

УДК 615.322+581.192

ОСОБЕННОСТИ НАКОПЛЕНИЯ ГЛЮКОФРУКТАНОВ В НАДЗЕМНОЙ ЧАСТИ ВИДОВ РОДА *ALLIUM* (AMARYLLIDACEAE)

© *Е.С. Васфилова**, *Т.А. Воробьева*

*Ботанический сад Уральского отделения РАН, ул. 8 Марта, 202а,
Екатеринбург, 620144, Россия, euvvas@mail.ru*

Изучена специфика накопления фруктозосодержащих углеводов в надземных органах растений рода *Allium* L. Высокмолекулярные глюкофруктаны (полифруктаны) в заметных количествах (6.9–10.1%) присутствовали в период весеннего отрастания в листьях *A. jesdianum* Boiss. & Buhse и *A. victorialis* L. Во время активного роста и бутонизации их содержание резко падало (до 0–3.6%). У *A. victorialis* в листьях второй генерации, в конце вегетационного сезона, количество полифруктанов значительно возрастало. Поскольку у данного вида листья сохраняются под снегом всю зиму, фруктаны, возможно, выполняют защитную функцию, повышая устойчивость зимующих листьев к низким температурам.

У большинства изученных видов полифруктаны во время их максимального накопления содержались в подземной части в заметно большем количестве, чем в листьях. Для подземных органов наибольшее количество этих соединений наблюдалось в период от плодоношения до конца вегетационного сезона. Однако у *A. victorialis* их содержание в листьях и подземной части примерно одинаковое во все аналогичные фенофазы на протяжении вегетационного сезона.

Содержание низкомолекулярных глюкофруктанов (олигофруктанов) в листьях в начале вегетации варьировало от 2.9 до 11.7% у разных видов. В период активного роста и бутонизации их содержание достоверно увеличивалось до 4.6–18.9%. Наиболее богаты олигофруктанами листья видов подрода *Melanocrommyum* (*A. aflatunense*, *A. jesdianum*, *A. hollandicum* R.M. Fritsch, *A. rosenbachianum* Regel), а также подрода *Anguinum* (*A. victorialis*). У *A. obliquum* L. и *A. saxatile* M.Vieb., относящихся к подроду *Polyprason*, содержание олигофруктанов в листьях достоверно ниже, чем у предыдущих видов. Значительные количества фруктанов накапливались в соцветиях *A. victorialis* и *A. obliquum*.

Ключевые слова: листья *Allium*, фруктозосодержащие углеводы, высокомолекулярные глюкофруктаны, низкомолекулярные глюкофруктаны.

Для цитирования: Васфилова Е.С., Воробьева Т.А. Особенности накопления глюкофруктанов в надземной части видов рода *Allium* (Amaryllidaceae) // Химия растительного сырья. 2024. №1. С. 102–110. DOI: 10.14258/jcprm.20240112195.

Введение

Виды рода Лук (*Allium* L.) широко используются как пищевые, лекарственные и декоративные растения. Многие из них являются источниками вторичных метаболитов, обладающих выраженной биологической активностью: сапонинов, эфирных масел, флавоноидов, алкалоидов, серусодержащих соединений, витаминов, а также полисахаридов [1]. При этом фармакологическая активность характерна как для подземной, так и для надземной части растений.

Листья луков победного (*A. victorialis*) и медвежьего (*A. ursinum*) издавна используются как источники витамина С [2]. Большое количество аскорбиновой кислоты обнаружено также в листьях лука желтеющего (*A. flavescens*), лука огородного (*A. oleraceum*) [3], лука афлатунского (*A. aflatunense*), лука Суворова (*A. suworowii*) [4]. Листья лука косого – *A. obliquum*, лука плевокорневищного – *A. hymenorhizum*, лука огородного накапливают каротиноиды, а также пектиновые вещества, гидроксикоричные кислоты, флавонолы, танины [2, 3, 5]. Среди этих веществ важное место занимают фенольные соединения как факторы адаптации растений к условиям обитания и как мощные антиоксиданты [5]. Высоким содержанием ряда биологически активных веществ в листьях, по данным разных авторов, отличаются, в частности, проанализированные в настоящем исследовании виды *A. aflatunense* и *A. victorialis*.

* Автор, с которым следует вести переписку.

Заметное количество различных биологически активных веществ, в том числе фенольных соединений, накапливается также в соцветиях ряда видов: лука мелкосетчатого (*A. microdictyon*), *A. aflatunense*, *A. obliquum* и др. [6].

Одной из важных групп биологически активных соединений, характерных для представителей рода *Allium*, являются фруктозосодержащие углеводы (фруктаны) [7–10]. Для этих соединений характерно разнообразное фармакологическое действие: пребиотическое, иммуностимулирующее, противовоспалительное, противоопухолевое, антидиабетическое и т.д. [11, 12]. Это определяет их важность для использования в медицине и фармации. При этом если у растений класса Двудольные они присутствуют, главным образом, в подземных органах (корнях, корневищах, клубнях), то виды класса Однодольные накапливают фруктаны также в надземной части [13]. В частности, С.И. Pollock [7] отмечал заметное накопление фруктанов в листьях ряда злаков.

Для рода *Allium* характерны глюкофруктаны типа инулина, нео-инулина и нео-левана [14–17]. Содержание глюкофруктанов в подземных органах видов *Allium* весьма высокое. По данным А.Р. Ranwala, W.B. Miller [18], у ряда видов оно составляет 439–508 мг/г сухой массы, т.е. около половины сухого вещества. Наши предыдущие исследования показали, что у *A. aflatunense*, *A. caeruleum* (л. голубого), *A. obliquum* количество глюкофруктанов в конце вегетационного периода может достигать до 37.9–45.6% на воздушно-сухое сырье [19, 20].

