

УДК 615.322+581.192

## **ДИНАМИКА НАКОПЛЕНИЯ ФРУКТОЗОСОДЕРЖАЩИХ УГЛЕВОДОВ В ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНАХ РАСТЕНИЙ РАЗЛИЧНЫХ СЕМЕЙСТВ**

© **Е.С. Васфилова\***, **Т.А. Воробьева**

*Ботанический сад УрО РАН, ул. 8 Марта, 202а, Екатеринбург, 620144  
(Россия), e-mail: euvas@mail.ru*

Фруктозосодержащие углеводы (фруктаны) являются источниками запасных питательных веществ для растений и обеспечивают их адаптацию к стрессовым воздействиям окружающей среды. В данной работе изучена изменчивость содержания этих соединений в течение вегетационного периода. У видов класса Двудольные (*Echinacea pallida*, *Tussilago farfara* – Asteraceae; *Lithospermum officinale*, *Symphytum officinale* – Boraginaceae) содержание глюкофруктанов в период активного роста было низким, значительную часть их составляли низкомолекулярные соединения. К концу вегетационного сезона индекс полимеризации увеличивался, преобладали высокомолекулярные глюкофруктаны. Наблюдалось разделение во времени процессов интенсивного роста и накопления фруктанов.

Для видов рода *Allium* (класс Однодольные) максимальное содержание глюкофруктанов отмечалось в период цветения и плодоношения. У видов луковичной жизненной формы (*A. caeruleum*, *A. aflatumense*) накопление высокомолекулярных глюкофруктанов шло в период интенсивного роста и бутонизации, индекс полимеризации увеличивался с момента отрастания и достигал максимума ко времени цветения. У видов луковично-корневищной жизненной формы (*A. obliquum*, *A. ledebourianum*, *A. victorialis*) содержание глюкофруктанов во время интенсивного роста не менялось, либо падало. Индекс полимеризации в этот период снижался, но во время цветения и плодоношения достигал максимума.

Генеративные особи ряда видов содержали меньше низкомолекулярных глюкофруктанов, чем виргинильные, но у них наблюдалось большее количество высокомолекулярных глюкофруктанов и повышенный индекс полимеризации. По сумме глюкофруктанов эти возрастные состояния не различались.

*Ключевые слова:* фруктозосодержащие углеводы, высокомолекулярные глюкофруктаны, низкомолекулярные глюкофруктаны, инулин.

*Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического сада Уральского отделения РАН по теме «Исследование фенотипического и генетического разнообразия флоры и растительности России» № АААА-А18-118051600054-7.*

### **Введение**

Фруктозосодержащие углеводы (фруктаны) встречаются примерно у 15% растений мировой флоры [1]. В растительном организме они играют роль запасных питательных веществ. Кроме того, они выступают как стабилизаторы клеточных мембран и обеспечивают адаптацию растений к различным стрессовым воздействиям окружающей среды – водному дефициту (засухе), низким температурам, засолению [2, 3]. В связи с этим актуально изучение растительных источников этих соединений и особенностей их накопления.

Фруктаны представляют собой линейные либо разветвленные цепи, построенные из молекул фруктозы. В небольшом количестве они могут содержать глюкозу, так как синтез их обычно начинается с молекулы сахарозы; в связи с этим в литературе часто используют термин «глюкофруктаны». Длина цепи (степень полимеризации, DP) варьирует в широких пределах. Глюкофруктаны, содержащие от 3 до 10 остатков фруктозы, обычно относят к низкомолекулярным (олигофруктанам); высокомолекулярными (полифруктанами) называют соединения со степенью полимеризации от 11 до 60.

---

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

\* Автор, с которым следует вести переписку.

Динамика накопления глюкофруктанов тесно связана с фенологическим циклом растений, так как потребности в энергии различны в разные фенологические фазы [4, 5]. По мнению R.G. Wilson et al. [6], сезонные флуктуации содержания фруктозы и полифруктанов могут быть также одним из механизмов, обеспечивающим адаптацию растений к окружающей среде, и защищающим их от повреждений в неблагоприятные периоды.

Аккумуляция фруктанов в течение вегетационного периода синхронизована во времени с экспрессией генов, кодирующих ключевые ферменты их биосинтеза – фруктозилтрансферазы, в соответствии со стадиями развития растений [7, 8]. Обычно накопление фруктозосодержащих углеводов происходит, когда продукция фотоассимилятов превышает потребности для роста и поддержания метаболизма [9, 10], которые варьируют в зависимости от фенологической фазы и изменений факторов среды обитания.

