Allium nutans* L. – 5.2%. Особенно много их было в листьях видов луковичной жизненной формы – лука афлатунского *Allium aflatanense* B. Fedtsch. и лука голубого *Allium caeruleum* Pall. – 10.9–11.4% (табл. 3). Очевидно, это связано с активным участием фруктанов в процессах метаболизма во время интенсивного роста. Высокомолекулярные глюкофруктаны в листьях в этот период отсутствовали, за исключением лука победного, где их концентрация оказалась необычно высокой.

Что касается генеративных органов, то, как отмечают Д.Н. Оленников, Н.И. Кашенко [12], для нормального функционирования цветка необходимо большое количество энергии, получаемой из легкогидролизуемых полисахаридов, в частности фруктанов. R. Vergauwen et al. [31] отмечали наличие фруктозы и фруктоолигосахаридов в чашелистиках и лепестках закрытых бутонов колокольчика рапунцелейвидного и значительное увеличение содержания фруктозы в лепестках в первые дни после раскрытия цветков, указывая на большую роль глюкофруктанов в регуляции осмотического потенциала и в процессах метаболизма в период цветения.

Нами обнаружено довольно значительное содержание низкомолекулярных глюкофруктанов в соцветиях лука косоного (наряду с небольшим количеством высокомолекулярных глюкофруктанов), ромашки аптечной *Matricaria recutita* L. и особенно колокольчика широколистного (табл. 3). При этом у последнего вида после раскрытия

Таблица 3. Содержание низкомолекулярных (GF_L) и высокомолекулярных (GF_H) глюкофруктанов в различных органах растений в период цветения
Table 3. The content of low (GF_L) and high (GF_H) molecular glucofructans in plant organs during flowering

Вид Species	Орган Organ	GF _L , % на воздушно-сухое сырье Content of GF _L , % on air-dry weight basis	GF _H , % на воздушно-сухое сырье Content of GF _H , % on air-dry weight basis	Индекс полимеризации Polymerization index GF _H /(GF _H + GF _L)
<i>Symphytum officinale</i>	Листья Leaves	0	0	0
	Корни Roots	0	34.3 ± 0.4–47.4 ± 1.2	1.0
<i>Asparagus officinalis</i>	Кладодии Cladophylls	3.4 ± 0.3*	0	0
	Корневища и корни Rhizomes and roots	4.8 ± 0.3	0	0
<i>Allium aflatunense</i>	Листья Leaves**	11.4 ± 0.2	0	0
<i>Allium caeruleum</i>	Листья Leaves**	10.9 ± 0.6	0	0
	Луковицы Bulbs	6.8 ± 0.1	24.6 ± 0.3	0.78
<i>Allium obliquum</i>	Листья Leaves**	4.6 ± 0.1	0	0
	Листья Leaves	0	0	0
<i>Allium victorialis</i>	Соцветия Inflorescences	9.1 ± 0.2	2.6 ± 0.2	0.22
	Луковицы и корневища Bulbs and rhizomes	14.2 ± 0.6	17.0 ± 0.3	0.54
	Листья Leaves**	4.5 ± 0.1	13.3 ± 0.2	0.75
<i>Campanula latifolia</i>	Бутоны Buds	5.6 ± 0.3	1.1 ± 0.4	0.17
	Соцветия Inflorescens	16.2 ± 0.2	0	0
<i>Matricaria recutita</i>	Соцветия Inflorescens	8.2 ± 0.1	0	0
	Корни Roots	2.8 ± 0.4	2.6 ± 0.6	0.48

Примечание. * Данные по каждому образцу представлены в виде среднего арифметического значения и его стандартной ошибки.

** Активный рост до бутонизации.

Note. * The data for each sample are presented as the arithmetic mean and its standard error.

** Active growth before the flower bud formation.

цветков высокомолекулярные глюкофруктаны полностью исчезали, а содержание низкомолекулярных глюкофруктанов заметно увеличивалось, что может быть связано с их активным участием в осморегуляции.