Однако литературные данные о содержании данных веществ в надземных органах растений этого рода очень немногочисленны [14, 21].

Цель данного исследования – изучение накопления низко- и высокомолекулярных глюкофруктанов и особенностей их сезонной динамики в надземных органах растений рода *Allium*.

Экспериментальная часть

Изучали содержание фруктозосодержащих углеводов в надземных частях растений следующих видов: *A. aflatunense* В. Fedtsch., *A. caeruleum* Pall., *A. hollandicum* R.M. Fritsch (л. голландский), *A. jesdianum* Boiss. & Buhse (л. яздыский), *A. obliquum* L., *A. rosenbachianum* Regel (л. Розенбаха) *A. saxatile* M.Bieb. (л. наскальный), *A. victorialis* L. Материал для анализа собирали в 2018–2022 гг. в условиях открытого грунта, в Ботаническом саду Уральского отделения РАН (г. Екатеринбург) от растений, находившихся в генеративном периоде. Пробы отбирали в следующие фенофазы: начало вегетации, активный рост и бутонизация, цветение. У *A. caeruleum*, *A. saxatile*, *A. victorialis* собирали также листья второй генерации во время вегетации после плодоношения.

Помимо этого в 2016–2022 гг. проводили анализ накопления глюкофруктанов в подземных органах вышеупомянутых видов (кроме *A. hollandicum* и *A. rosenbachianum*) во время отрастания и в конце вегетационного периода.

Сырье измельчали до частиц размером 7–10 мм и выдерживали в сушильном шкафу при температуре 100 °С в течение 30 мин для инактивации ферментов; далее его сушили при температуре 60 °С до воздушно-сухого состояния. Перед анализом растительный материал дополнительно измельчали и с помощью сит отбирали образцы с размерами частиц 0.5–1 мм.

Для количественного определения фруктозосодержащих углеводов за основу взяли методику, разработанную Д.Н. Оленниковым и Л.М. Танхаевой [22, 23]. В соответствии с ней выделяли две фракции глюкофруктанов: олигофруктаны – GF_L (низкомолекулярные фруктаны со степенью полимеризации от 3 до 10) и полифруктаны – GF_H (высокомолекулярные фруктаны (длинноцепочечный или высокомолекулярный инулин) со степенью полимеризации приблизительно от 10 до 60).

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, растворяли в воде дистиллированной. Поскольку высокомолекулярные фруктаны не растворяются в этаноле высокой концентрации [22], предполагали, что в состав этой фракции входили фруктоза и низкомолекулярные глюкофруктаны, хорошо растворимые в низших спиртах. Из растительного остатка водой экстрагировали высокомолекулярные глюкофруктаны, хорошо растворимые в воде (трижды по 60 мин, на кипящей водяной бане). Проводили гидролиз обеих фракций до фруктозы концентрированной хлористоводородной кислотой в течение 8 мин при температуре 100 °С. Содержание фруктозы определяли на спектрофотометре SPECORD 50 «Analytik Jena», используя реакцию с резорцином. Содержание низко- и высокомолекулярных глюкофруктанов расчи-

тывали 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 индекс полимеризации (ИП): отношение содержания высокомолекулярных глюкофруктанов к сумме высокомолекулярных и низкомолекулярных глюкофруктанов: $GF_H / (GF_H + GF_L)$.

Для сравнения содержания олигофруктанов в листьях различных видов луков в период активного роста и бутонизации (в 2022 г.) проведен однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) с использованием программы STATISTICA for Windows 10.0, а также использованы непараметрические критерии Колмогорова-Смирнова и Манна-Уитни.

Обсуждение результатов

У изученных нами ранее видов класса Двудольные *Campanula latifolia* L., *Echinacea pallida* (Nutt.) Nutt., *Symphytum officinale* L. фруктаны в листьях отсутствовали либо отмечалось небольшое количество олигофруктанов (2.5–3.4%) во время активного роста и цветения растений. Однако у ряда видов рода *Allium* L., входящего в класс Однодольные, олигофруктаны содержались в листьях в заметных количествах в те же фенофазы, а также во время весеннего отрастания.

Высокомолекулярные глюкофруктаны накапливались, главным образом, в подземных органах изученных видов [19, 20], где они представляли собой, в первую очередь, источник запасных питательных веществ. Следует отметить, что у изученных видов (кроме *A. hollandicum* и *A. rosenbachianum*, подземные части которых не анализировали) содержание полифруктанов во время их максимального накопления было заметно выше в подземной части, чем в листьях. Для подземных органов это наблюдалось в период от плодоношения до конца вегетационного сезона, когда количество полифруктанов варьировало от 21.5 до 45.2%. У листьев максимум содержания полифруктанов отмечался во время отрастания. Но у *A. victorialis* количество полифруктанов в листьях и подземной части было примерно одинаковым во все аналогичные фенофазы, и периоды максимального накопления полифруктанов совпадали для подземных органов и листьев.

Что касается надземной части, то полифруктаны полностью отсутствовали в листьях *A. hollandicum*, *A. obliquum* и *A. saxatile* (табл. 1). В начале вегетационного периода эти соединения в небольшом количестве обнаруживались в листьях *A. aflatumense* и *A. caeruleum* (от 0 до 3.3%). Однако в листьях *A. jesdianum* и *A. victorialis* в начале вегетации эти соединения присутствовали в заметных количествах (6.9–10.1%).