В ряде исследований отмечается значительное содержание низкомолекулярных фруктанов при весеннем отрастании надземных побегов, что, по-видимому, связано с гидролизом полифруктанов [5, 11]. Образующиеся в результате гидролиза фруктоза и олигофруктаны представляют собой легкодоступный источник энергии для быстрого возобновления роста новых побегов и листьев, так как хорошо растворимы в воде, легко переходят из апопласта в ксилему и, возможно, дают селективное преимущество по сравнению с растениями, запасующими крахмал [6, 12]. Но активное использование олигофруктанов для обеспечения процессов роста может приводить к уменьшению суммарного содержания фруктанов [4, 13].

Обилие фотоассимилятов в течение лета приводит к постепенному накоплению фруктанов с высокой степенью полимеризации в связи с активацией ферментов их биосинтеза [11, 12, 14, 15]. В тех фенофазах, когда происходит физиологическое старение надземной части и идет интенсивный транспорт сахаров в подземные запасующие органы (обычно к концу вегетационного периода), наблюдается интенсивная полимеризация и повышается содержание высокомолекулярных фруктанов. Это показано для видов *Vernonia herbacea* [4], *Chresta exsucca* [5], *Taraxacum officinale* [6, 16], *Cichorium intybus* [17], *Viguiera discolor* [18]. G.A.F. Hendry [19] отмечал, что повышенное накопление полифруктанов наблюдается после цветения растений.

Исследование изменчивости содержания фруктозосодержащих углеводов в течение вегетационного периода необходимо для более полного представления о процессах их биосинтеза в зависимости от внутренних и внешних факторов. Оно имеет также практическое значение, поскольку позволяет установить оптимальные сроки для заготовки растительного сырья, наиболее богатого этими ценными биологически активными соединениями.

Цель данного исследования – изучение особенностей динамики содержания олиго- и полифруктанов у видов различных семейств из классов Двудольные (Di\_cotyle\_dones, Magnoliopsida) и Однодольные (Monocotyledones, Liliopsida), а также ее связи с ростом и развитием растений в период вегетации.

### Экспериментальная часть

Изучение сезонной динамики накопления фруктозосодержащих углеводов проводили в 2015–2020 гг. у видов, культивируемых в Ботаническом саду УрО РАН (Екатеринбург). В анализ включали виды растений, которые содержат значительное количество данных соединений (по литературным данным и результатам наших исследований). Анализировали подземные органы растений следующих видов (названия видов и их систематическая принадлежность приводятся по The Plant List [20] и WFO: World Flora Online [21]):

– класс Двудольные (Di\_cotyle\_dones, Magnoliopsida): сем. Asteraceae (Compositae) – *Echinacea pallida* (Nutt.) Nutt. (эхинацея бледная), *Tussilago farfara* L. (мать-и-мачеха обыкновенная); сем. Boraginaceae – *Lithospermum officinale* L. (воробейник лекарственный), *Symphytum officinale* L. (окопник лекарственный);

– класс Однодольные (Monocotyledones, Liliopsida): сем. Amaryllidaceae – *Allium aflatunense* В. Fedtsch. (лук афлатунский), *A. caeruleum* Pall. (л. голубой), *A. ledebourianum* Schult. & Schult. f. (л. Ледебера), *A. nutans* L. (л. поникающий), *A. obliquum* L. (л. косой), *A. victorialis* L. (л. победный); сем. Asparagaceae – *Asparagus officinalis* L. (спаржа лекарственная).

Проведено также изучение возрастной динамики накопления глюкофруктанов (при сопоставлении виргинильного и генеративного возрастных состояний) для видов *Cichorium intybus* L. (сем. Asteraceae), *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC. (сем. Campanulaceae), *Symphytum officinale* (сем. Boraginaceae).

Количество фруктозосодержащих углеводов определяли в фенофазы отрастания, активного роста и бутонизации, цветения, плодоношения, вегетации после плодоношения, окончания вегетации. Для каждого образца отбирали материал от 5–10 особей. Собранное сырье измельчали до частиц размером 7–10 мм, выдерживали 30 мин. при 100 °С для инактивации ферментов и сушили при 60 °С до воздушно-сухого состояния. Перед анализом материал дополнительно измельчали и отбирали фракцию с размерами частиц 0.5–1 мм.