Представляет интерес изучение способности к накоплению фруктозосодержащих углеводов в различных органах у однолетних растений. G.A.F. Hendry [3] отмечал значительное содержание фруктанов у некоторых однолетних растений британской флоры из семейств Compositae (Asteraceae) и Boraginaceae, не указывая однако, о каких органах растений идет речь. В то же время этот автор приводел данные других исследователей, обнаруживших фруктаны только у многолетних видов из вышеуказанных семейств во флоре Франции. По данным P.F. Stevens [11], фруктаны отсутствуют у однолетних представителей сем.

Boraginaceae. С. J. Pollock [10] упоминает о присутствии фруктанов, главным образом, у многолетних растений.

Если исходить из представления о роли фруктанов только как резервных углеводов, то предполагать их наличие у однолетних, очевидно, нецелесообразно. Однако, как отмечалось выше, фруктозосодержащие углеводы могут выполнять в организме растений и другие важные функции (защитную, осморегулирующую); в этом случае их присутствие у однолетних растений вполне объяснимо. Мы проанализировали наличие фруктанов в соцветиях и корнях ромашки аптечной *M. recutita*. Этот вид очень широко используется в научной медицине России и многих других стран. Chaves et al., [32] обнаружили в цветках ромашки аптечной (Asteraceae) фруктоолигосахариды со степенью полимеризации от 2 до 10 и по-

лифруктаны типа инулина. По нашим данным, в цветках этого вида содержались низкомолекулярные глюкофруктаны, высокомолекулярные глюкофруктаны отсутствовали (табл. 3). В корнях содержание обеих групп глюкофруктанов было очень низким. Таким образом, данный вид не представляет большого интереса как источник фруктанов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проанализировано содержание низко- и высокомолекулярных глюкофруктанов у видов из различных семейств покрытосеменных растений. Среди класса Dicotyledones особенно перспективными оказались все изученные виды сем. Campanulaceae (*Campanula rapunculoides*, *C. latifolia*, *Codonopsis pilosula*, *Platycodon grandiflorus*), накапливающие в подземных органах большое количество высокомолекулярных глюкофруктанов. В сем. Asteraceae представляют интерес *Echinacea pallida*, *Petasites hybridus*, *Tussilago farfara*; перспективными также оказались виды сем. Boraginaceae *Symphytum officinale* и *Lithospermum officinale*. В классе Monocotyledones заслуживает внимания *Asparagus officinalis* как источник низкомолекулярных глюкофруктанов.

Получены предварительные данные о взаимосвязи между систематической принадлежностью изученных видов и содержанием глюкофруктанов в их подземных органах: у изученных видов сем. Campanulaceae наблюдается более высокое содержание этих соединений по сравнению с видами семейств Asteraceae и Boraginaceae. Кроме того, у изученных видов Monocotyledones более высоко содержание низкомолекулярных глюкофруктанов, но меньше количество высокомолекулярных глюкофруктанов, чем у видов Dicotyledones, т.е. заметно снижена полимеризация глюкофруктанов (в конце вегетационного периода).