В период активного роста и бутонизации происходила деполимеризация полифруктанов, их содержание резко падало, почти до нуля. При этом в листьях значительно увеличивалось количество олигофруктанов. Вероятно, это связано, помимо деполимеризации полифруктанов, также с активной фотосинтетической деятельностью. У *A. victorialis*, для которого характерна вторая волна роста в конце вегетационного сезона (после плодоношения и отмирания листьев первой генерации), количество полифруктанов в этот период снова возрастало (до 9.7–11.8%), очевидно, в результате полимеризации олигофруктанов, содержание которых в листьях при этом заметно снижалось. Возможно, это связано с тем, что данный вид является зимнезеленым, его листья сохраняются под снегом всю зиму. Полифруктаны при этом могут выполнять защитную функцию, повышая их холодостойкость. Данные о роли фруктанов в защите растений от низкотемпературного стресса приводятся, в частности, в работах M. Versluys et al., [16], R. Valluru, W. Van den Ende [24], “Compatible Solutes...” [25] и др.

В отличие от полифруктанов, содержание олигофруктанов в листьях изученных видов было довольно заметным уже в период начала вегетации (от 2.9% до 11.7%) и достоверно возрастало ($p < 0.01$) во время активного роста и бутонизации растений (4.6–18.9%), достигая наибольших значений (табл. 1). Вероятно, это связано с интенсивной фотосинтетической деятельностью, обеспечивавшей возросшие потребности растений в энергии. В связи с ростом содержания олигофруктанов индекс полимеризации глюкофруктанов у *A. jesdianum* и *A. victorialis* (листья которых содержали заметное количество полифруктанов в начале вегетации) в это время резко снижался: от 0.58–0.69 до 0–0.05. В конце вегетационного сезона у *A. caeruleum* и *A. saxatile*, для которых характерен в этот период рост второй генерации листьев, низкомолекулярные глюкофруктаны содержались в заметном количестве: 8.1–11.1%. У *A. victorialis* в это время их содержание уменьшалось до 5.0–8.0% в связи с образованием высокомолекулярных глюкофруктанов, предположительно обеспечивающих успешную перезимовку листьев этого вида под снежным покровом. При этом индекс полимеризации фруктанов у последнего вида сильно возрастал (от 0 до 0.55–0.70).

Наиболее богаты олигофруктанами листья *A. aflatumense* (до 14.3%), *A. hollandicum* (18.9%), *A. jesdianum* (до 17.2%), *A. rosenbachianum* (18.7%), а также *A. victorialis* (до 15.9%) в период активного роста

и бутонизации растений (табл. 1). Высокое содержание олигофруктанов в листьях этих видов *Allium* может иметь практическое значение для их использования с пищевыми и лечебно-профилактическими целями.

Вероятно, значительное накопление олигофруктанов в связи с процессом фотосинтеза во время активного роста в листьях видов луковичной жизненной формы – *A. aflatunense*, *A. hollandicum*, *A. jesdianum*, *A. rosenbachianum* – может способствовать повышенной полимеризации их избытка в подземных частях (луковицах) растений во время цветения, плодоношения и в конце вегетации, приводя к возрастанию содержания в них полифруктанов и увеличению индекса полимеризации. Ранее нами было показано [19], что для *A. aflatunense* характерно очень высокое накопление полифруктанов в подземных органах. По данным наших исследований 2020–2022 гг. во время плодоношения и в конце вегетационного сезона оно доходило до 40.4–45.2% у *A. aflatunense*, 42.9–44.7% у *A. jesdianum*. В отличие от этих видов, у *A. victorialis*, относящегося к луковично-корневищной жизненной форме, полимеризация олигофруктанов в подземной части в конце вегетационного сезона была не очень интенсивной (возможно, в связи с необходимостью обеспечения роста листьев второй генерации). Подземные органы этого вида в конце периода вегетации характеризовались, в целом, не очень высоким содержанием полифруктанов, по сравнению с предыдущими видами: 10.8–16.5%.

Для надземных органов (листьев) видов *Allium* не прослеживается взаимосвязь накопления полифруктанов с жизненной формой, выявленная нами ранее [19] для подземных органов. Однако для олигофруктанов можно предположить влияние на их содержание в листьях таксономического положения видов в пределах рода. Виды *A. aflatunense*, *A. hollandicum*, *A. jesdianum*, *A. rosenbachianum* относятся к подроду *Melanocrommyum* (Webb & Berthel.) Rouy, секции *Megaloprason* R.M. Fritsch, а *A. victorialis* – к подроду *Anguinum* (G.Don ex W.D.J.Koch) N.Friesen [26]. Виды *A. obliquum* и *A. saxatile* относятся к подроду *Polyprason* Radić, секции *Opeorason* Tzag.

Однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) выявил статистически достоверное различие между видами подродов *Melanocrommyum* и *Anguinum*, с одной стороны, и видами подрода *Polyprason*, с другой: критерий Фишера $F=40.39$, уровень значимости $p=0.000005$. Высокая достоверность этих различий подтверждена также непараметрическими критериями Колмогорова-Смирнова ($p<0.001$) и Манна-Уитни ($p=0.00062$). Для видов первой группы среднее содержание фруктанов в период активного роста растений составило $16.9\pm 0.5\%$, для видов второй группы – $11.2\pm 0.7\%$.

Таблица 1. Содержание низкомолекулярных (GF_L , %) и высокомолекулярных (GF_H , %) глюкофруктанов и индекс их полимеризации (ИП) в листьях различных видов *Allium* (2018–2022 гг.)