Для количественного определения глюкофруктанов применяли методику Д.Н. Оленникова и Л.М. Танхаевой [22]. Использовали спектрофотометрический метод, широко применяемый для определения содержания фруктанов с использованием различных реагентов [23, 24], в том числе резорцина [22]. Мы изучали две фракции глюкофруктанов: низкомолекулярную ( $GF_L$ ), включающую фруктозу и олигофруктаны со степенью полимеризации приблизительно от 3 до 10, и высокомолекулярную ( $GF_H$ ), содержащую полифруктаны со степенью полимеризации приблизительно от 11 до 60. Для выделения низкомолекулярной фракции проводили трехкратную экстракцию высушенного растительного материала 95%-ным этанолом (30, 15 и 15 мин., на водяной бане, при 80 °С); извлечение упаривали досуха и растворяли осадок в воде. Поскольку высокомолекулярные фруктаны не растворяются в этаноле высокой концентрации [22], можно предполагать, что в состав этой фракции входили только фруктоза и низкомолекулярные глюкофруктаны, хорошо растворимые в этиловом спирте. Далее из растительного остатка водой экстрагировали высокомолекулярные глюкофруктаны (три раза по 60 мин., на кипящей водяной бане). Проводили гидролиз обеих фракций до фруктозы концентрированной хлористоводородной кислотой в течение 8 мин. при 100 °С. Содержание фруктозы определяли спектрофотометрически, используя реакцию с резорцином, на спектрофотометре SPECORD 50, «Analytik Jena» (Германия). Анализы проводили в трех повторностях.

Количество низко- и высокомолекулярных глюкофруктанов пересчитывали в процентах на воздушно-сухое сырье. Данные по каждому образцу представлены в виде среднего арифметического значения и его стандартной ошибки ( $\pm SE$ ). Для каждого образца сырья вычисляли также индекс полимеризации: отношение содержания высокомолекулярных глюкофруктанов к сумме высокомолекулярных и низкомолекулярных глюкофруктанов –  $GF_H/(GF_H+GF_L)$ . Для выявления достоверных различий в содержании фруктозосодержащих углеводов в разные фенофазы для каждого изученного вида проводили однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) с использованием программы STATISTICA for Windows 10.0. Использовали также непараметрический ранговый критерий Краскела-Уоллиса, представляющий собой альтернативу однофакторного дисперсионного анализа (позволяющий обрабатывать данные выборки малого объема, с неизвестным типом распределения).

### Обсуждение результатов

Изучение сезонной динамики содержания глюкофруктанов у видов класса Двудольные – *Echinacea pallida* (Asteraceae), *Lithospermum officinale* и *Symphytum officinale* (Boraginaceae) показало, что в начале вегетационного периода в подземных органах растений содержалось большое количество полифруктанов (28.0–39.3% в разные годы). В период бутонизации и цветения содержание полифруктанов у *E. pallida* и *L. officinale* достоверно ( $p < 0.05$ ) падало – до 0–7.6% (табл. 1). Однако у *S. officinale* снижение содержания полифруктанов отмечалось только в период бутонизации и выражено слабее (до 27.7%), хотя и статистически значимо ( $p < 0.05$ ). Уже во время цветения количество полифруктанов у этого вида опять становилось высоким (34.3–47.4% в разные годы). Как отмечают М.А. Machado de Carvalho, S.M.C. Dietrich [4], у вида *Vernonia herbacea* (сем. Asteraceae) снижение содержания фруктанов, наблюдаемое в период от отрастания до цветения, указывает на их мобилизацию из запасующих органов для обеспечения интенсивного роста надземных побегов и развития генеративных структур. Свидетельством деполимеризации является уменьшение соотношения между полисахаридной и олигосахаридной фракциями. Нами в этот период наблюдалось сильное снижение индекса полимеризации глюкофруктанов у *E. pallida* и *L. officinale* (рис. 1): от 0.69–0.88 во время весеннего отрастания до 0–0.57 в период активного роста и бутонизации.

Содержание полифруктанов у изученных нами видов класса Двудольные достоверно увеличивалось ( $p < 0.05$ ) во время плодоношения. В этот период оно составляло 19.2–37.1% (в разные годы), у *Symphytum officinale* доходило до 45.5%. По сумме фруктанов наблюдалась такая же динамика, как по полифруктанам. Индекс полимеризации у *E. pallida* и *L. officinale* возрастал в период цветения и особенно плодоношения: 0.63–0.88 (рис. 1). У *S. officinale* индекс полимеризации оставался постоянным на протяжении всего вегетационного периода и составлял 1.0, в связи с тем, что олигофруктаны в корнях растений этого вида практически отсутствовали (по данным разных лет).