В подавляющем большинстве случаев глюкофруктаны накапливались в подземных органах растений. В листьях в период цветения их не оказалось, но в период активного роста, до бутонизации, низкомолекулярные глюкофруктаны присутствовали в листьях изученных видов рода *Allium*. В соцветиях некоторых видов низкомолекулярные глюкофруктаны содержались в заметных количествах.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания (№ АААА-А17-117072810010-4) Ботанического сада Уральского отделения РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Hendry G.A.F. 1993. Evolutionary origins and natural functions of fructans – a climatological, biogeographic and mechanistic appraisal. – *New Phytol.* 123(1): 3–14. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb04525.x>
2. Versluys M., Kirte O., Öner E.T., Van den Ende W. 2018. The fructan syndrome: Evolutionary aspects and common themes among plants and microbes. – *Plant Cell Environ.* 41: 16–38. <https://doi.org/10.1111/pce.13070>
3. Hendry, G.A.F. 1987. The ecological significance of fructan in a contemporary flora. – *New Phytol.* 106(s1): 201–216. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1987.tb04690.x>
4. Van den Ende W. 2013. Multifunctional fructans and raffinose family oligosaccharides. – *Front. Plant Sci.* 4. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00247>
5. Burick J., Quick H., Wilson T. 1998. Лечебные свойства эхинацеи. – *ЭЖ Провизор.* 4. http://www.provisor.com.ua/archive/1998/N4/ekhinac.php?part_code=8&art_code=1034
6. Митрофанова И.Ю., Яницкая А.В. 2013. Определение суммарного содержания полифруктанов и динамики их накопления в корневищах и корнях девясила высокого (*Inula helenium* L.), произрастающего в Волгоградской области. – *Химико-фармацевтический журнал.* 47(3): 45–47. <http://chem.folium.ru/index.php/chem/article/view/1170>
7. Кайшев В.Г., Лукин Н.Д., Серегин С.Н., Корниенко А.В. 2018. Рынок инулина в России: возможности развития сырьевой базы и необходимые ресурсы для создания современного отечественного производства. – *Пищевая промышленность.* 5: 8–17. <http://www.foodprom.ru/journals/pischevaya-promyshlennost/1265-pishchevaya-promyshlennost-5-2018>
8. Уфимцева М.Г. 2018. Скорцонера (*Scorzonera hispanica*) как источник инулинсодержащего сырья. – *Агропродовольственная политика России.* 3(75): 34–37. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=36301195>
9. Pollard, C.J., Amuti, K.S. 1981. Fructose oligosaccharides: Possible markers of phylogenetic relationships among dicotyledonous plant families. – *Biochem. Syst. Ecol.* 9(1): 69–78. [https://doi.org/10.1016/0305-1978\(81\)90062-4](https://doi.org/10.1016/0305-1978(81)90062-4)
10. Pollock C.J. 1986. Tansley Review No.5: Fructans and the metabolism of sucrose in vascular plants. – *New Phytol.* 104(1): 1–24. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1986.tb00629.x>