Виды	Показатели	Начало вегетации	Активный рост и бутонизация
<i>Allium aflatunense</i>	GF_L , %	$9.4\pm 0.4 - 11.7\pm 0.3$	$11.4\pm 0.2 - 14.3\pm 0.2$
	GF_H , %	$0.7\pm 0.3 - 3.3\pm 0.2$	0
	ИП	$0.07 - 0.22$	0
<i>A. caeruleum</i>	GF_L , %	$7.0\pm 0.2 - 9.3\pm 0.1$	10.9 ± 0.6
	GF_H , %	$0 - 0.2\pm 0.5$	0
	ИП	$0 - 0.03$	0
<i>A. hollandicum</i>	GF_L , %	–	18.9 ± 0.4
	GF_H , %	–	0
	ИП	–	0
<i>A. jesdianum</i>	GF_L , %	7.3 ± 0.2	$16.8\pm 0.03 - 17.2\pm 0.3$
	GF_H , %	10.1 ± 0.6	$1.0\pm 0.3 - 3.6\pm 0.2$
	ИП	0.58	$0.05 - 0.17$
<i>A. obliquum</i>	GF_L , %	2.9 ± 0.2	$4.6\pm 0.1 - 10.3\pm 0.2$
	GF_H , %	0	0
	ИП	0	0
<i>A. rosenbachianum</i>	GF_L , %	–	18.7 ± 0.2
	GF_H , %	–	3.6 ± 0.3
	ИП	–	0.16
<i>A. saxatile</i>	GF_L , %	$7.2\pm 0.2 - 8.1\pm 0.2$	11.9 ± 0.4
	GF_H , %	0	0
	ИП	0	0
<i>A. victorialis</i>	GF_L , %	$3.1\pm 0.3 - 4.3\pm 0.2$	$11.0\pm 0.2 - 15.0\pm 0.5$
	GF_H , %	$6.9\pm 0.1 - 7.1\pm 0.1$	0
	ИП	$0.62 - 0.69$	0

У *A. aflatunense*, *A. jesdianum*, *A. victorialis* во время активного роста и цветения содержание олигофруктанов в листьях значительно превышало их содержание в подземной части и было довольно близким в надземных и подземных органах в начале вегетации.

Представляет интерес сопоставление сезонной динамики глюкофруктанов в листьях и подземных органах растений некоторых изученных видов, относящихся к разным жизненным формам. Как отмечалось нами ранее [20], в луковицах *A. aflatunense* и *A. caeruleum*, относящихся к луковичной жизненной форме, количество полифруктанов непрерывно возрастало, начиная с весеннего отрастания и вплоть до периода плодоношения (рис. 1). Процесс полимеризации глюкофруктанов происходил, главным образом, в подземных органах, куда олигофруктаны, образовавшиеся в ходе фотосинтетической деятельности растений, транспортировались из листьев. Соответственно у этих видов полифруктаны в подземных органах накапливались в заметно большем количестве, чем в листьях.

Олигофруктаны в луковицах *A. aflatunense* обнаруживались лишь во время отрастания и после окончания вегетации, т.е. их сезонная динамика, в целом, противоположна динамике полифруктанов (рис. 1).

В листьях *A. aflatunense* изменения содержания глюкофруктанов, в целом, противоположны их динамике в подземной части (рис. 1). Небольшое количество полифруктанов, наблюдаемое в листьях во время отрастания, полностью исчезало уже в период активного роста листьев и бутонизации; эти соединения отсутствовали и в период цветения. Содержание олигофруктанов в листьях во время активного роста, наоборот, увеличивалось. Избыток низкомолекулярных фруктанов затем, по-видимому, транспортировался в луковицы и полимеризовался, что приводило к накоплению в них высокомолекулярных фруктанов.

У *A. victorialis*, относящегося к луковично-корневищной жизненной форме, высокомолекулярные фруктаны присутствовали в подземных частях и листьях примерно в равных количествах на протяжении всего вегетационного сезона, отмечалась одинаковая динамика полифруктанов в подземных органах и листьях (в отличие от *A. aflatunense*). В период активного роста и бутонизации растений происходила полная деполимеризация полифруктанов и в листьях первой генерации, и в подземной части. В результате этого процесса, а также активного фотосинтеза, в листьях накапливалось значительное количество олигофруктанов, нужных для обеспечения энергетических потребностей во время роста и развития растений (рис. 2). Транспорт их в подземную часть был, по-видимому, очень незначительным. В результате содержание олигофруктанов в листьях первой генерации в этот период было значительно больше, чем в подземной части. К концу вегетационного сезона в подземных органах и в листьях второй генерации наблюдалось увеличение содержания полифруктанов, необходимых в качестве энергетического резерва, а также, вероятно, для успешной перезимовки. Количество олигофруктанов при этом падало (рис. 2). Таким образом, сезонные изменения содержания олиго- и полифруктанов в листьях были, в целом, противоположны, как и у *A. aflatunense*. Однако амплитуда изменчивости содержания глюкофруктанов в листьях *A. victorialis*, значительно выше, чем у *A. aflatunense*: соответственно 4.3–15.9% и 11.7–14.3% для олигофруктанов 0–11.8% и 0–3.3% для полифруктанов.

Накопление глюкофруктанов было также проанализировано нами в соцветиях некоторых видов *Allium*. Как отмечают Д.Н. Оленников, Н.И. Кашенко [27], для нормального функционирования цветка необходимо большое количество энергии, которую можно получить из легко гидролизующихся групп полисахаридов, в частности глюкофруктанов. По данным R. Vergauwen et al. [28], в закрытых бутонках колокольчика рапунцелевидного в больших количествах содержались глюкофруктаны со степенью полимеризации до 25 (т.е. олиго- и полифруктаны). Сразу же после раскрытия цветков, в течение 2–3 дней, происходил их почти полный гидролиз, особенно резко – в лепестках. В результате накапливалось большое количество гексоз, в первую очередь фруктозы. Это связано с ролью данных соединений в регуляции осмотического потенциала и их участием в метаболических процессах во время цветения.

По нашим данным, содержание глюкофруктанов в соцветиях оказалось высоким у *A. victorialis*. При этом количество полифруктанов в соцветиях сопоставимо либо значительно выше, чем олигофруктанов в них, и намного превышало содержание полифруктанов в листьях (табл. 2).