Таблица 1. Динамика содержания низкомолекулярных (GF<sub>L</sub>) и высокомолекулярных (GF<sub>H</sub>) глюкофруктанов в подземных органах видов из семейств Asteraceae и Boraginaceae (Dicotyledones), % на воздушно-сухое сырье

Виды	Фенофаз				
	Тип фруктанов	Отрастание	Активный рост и бутонизация	Цветение	Плодоношение и начало отмирания надземной части
<i>Echinacea pallida</i>	GF <sub>L</sub> , %	4.7±0.7	2.5±0.6	5.7±0.7	4.8±0.3
	GF <sub>H</sub> , %	33.6±2.7	2.7±0.9	7.6±1.4	34.1±0.6
<i>Lithospermum officinale</i>	GF <sub>L</sub> , %	9.7±0.4	4.8±0.2	7.5±0.1	16.3±0.5
	GF <sub>H</sub> , %	28.0±0.4	0	3.5±0.1	27.1±0.8
<i>Symphytum officinale</i>	GF <sub>L</sub> , %	0	0	0	0
	GF <sub>H</sub> , %	39.3±0.4	27.7±0.1	47.4±1.2	45.5±0.5

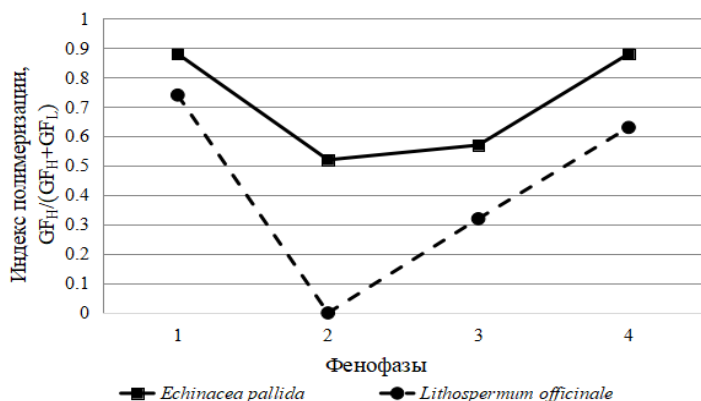


Рис. 1. Изменение индекса полимеризации глюкофруктанов у видов из семейств Asteraceae и Boraginaceae в течение вегетационного сезона. Фенофазы: 1 – отрастание, 2 – активный рост и бутонизация, 3 – цветение, 4 – плодоношение и начало отмирания надземной части

Содержание олигофруктанов в подземных органах *E. pallida* довольно невелико (менее 6%); оно немного, но достоверно ( $p < 0.05$ ) увеличивалось ко времени цветения и плодоношения. У *L. officinale* их количество достоверно повышено ( $p < 0.05$ ) в период весеннего отрастания, а также статистически значимо увеличивалось ( $p < 0.05$ ) ко времени плодоношения.

Представляет интерес изучение динамики глюкофруктанов в растениях, у которых генеративное развитие предшествует росту вегетативных органов. К ним относятся виды, цветущие рано весной, в частности мать-и-мачеха обыкновенная (*Tussilago farfara* L., Asteraceae). Этот вид цветет почти сразу после схода снега, а рост листьев начинается только в период плодоношения. По нашим данным, накопление полифруктанов в корневищах с корнями мать-и-мачехи в период цветения и плодоношения не очень высокое; оно снижалось во время интенсивного роста листьев и статистически значимо ( $p < 0.05$ ) увеличивалось к концу вегетационного периода, достигая в сентябре – октябре 36.9–37.2% (табл. 2). Содержание олигофруктанов в целом невелико, немного возрастало к концу вегетационного сезона. Значительное накопление суммы глюкофруктанов в подземной части растений наблюдалось в период завершения вегетации. Но индекс полимеризации глюкофруктанов в подземной части растений мать-и-мачехи оставался высоким в течение всего вегетационного сезона (с апреля по октябрь): от 0.83 до 0.89 (табл. 2).

Заготовку подземных органов изученных видов класса Двудольные целесообразно вести в конце вегетационного периода, когда начинается отмирание надземной части, а содержание полифруктанов и суммы глюкофруктанов наиболее высоко. Для *E. pallida*, *L. officinale*, *S. officinale* этот период совпадает со временем плодоношения. Для данных видов допустима заготовка также во время весеннего отрастания, когда количество глюкофруктанов в подземных органах также весьма значительно. Но в период активного роста их содержание снижено. Таким образом, процессы роста и накопления фруктанов у этих видов разделены во времени. Как отмечает W. Van den Ende [3], такая закономерность характерна для класса Двудольные.