11. *Stevens P.F.* 2017. Angiosperm Phylogeny Website. Version 14. <http://www.mobot.org/МОБОТ/Research/APweb/welcome.html>
12. *Оленников Д.Н., Кащенко Н.И.* 2014. Полисахариды. Современное состояние изученности: экспериментально-научометрическое исследование. – Химия растительного сырья. 1: 5–26. <https://doi.org/10.14258/jcprm.1401005>
13. *Оленников Д.Н., Танхаева Л.М.* 2008. Исследование колориметрической реакции инулина с резорцином в зависимости от условий ее проведения. – Химия растительного сырья. 1: 87–93. https://www.elibrary.ru/download/elibrary_9933200_44776894.pdf
14. *Saengkanuk A., Nuchadomrong S., Jogloy S., Patanothai A., Srijaranai S.* 2011. A simplified spectrophotometric method for the determination of inulin in Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) tubers. – Eur. Food Res. Technol. 233(4): 609–616. <https://doi.org/10.1007/s00217-011-1552-3>
15. *Salinas C., Handford M., Pauly M., Dupree P., Cardemil L.* 2016. Structural modifications of fructans in *Aloe barbadensis* Miller (*Aloe vera*) grown under water stress. – PLoS One. 11(7): 1–24. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0159819>
16. *Petkova N., Ivanova L., Filova G., Ivanov I., Denev P.* 2017. Antioxidants and carbohydrate content in infusions and microwave extracts from eight medicinal plants. – J. App. Pharm. Sci. 7(10): 55–61. <https://doi.org/10.7324/JAPS.2017.71008>
17. *Roberfroid M.B.* 2007. Inulin – type fructans: functional food ingredients. – J. Nutr. 137(11): 2493–2502. <https://doi.org/10.1093/jn/137.11.2493S>
18. *Kozhukhova M.A., Nazarenko M.N., Barkhatova T.V., Khripko I.A.* 2015. Obtaining and identification of inulin from Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*) tubers. – Foods and Raw Materials. 3(2): 13–22. <https://doi.org/10.12737/13115>
19. Федеральная служба по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека. http://fp.crc.ru/gosregfr/?oper=s&type=max&text_prodnm=%F6%E8%EA%EE%F0%E8%FF&text_ff_firm=&text_firmget=&text_firmmade=&text_usearea=&text_gighark=&pdk=on&text_n_state=&text_n_org=&text_n_otd_el=&text_n_okp=&text_n_type=%D3&text_n_currnumb=&text_n_char=&text_n_year=&text_serialnumb=
20. Флора европейской части СССР. 1994. Т. 7 / отв. ред. Цвелев Н.Н. Спб. 317 с.
21. *Makhatadze M., Vostoganashvili M., Barbakadze V., Kemertelidze E., Dekanosidze H.* 1993. Immunopharmacologic study of glucofructan from *Symphytum asperum* roots. – Ann. New York Acad. Sci. 685: 383–385. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1993.tb35894.x>
22. *The Plant List.* 2013. Version 1.1. <http://www.theplantlist.org>
23. *Васфилова Е.С., Воробьева Т.А.* 2018. Особенности накопления фруктозосодержащих углеводов у видов рода *Allium* L. (Amaryllidaceae). – Вестник Томского гос. университета. Биология. 42: 160–175. <https://doi.org/10.17223/19988591/42/8>
24. *Shiomi N.* 1993. Structure of fructopolysaccharide (asparagosin) from roots of asparagus (*Asparagus officinalis* L.). – New Phytol. 123(2): 263–270. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03734.x>
25. *Cairns A.J.* A reconsideration of fructan biosynthesis in storage roots of *Asparagus officinalis* L. 1992. – New Phytol. 120(4): 463–473. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1992.tb01794.x>
26. *Zhao P., Zhou H., Zhao H., Li X., Wang Y., Huang L., Gao W.* 2019. Purification, characterization and immunomodulatory activity of fructans from *Polygonatum odoratum* and *P. cyrtoneuma*. – Carbohydr. Polym. 214: 44–52. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2019.03.014>
27. *Archbold H.K.* 1940. Fructosans in the monocotyledons: a review. – New Phytol. 39: 185–219. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1940.tb07132.x>
28. *Багаутдинова Р.И., Федосеева Г.П., Оконешиникова Т.Ф.* 2001. Фруктозосодержащие углеводы растений разных семейств – локализация и состав. – Химия и компьютерное моделирование. Бутлеровские сообщения. 2(5): 13–16. <https://butlerov.com/stat/reports/details.asp?lang=ru&id=104>
29. *Shiomi N., Onodera S., Sakai H.* 1997. Fructo-oligosaccharide content and fructosyltransferase activity during growth of onion bulbs. – New Phytol. 136(1): 105–113. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00726.x>
30. *Machado De Carvalho M.A., Dietrich S.M.C.* 1992. Variation in fructan content in the underground organs of *Vernonia herbacea* (Veil.) Rusby at different phenological phases. – New Phytol. 123(4): 735–740. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03784.x>
31. *Vergauwen R., Van den Ende W., Van Laere A.* 2000. The role of fructan in flowering of *Campanula rapunculoides*. – J. Exp. Bot. 51(348): 1261–1266. <https://doi.org/10.1093/jxb/51.348.1261>
32. *Chaves P.F.P., Iacomini M., Cordeiro L.M.C.* 2019. Chemical characterization of fructooligosaccharides, inulin and structurally diverse polysaccharides from chamomile tea. – Carbohydr. Polym. 214: 269–275. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2019.03.050>