У *A. obliquum* в соцветиях полифруктаны накапливались в пониженных количествах – $2.6 \pm 0.2\%$, однако содержание олигофруктанов составляло $9.1 \pm 0.2\%$; при этом содержание фруктанов в листьях во время цветения падало до нуля. Данные о том, что в фазе цветения накопление сахаров (неструктурных углеводов, nonstructural carbohydrates – NSC) в репродуктивных органах больше, чем в листовых пластинках и влажных листьях у ряда видов Poaceae, приводят также M.G. Moraes et al. [29]. По мнению R. Vergauwen et al. [28], большое количество фруктанов в цветках, вероятно, необходимо для обеспечения процессов роста и дальнейшего созревания семян.

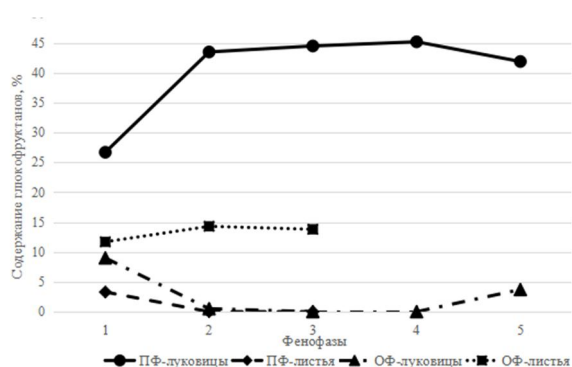


Рис. 1. Сезонная динамика содержания олиго- и полифруктанов в луковицах и листьях *A. aflatumense* (2020 г.). ПФ – полифруктаны, ОФ – олигофруктаны. Фенофазы: 1 – отрастание, 2 – активный рост и бутонизация, 3 – цветение, 4 – плодоношение, 5 – конец вегетации

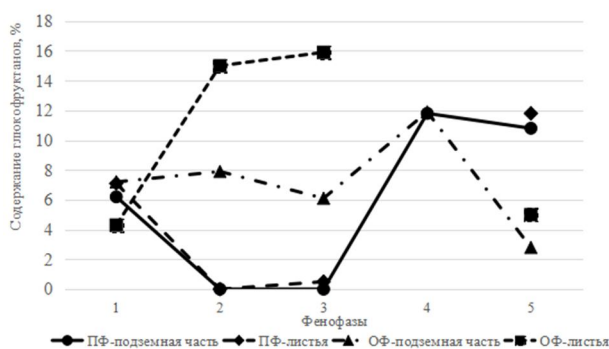


Рис. 2. Сезонная динамика содержания олиго- и полифруктанов в подземной части и листьях *A. victorialis* (2020 г.). ПФ – полифруктаны, ОФ – олигофруктаны. Фенофазы: 1 – отрастание, 2 – активный рост и бутонизация, 3 – цветение, 4 – плодоношение, 5 – вегетация после плодоношения

Таблица 2. Содержание низкомолекулярных (GF_L) и высокомолекулярных (GF_H) глюкофруктанов в соцветиях и листьях *A. victorialis*

Органы	Показатели	2020 г.	2021 г.	2022 г.
Соцветия	GF_L , %	13.5 ± 0.2	6.4 ± 0.4	12.8 ± 0.3
	GF_H , %	13.1 ± 0.5	15.7 ± 0.5	18.6 ± 0.1
Листья	GF_L , %	15.9 ± 0.2	–	9.9 ± 0.3
	GF_H , %	0.5 ± 0.2	–	1.4 ± 0.2

Выводы

1. Высокомолекулярные глюкофруктаны (полифруктаны) отсутствовали в листьях *A. hollandicum*, *A. obliquum*, *A. saxatile*. Небольшое количество их обнаружено в листьях *A. aflatumense*, *A. caeruleum*, *A. rosenbachianum* (от 0 до 3.6%). В заметных количествах (6.9–10.1%) полифруктаны присутствовали в листьях *A. jesdianum* и *A. victorialis* в период весеннего отрастания. Во время активного роста и бутонизации их содержание резко падало (почти до нуля). У *A. victorialis*, для которого характерна вторая волна роста листьев в конце вегетационного сезона (после плодоношения), количество полифруктанов в листьях в этот период заметно возрастало.

2. У изученных видов (кроме *A. hollandicum* и *A. rosenbachianum*, подземные части которых не анализировали) полифруктаны во время их максимального накопления, содержались в подземной части в заметно большем количестве, чем в листьях. Для подземных органов наибольшее количество этих соединений наблюдалось в период от плодоношения до конца вегетационного сезона, а у листьев – во время отрастания. Однако у *A. victorialis* их содержание в листьях и подземной части примерно одинаковое во все аналогичные фенофазы на протяжении вегетационного сезона.

3. В отличие от полифруктанов, содержание олигофруктанов в листьях было довольно заметным уже в период начала вегетации (от 2.9 до 11.7% у разных видов) и достоверно увеличивалось в период активного роста и бутонизации растений (4.6–18.9%). Возможно, накопление олигофруктанов в листьях связано с таксономическим положением видов в пределах рода. Наиболее богаты ими листья *A. aflatumense*, *A. hollandicum*, *A. jesdianum*, *A. rosenbachianum*, принадлежащих к подроду *Melanocrommium*, а также *A. victorialis*, принадлежащего к подроду *Anguinum*. У *A. obliquum* и *A. saxatile*, относящихся к подроду *Polyprason*, накопление олигофруктанов в листьях достоверно меньше, чем у предыдущих видов. Высокое содержание олигофруктанов в листьях ряда видов *Allium* может иметь практическое значение для их использования с пищевыми и лечебно-профилактическими целями.

4. Значительные количества олигофруктанов обнаружены в соцветиях *A. victorialis* и *A. obliquum*, а также полифруктанов – в соцветиях *A. victorialis*.

Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического сада Уральского отделения РАН, номер государственной регистрации темы 1022040100468-6-1.6.11;1.6.20, а также на базе УНУ «Коллекция растений открытого и закрытого грунта Ботанического сада УрО РАН», рег. номер 673947.

Конфликт интересов

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Открытый доступ

Эта статья распространяется на условиях международной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая разрешает неограниченное использование, распространение и воспроизведение на любом носителе при условии, что вы дадите соответствующие ссылки на автора(ов) и источник и предоставите ссылку на Лицензию Creative Commons и укажете, были ли внесены изменения.

Список литературы

1. Najeebullah S., Shinwari Z.K., Jan S.A., Khan I., Ali M. Ethnomedicinal and phytochemical properties of genus *Allium*: a review of recent advances // Pak. J. Bot. 2020. Vol. 53, no. 1. Pp. 1–10. DOI: 10.30848/PJB2021-1(34).
2. Ширшова Т., Волкова Г. Растения рода *Allium* L. – источник ценных биологически активных соединений // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 2005. №5. С. 7–11.
3. Тухватуллина Л.А., Абрамова Л.М. Биохимический состав листьев у дикорастущих видов лука в Республике Башкортостан // Сельскохозяйственная биология. 2012. №3. С. 109–113.
4. Иванова М.И., Бухаров А.Ф., Балеев Д.Н., Бухарова А.Р., Кашлева А.И., Степанюк Н.В. Виды лука группы «Анзур» – источники ранней зелени // Вестник Чувашской ГСХА. 2018. №1. С. 10–15.
5. Фомина Т.И., Кукушкина Т.А. Содержание биологически активных веществ в надземной части некоторых видов лука (*Allium* L.) // Химия растительного сырья. 2019. №3. С. 177–184. DOI: 10.14258/jcrpm.2019034842.
6. Фомина Т.И., Кукушкина Т.А. Съедобные цветки луков (*Allium* L.) как источник биологически активных веществ // Химия растительного сырья. 2021. №4. С. 291–297. DOI: 10.14258/jcrpm.2021048808.
7. Pollock C.J. Fructans and the metabolism of sucrose in vascular plants // New Phytol. 1986. Vol. 104, no. 1. Pp. 1–24. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1986.tb00629.x.
8. Бадретдинова З.А., Канарский А.В. Фруктаны сельскохозяйственных культур // Вестник Казанского технологического университета. 2013. Т. 16, №19. С. 207–210.
9. Flores A.C., Morlett J.A., Rodríguez R. Inulin potential for enzymatic obtaining of prebiotic oligosaccharides // Crit. Rev. Food Sci. 2016. Vol. 56, no. 11. Pp. 1893–1902. DOI: 10.1080/10408398.2013.807220.
10. Ohanenye I.C., Alamar M.C., Thompson A.J., Terry L.A. Fructans redistribution prior to sprouting in stored onion bulbs is a potential marker for dormancy break // Postharvest Biol. Tec. 2019. Vol. 149. Pp. 221–234. DOI: 10.1016/j.postharvbio.12.002.
11. Mensink M.A., Frijlink H.W., van der Voort Maarschalk K., Hinrichs W.L.J. Inulin, a flexible oligosaccharide. II: Review of its pharmaceutical applications // Carbohydr. Polym. 2015. Vol. 134. Pp. 418–428. DOI: 10.1016/j.carbpol.2015.08.022.
12. Man S., Liu T., Yao Y., Lu Y., Ma L., Lu F. Friend or foe? The roles of inulin-type fructans // Carbohydr. Polym. 2021. Vol. 252. Article 117155. DOI: 10.1016/j.carbpol.2020.117155.
13. Van den Ende W. Multifunctional fructans and raffinose family oligosaccharides // Front. Plant Sci. 2013. Vol. 4. Article 247. DOI: 10.3389/fpls.2013.00247.
14. Shiomi N., Onodera S., Sakai H. Fructo-oligosaccharide content and fructosyltransferase activity during growth of onion bulbs // New Phytol. 1997. Vol. 136, no. 1. Pp. 105–113. DOI: 10.1046/j.1469-8137.1997.00726.x.
15. Livingston D.P. III, Hinch D.K., Heyer A.G. Fructan and its relationship to abiotic stress tolerance in plants // Cellular and Molecular Life Sciences. 2009. Vol. 66, no. 13. Pp. 2007–2023. DOI: 10.1007/s00018-009-0002-x.
16. Versluys M., Kirte O., Öner E.T., Van den Ende W. The fructan syndrome: Evolutionary aspects and common themes among plants and microbes // Plant Cell Environ. 2018. Vol. 41. Pp. 16–38. DOI: 10.1111/pce.13070
17. Yoshida M. Fructan Structure and Metabolism in Overwintering Plants // Plants. 2021. Vol. 10, no. 5. P. 933. DOI: 10.3390/plants10050933.
18. Ranwala A.P., Miller W.B. Analysis of nonstructural carbohydrates in storage organs of 30 ornamental geophytes by high-performance anion-exchange chromatography with pulsed amperometric detection // New Phytol. 2008. Vol. 180. Pp. 421–433. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2008.02585.x.
19. Васфилова Е.С., Воробьева Т.А. Особенности накопления фруктозосодержащих углеводов у видов рода *Allium* L. (Amaryllidaceae) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2018. Т. 42. С. 160–175. DOI: 10.17223/19988591/42/8.
20. Васфилова Е.С., Воробьева Т.А. Динамика накопления фруктозосодержащих углеводов в подземных органах растений различных семейств // Химия растительного сырья. 2022. №1. С. 71–80. DOI: 10.14258/jcrpm.20220110140.
21. Багаутдинова Р.И., Федосеева Г.П., Оконешникова Т.Ф. Фруктозосодержащие углеводы растений разных семейств – локализация и состав // Химия и компьютерное моделирование. Бутлеровские сообщения. 2001. Т. 2, №5. С. 13–16.