Promising Plant Sources of Fructose-Containing Carbohydrates

E. S. Vasilova^{a, *}, T. A. Vorob'eva^a

^aInstitute Botanic Garden, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia

*e-mail: euvas@mail.ru

Abstract—Fructose-containing carbohydrates (glucofructans) are the storage nutrients, increasing plant resistance to water stress and low temperatures. In medicine they are used as probiotics and exert immunostimulatory, antidiabetic and other types of pharmacological effects. Products containing glucofructans are widely used in dietary nutrition. So it is important to determine plant species that can be a source of these biologically active substances. The aim of our work was to assess the accumulation of low and high molecular glucofructans in angiosperms. Material for analysis was collected in 2015–2019, from plants cultivated in the open ground. The content of glucofructans in the underground organs was determined during fruiting stage and at the beginning of the aerial parts withering; in the leaves – during the periods of active growth and flowering. The low molecular (GF_L) and high molecular (GF_H) fractions of glucofructans were isolated. The fructose content was determined spectrophotometrically using a reaction with resorcinol. Differences in the content of glucofructans (low and high molecular) between species affiliated to different families and classes (Dicotyledonous and Monocotyledonous) were evaluated by the method of one-way analysis of variance. The Kruskal–Wallis rank test was also used. According to our data among the class of Dicotyledons all studied Campanulaceae species (*Campanula rapunculoides* L., *C. latifolia* L., *Codonopsis pilosula* (Franch.) Nannf., *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC.) accumulate a large amount of GF_H in underground organs (35–45%). In Asteraceae family *Echinacea pallida* (Nutt.) Nutt., *Petasites hybridus* (L.) Gaertn., B. Mey. & Scherb, *Tussilago farfara* L. are of interest as potential source of glucofructans (the content of GF_H was from 18 to 36%). Species of Boraginaceae – *Symphytum officinale* L., *Lithospermum officinale* L. – also proved to be promising. In Monocotyledons, *Asparagus officinalis* L. is to be noted as a potential source of GF_L (up to 20%). A statistically significant difference in the accumulation of GF_H in the underground organs was shown between different families of Dicotyledons. The content of these compounds was highest in Campanulaceae species as compared to Asteraceae and Boraginaceae. In the studied Monocotyledons species the content of GF_L was higher, but the amount of GF_H was lower than in the studied Dicotyledons. Thus, in the studied Monocotyledons the polymerisation of glucofructans was markedly reduced by the end of the growing season. In most cases, glucofructans were accumulated in the underground organs of species, belonging both to Dicotyledons and Monocotyledons. Low molecular glucofructans were found in the leaves of *Allium* L. species during the stage of active growth, before the flower bud formation, but they were not observed in leaves during flowering. This is probably due to these compounds being actively involved in metabolic processes during the stage of intensive growth. However, in inflorescences of some species, low molecular glucofructans were present in appreciable quantities, probably because of their role in the regulation of the osmotic potential.

Keywords: fructose-containing carbohydrates, low molecular glucofructans, high molecular glucofructans, inulin, fructan content

ACKNOWLEDGEMENTS

The present study was carried out within the framework of the research project AAAA-A17-117072810010-4 of the Institute Botanic Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences.