22. Оленников Д.Н., Танхаева Л.М. Исследование колориметрической реакции инулина с резорцином в зависимости от условий ее проведения // *Химия растительного сырья*. 2008. №1. С. 87–93.
23. Оленников Д.Н., Танхаева Л.М. Методика количественного определения суммарного содержания полифруктанов в корнях лопуха (*Arctium* spp.) // *Химия растительного сырья*. 2010. №1. С. 115–120.
24. Valluru R., Van den Ende W. Plant fructans in stress environments: emerging concepts and future prospects // *J. Exp. Bot.* 2008. Vol. 59, no. 11. Pp. 2905–2916. DOI: 10.1093/jxb/ern164.
25. *Compatible Solutes Engineering for Crop Plants Facing Climate Change* / ed. S.H. Wani, M.P. Gangola, B.R. Ramadoss. Springer Nature Switzerland AG, 2021. 266 p. DOI: 10.1007/978-3-030-80674-3.
26. GRIN-Global. U.S. National Plant Germplasm System. 2022. URL: <https://npgsweb.ars-grin.gov/gringlobal/taxon/taxonomysearch?t=pnlspecies>.
27. Оленников Д.Н., Кашенко Н.И. Полисахариды. Современное состояние изученности: экспериментально-научнометрическое исследование // *Химия растительного сырья*. 2014. №1. С. 5–26. DOI: 10.14258/jcprm.1401005.
28. Vergauwen R., Van den Ende W., Van Laere A. The role of fructan in flowering of *Campanula rapunculoides* // *J. Exp. Bot.* 2000. Vol. 51, no. 348. Pp. 1261–1266. DOI: 10.1093/jxb/51.348.1261.
29. Moraes M.G., Chatterton N.J., Harrison P.A., Filgueira T.S., Figueiredo-Ribeiro R.C.L. Diversity of non-structural carbohydrates in grasses (Poaceae) from Brazil // *Grass and Forage Sci.* 2013. Vol. 68, no. 1. Pp. 165–177. DOI: 10.1111/j.1365-2494.2012.00883.x.

Поступила в редакцию 5 декабря 2022 г.

После переработки 24 марта 2023 г.

Принята к публикации 7 сентября 2023 г.

*Vasfilova E.S.**, *Vorob'eva T.A.* PECULIARITIES OF THE ACCUMULATION OF GLUCOFRUCTANS IN THE ABOVE-GROUND PART OF THE SPECIES OF THE GENUS *ALLIUM* (AMARYLLIDACEAE)

Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 8 Marta st., 202a, Ekaterinburg, 620144, Russia, e-mail: euvas@mail.ru

The specifics of the accumulation of fructose-containing carbohydrates (glucofructans) in the above-ground parts of *Allium* L. species were studied. High molecular weight glucofructans (polyfructans) were present in significant amounts (6.9–10.1%) during the spring regrowth period in the leaves of *A. jesdianum* Boiss. & Buhse and *A. victorialis* L. During active growth and budding, their content dropped sharply (up to 0–3.6%). In *A. victorialis*, at the end of the growing season, the amount of polyfructans in the leaves of the second generation increased markedly (up to 9.7–11.8%). Since the leaves of this species are preserved under the snow all winter, fructans, probably, have a protective function, increasing their resistance to low temperatures.

In all the studied species, polyfructans were accumulated in the underground part in much greater quantities than in the leaves, except for *A. victorialis*, where their content in the aboveground and underground parts was similar in the same phenophases, or in the leaves they were contained in larger quantities.

The content of low molecular weight glucofructans (oligofructans) in leaves at the beginning of the growing season varied from 2.9 to 11.7% in different species. During the period of active growth and budding their content increased significantly up to 4.6–18.9%. The leaves of *A. aflatunense* B. Fedtsch., *A. jesdianum*, *A. hollandicum* R.M. Fritsch, *A. rosenbachianum* Regel, belonging to the subgenus *Melanocrommyum* (Webb & Berthel.) Rouy, and *A. victorialis*, belonging to the subgenus *Anguinum* (G. Don ex W.D.J. Koch) N. Friesen, are the richest in oligofructans. In *A. obliquum* L. and *A. saxatile* M. Bieb., belonging to the subgenus *Polyprason* Radić, the content of oligofructans in the leaves was significantly lower than in the previous species. Considerable amounts of fructans were accumulated in the inflorescences of *A. victorialis* and *A. obliquum*.

Keywords: fructose-containing carbohydrates, high molecular weight glucofructans, low molecular weight glucofructans, *Allium* leaves.

For citing: Vasfilova E.S., Vorob'eva T.A. *Khimiya Rastitel'nogo Syr'ya*, 2024, no. 1, pp. 102–110. (in Russ.). DOI: 10.14258/jcprm.20240112195.

References

1. Najeebullah S., Shinwari Z.K., Jan S.A., Khan I., Ali M. *Pak. J. Bot.*, 2020, vol. 53, no. 1, pp. 1–10. DOI: 10.30848/PJB2021-1(34).
2. Shirshova T., Volkova G. *Vestnik Instituta biologii Komi NTS UrO RAN*, 2005, no. 5, pp. 7–11. (in Russ.).

* Corresponding author.