REFERENCES

1. Hendry G.A.F. 1993. Evolutionary origins and natural functions of fructans – a climatological, biogeographic and mechanistic appraisal. – *New Phytol.* 123(1): 3–14. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb04525.x>
2. Versluys M., Kirte O., Öner E.T., Van den Ende W. 2018. The fructan syndrome: Evolutionary aspects and common themes among plants and microbes. – *Plant Cell Environ.* 41: 16–38. <https://doi.org/10.1111/pce.13070>
3. Hendry G.A.F. 1987. The ecological significance of fructan in a contemporary flora. – *New Phytol.* 106(s1): 201–216. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1987.tb04690.x>
4. Van den Ende W. 2013. Multifunctional fructans and raffinose family oligosaccharides. – *Front. Plant Sci.* 4. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00247>
5. Burick J., Quick H., Wilson T. 1998. [The healing properties of *Echinacea*] – *EZH Provizor.* 4. http://www.provisor.com.ua/archive/1998/N4/ekhinac.php?part_code=8&art_code=1034 (In Russian)
6. Mitrofanova I.Yu., Yanitskaya A.V. 2013. Determining total content and accumulation dynamics of polyfructans in rhizome and roots of *Inula helenium* herbs growing in Volgograd region. – *Khimiko-Farmatsevticheskii Zhurnal.* 47(3): 45–47. <http://chem.folium.ru/index.php/chem/article/view/1170> (In Russian)

7. *Kaishev V.G., Lukin N.D., Seregin S.N., Kornienko A.V.* 2018. Inulin market in Russia: possibilities of raw materials base development and necessary resources for creation of modern domestic production. – *Pishchevaya promyshlennost.* 5: 8–17. <http://www.foodprom.ru/journals/pischevaya-promyshlennost/1265-pishchevaya-promyshlennost-5-2018> (In Russian)
8. *Ufimtseva M.G.* 2018. *Scorzonera (Scorzonera hispanica)* as a source of inulin-containing raw materials. – *Agri-Food Policy in Russia.* 3(75): 34–37. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=36301195> (In Russian)
9. *Pollard, C.J., Amuti, K.S.* 1981. Fructose oligosaccharides: Possible markers of phylogenetic relationships among dicotyledonous plant families. – *Biochem. Syst. Ecol.* 9(1): 69–78. [https://doi.org/10.1016/0305-1978\(81\)90062-4](https://doi.org/10.1016/0305-1978(81)90062-4)
10. *Pollock C.J.* 1986. Tansley Review No.5: Fructans and the metabolism of sucrose in vascular plants. – *New Phytol.* 104(1): 1–24. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1986.tb00629.x>
11. *Stevens, P.F.* 2017. Angiosperm Phylogeny Website. Version 14. <http://www.mobot.org/MOBOT/Research/APweb/welcome.html>
12. *Olennikov D.N., Kashchenko N.I.* 2014. Polisaharidy. Polysaccharides. Current state of knowledge: an experimental and scientometric investigation. – *Khimija Rastitel'nogo Syr'ja.* 1: 5–26. <https://doi.org/10.14258/jcprpm.1401005> (In Russian)
13. *Olennikov D.N., Tanhaeva L.M.* 2008. [Study of the colorimetric reaction of inulin with resorcinol, depending on the conditions of its implementation]. – *Khimija Rastitel'nogo Syr'ja.* 1: 87–93. https://www.elibrary.ru/download/elibrary_9933200_44776894.pdf (In Russian)
14. *Saengkanuk A., Nuchadomrong S., Jogloy S., Patanothai A., Srijaranai S.* 2011. A simplified spectrophotometric method for the determination of inulin in Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) tubers. – *Eur. Food Res. Technol.* 233(4): 609–616. <https://doi.org/10.1007/s00217-011-1552-3>
15. *Salinas C., Handford M., Pauly M., Dupree P., Cardemil L.* 2016. Structural modifications of fructans in *Aloe barbadensis* Miller (*Aloe vera*) grown under water stress. – *PLoS One.* 11(7): 1–24. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0159819>
16. *Petkova N., Ivanova L., Filova G., Ivanov I., Denev P.* 2017. Antioxidants and carbohydrate content in infusions and microwave extracts from eight medicinal plants. – *J. App. Pharm. Sci.* 7(10): 55–61. <https://doi.org/10.7324/JAPS.2017.71008>
17. *Roberfroid M.B.* 2007. Inulin – type fructans: functional food ingredients. – *J. Nutr.* 137(11): 2493–2502. <https://doi.org/10.1093/jn/137.11.2493S>
18. *Kozhukhova M.A., Nazarenko M.N., Barkhatova T.V., Khripko I.A.* 2015. Obtaining and identification of inulin from Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*) tubers. – *Foods and Raw Materials.* 3(2): 13–22. <http://doi.org/10.12737/13115>
19. [Federal Service for Supervision of Consumer Rights Protection and Human Well-Being]. http://fp.crc.ru/gosregfr/?oper=s&type=max&text_prodnm=%F6%E8%EA%EE%F0%E8%FF&text_ff_firm=&text_firmget=&text_firmmade=&text_usearea=&text_gighark=&pdk=on&text_n_state=&text_n_org=&text_n_otd_el=&text_n_okp=&text_n_type=%D3&text_n_currrnumb=&text_n_char=&text_n_year=&text_serialnumb= (In Russian)
20. [Flora of the European part of the USSR]. 1994. Vol. 7. St. Petersburg. 317 p. (In Russian)
21. *Makhatadze M., Boctoganashvili M., Barbakadze V., Kemertelidze E., Dekanosidze H.* 1993. Immunopharmacologic study of glucofructan from *Symphytum asperum* roots. – *Ann. New York Acad. Sci.* 685: 383–385. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1993.tb35894.x>
22. *The Plant List.* 2013. Version 1.1. <http://www.theplantlist.org>
23. *Vasfilova E.S., Vorob'eva T.A.* 2018. Peculiarities of accumulation of glucofructans in *Allium* L. (Amaryllidaceae) species. – *Vestnik Tomskogo gos. universiteta. Biologiya.* 42: 160–175. <https://doi.org/10.17223/19988591/42/8> (In Russian)
24. *Shiomi N.* 1993. Structure of fructopolysaccharide (asparagosin) from roots of asparagus (*Asparagus officinalis* L.). – *New Phytol.* 123(2): 263–270. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03734.x>
25. *Cairns A.J.* A reconsideration of fructan biosynthesis in storage roots of *Asparagus officinalis* L. 1992. – *New Phytol.* 120(4): 463–473. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1992.tb01794.x>
26. *Zhao P., Zhou H., Zhao H., Li X., Wang Y., Huang L., Gao W.* 2019. Purification, characterization and immunomodulatory activity of fructans from *Polygonatum odoratum* and *P. cyrtoneuma*. – *Carbohydr. Polym.* 214: 44–52. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2019.03.014>
27. *Archbold H.K.* 1940. Fructosans in the monocotyledons: a review. – *New Phytol.* 39(2): 185–219. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1940.tb07132.x>