3. Tukhvatullina L.A., Abramova L.M. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya*, 2012, no. 3, pp. 109–113. (in Russ.).
4. Ivanova M.I., Bukharov A.F., Baleyev D.N., Bukharova A.R., Kashleva A.I., Stepanyuk N.V. *Vestnik Chuvashskoy GSKhA*. 2018, no. 1, pp. 10–15. (in Russ.).
5. Fomina T.I., Kukushkina T.A. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2019, no. 3, pp. 177–184. DOI: 10.14258/jcprm.2019034842. (in Russ.).
6. Fomina T.I., Kukushkina T.A. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2021, no. 4, pp. 291–297. DOI: 10.14258/jcprm.2021048808. (in Russ.).
7. Pollock C.J. *New Phytol.*, 1986, vol. 104, no. 1, pp. 1–24. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1986.tb00629.x.
8. Badretdinova Z.A., Kanarskiy A.V. *Vestnik Kazanskogo tekhnologicheskogo universiteta*, 2013, vol. 16, no. 19, pp. 207–210. (in Russ.).
9. Flores A.C., Morlett J.A., Rodríguez R. *Crit. Rev. Food Sci.*, 2016, vol. 56, no. 11, pp. 1893–1902. DOI: 10.1080/10408398.2013.807220.
10. Ohanenye I.C., Alamar M.C., Thompson A.J., Terry L.A. *Postharvest Biol. Tec.*, 2019, vol. 149, pp. 221–234. DOI: 10.1016/j.postharvbio.12.002.
11. Mensink M.A., Frijlink H.W., van der Voort Maarschalk K., Hinrichs W.L.J. *Carbohydr. Polym.*, 2015, vol. 134, pp. 418–428. DOI: 10.1016/j.carbpol.2015.08.022.
12. Man S., Liu T., Yao Y., Lu Y., Ma L., Lu F. *Carbohydr. Polym.*, 2021, vol. 252, article 117155. DOI: 10.1016/j.carbpol.2020.117155.
13. Van den Ende W. *Front. Plant Sci.*, 2013, vol. 4, article 247. DOI: 10.3389/fpls.2013.00247.
14. Shiomi N., Onodera S., Sakai H. *New Phytol.*, 1997, vol. 136, no. 1, pp. 105–113. DOI: 10.1046/j.1469-8137.1997.00726.x.
15. Livingston D.P. III, Hinch D.K., Heyer A.G. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2009, vol. 66, no. 13, pp. 2007–2023. DOI: 10.1007/s00018-009-0002-x.
16. Versluys M., Kirte O., Öner E.T., Van den Ende W. *Plant Cell Environ.*, 2018, vol. 41, pp. 16–38. DOI: 10.1111/pce.13070.
17. Yoshida M. *Plants*, 2021, vol. 10, no. 5, p. 933. DOI: 10.3390/plants10050933.
18. Ranwala A.P., Miller W.B. *New Phytol.*, 2008, vol. 180, pp. 421–433. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2008.02585.x
19. Vasfilova Ye.S., Vorob'yeva T.A. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*, 2018, vol. 42, pp. 160–175. DOI: 10.17223/19988591/42/8. (in Russ.).
20. Vasfilova Ye.S., Vorob'yeva T.A. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2022, no. 1, pp. 71–80. DOI: 10.14258/jcprm.20220110140. (in Russ.).
21. Bagautdinova R.I., Fedoseyeva G.P., Okoneshnikova T.F. *Khimiya i komp'yuternoye modelirovaniye. Butlerovskiye soobshcheniya*, 2001, vol. 2, no. 5, pp. 13–16. (in Russ.).
22. Olenikov D.N., Tankhayeva L.M. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2008, no. 1, pp. 87–93. (in Russ.).
23. Olenikov D.N., Tankhayeva L.M. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2010, no. 1, pp. 115–120. (in Russ.).
24. Valluru R., Van den Ende W. *J. Exp. Bot.*, 2008, vol. 59, no. 11, pp. 2905–2916. DOI: 10.1093/jxb/ern164.
25. *Compatible Solutes Engineering for Crop Plants Facing Climate Change*, ed. S.H. Wani, M.P. Gangola, B.R. Ramadoss. Springer Nature Switzerland AG, 2021, 266 p. DOI: 10.1007/978-3-030-80674-3.
26. *GRIN-Global. U.S. National Plant Germplasm System*, 2022. URL: <https://npgsweb.ars-grin.gov/gringlobal/taxon/taxonomysearch?t=pnlspecies>.
27. Olenikov D.N., Kashchenko N.I. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2014, no. 1, pp. 5–26. DOI: 10.14258/jcprm.1401005. (in Russ.).
28. Vergauwen R., Van den Ende W., Van Laere A. *J. Exp. Bot.*, 2000, vol. 51, no. 348, pp. 1261–1266. DOI: 10.1093/jxb/51.348.1261.
29. Moraes M.G., Chatterton N.J., Harrison P.A., Filgueira T.S., Figueiredo-Ribeiro R.C.L. *Grass and Forage Sci.*, 2013, vol. 68, no. 1, pp. 165–177. DOI: 10.1111/j.1365-2494.2012.00883.x.

Received December 5, 2022

Revised March 24, 2023

Accepted September 7, 2023

Сведения об авторах

Васфилова Евгения Самуиловна – кандидат биологических наук, доцент, старший научный сотрудник лаборатории интродукции травянистых растений, euvas@mail.ru
Воробьева Татьяна Андреевна – ведущий инженер лаборатории интродукции травянистых растений, aroma.botsad@mail.ru

Information about authors

Vasfilova Evgenia Samuilovna – Candidate of Biological Sciences, Associate Professor, Senior Researcher at the Laboratory of Introduction of Herbaceous Plants, euvas@mail.ru
Vorob'eva Tatyana Andreevna – leading engineer of the laboratory for the introduction of herbaceous plants, aroma.botsad@mail.ru