28. *Bagautdinova R.I., Fedoseeva G.P., Okoneshnikova T.F.* 2001. Fructose-containing carbohydrates of plants of different families – localization and composition. – *Khimiya i komp'yuternoe modelirovanie. Butlerovskie soobshcheniya.* 2(5): 13–16. <https://butlerov.com/stat/reports/details.asp?lang=ru&id=104> (In Russian)
29. *Shiomi N., Onodera S., Sakai H.* 1997. Fructo-oligosaccharide content and fructosyltransferase activity during growth of onion bulbs. – *New Phytol.* 136(1): 105–113. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00726.x>
30. *Machado De Carvalho M.A., Dietrich S.M.C.* 1992. Variation in fructan content in the underground organs of *Vernonia herbacea* (Veil.) Rusby at different phenological phases. – *New Phytol.* 123(4): 735–740. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03784.x>
31. *Vergauwen R., Van den Ende W., Van Laere A.* 2000. The role of fructan in flowering of *Campanula rapunculoides*. – *J. Exp. Bot.* 51(348): 1261–1266. <https://doi.org/10.1093/jxb/51.348.1261>
32. *Chaves P.F.P., Iacomini M., Cordeiro L.M.C.* 2019. Chemical characterization of fructooligosaccharides, inulin and structurally diverse polysaccharides from chamomile tea. – *Carbohydr. Polym.* 214: 269–275. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2019.03.050>