Способность комбинировать данные процессы свойственна, по мнению W. Van den Ende [3], видам класса Однодольные. Н.К. Archbold [25] показал, что накопление фруктанов у злаков идет до тех пор, пока не завершается рост стебля; затем их содержание падает в период созревания колосьев. Однако одновременные рост и накопление фруктанов у Однодольных наблюдаются не всегда. Так, у кормовых трав, по данным С.Д. Pollock, Т. Jones [26], основной период синтеза фруктанов приходится на весну и осень, с максимальными значениями в декабре; таким образом, аккумуляция фруктанов максимальна в период, когда рост ограничен.

Таблица 2. Сезонная динамика содержания низкомолекулярных (GF<sub>L</sub>) и высокомолекулярных (GF<sub>H</sub>) глюкофруктанов в подземной части *Tussilago farfara*

Параметр	Фенофазы				
	Цветение	Плодоношение и начало роста листьев	Активный рост листьев	Начало отмирания надземной части	Интенсивное отмирание надземной части
GF <sub>L</sub> , % на воздушно-сухое сырье	3.5±0.1	2.6±0.03	2.8±0.1	5.2±0.1	5.8±0.4
GF <sub>H</sub> , % на воздушно-сухое сырье	18.9±0.2	15.8±0.7	13.7±0.2	36.9±0.4	37.2±0.5
Индекс полимеризации, GF <sub>H</sub> /(GF <sub>H</sub> +GF <sub>L</sub> )	0.85	0.86	0.83	0.88	0.87

Нами изучен ряд видов, относящихся к классу Однодольные. Виды *Asparagus officinalis* и *Allium nutans* содержали в подземных органах только олигофруктаны; полифруктаны у них практически отсутствовали. При этом содержание олигофруктанов в период активного роста и цветения достоверно ( $p < 0.05$ ) падало, что, очевидно, связано с их интенсивным расходом на процессы вегетативного роста и развития генеративных структур (табл. 3). Далее содержание олигофруктанов нарастало в период плодоношения и достигало максимума к концу вегетации. Различия в их содержании оказывались статистически достоверными ( $p < 0.05$ ) во все фенофазы, но у *Allium nutans*, в отличие от *Asparagus officinalis*, их количество после плодоношения почти не менялось. Таким образом, процессы активного роста и накопления глюкофруктанов у этих двух видов, так же, как и у изученных видов класса Двудольные, не совпадали по времени. Аналогичные данные для *A. officinalis* приводит N. Shiomi [27], отмечая, что содержание суммы сахаров, фруктоолигосахаридов и фруктополисахаридов в подземных органах крайне низкое в июле, а затем увеличивается к сентябрю; при этом относительное содержание фруктополисахаридов (со степенью полимеризации  $\geq 9$ ) очень мало. Нами в подземных органах *A. officinalis* глюкофруктаны с высокой степенью полимеризации обнаружены только в период плодоношения и в очень небольшом количестве – 2.3%.

Виды рода *Allium*, накапливавшие в подземной части значительное количество полифруктанов, характеризовались различной динамикой их накопления (табл. 3). Содержание этих соединений в начале периода вегетации у них в большинстве случаев низкое, по сравнению с фазами цветения и плодоношения. Подобные данные приводят E. Steen, K. Larsson [28] для *Agropyron repens* (L.) Beauv. и *Holcus lanatus* L. связывая это с ранней деполимеризацией фруктанов. Однако у *A. obliquum* нами отмечалось довольно большое количество полифруктанов в период отрастания в 2018 г. (21.1%): возможно, сказалось влияние необычно холодных марта и апреля 2018 г. Известно, что полифруктаны способны выступать в качестве стабилизаторов мембран клеток, обеспечивая защиту от повреждения низкими температурами [2].

У *Allium caeruleum* от момента отрастания до цветения, а у *A. aflatunense* – до бутонизации, т.е. во время активного роста побегов, происходило постоянное статистически значимое ( $p < 0.05$ ) накопление полифруктанов в подземной части (табл. 3). Следует отметить, что эти виды относятся к луковичной жизненной форме (по классификации В.А. Черемушкиной [29]). У видов луковично-корневищной жизненной формы (*A. obliquum*, *A. ledebourianum*, *A. victorialis*) сезонная динамика была иной. У *A. obliquum* и *A. victorialis* в период активного роста и бутонизации отмечалось достоверное ( $p < 0.05$ ) уменьшение количества полифруктанов, а у *A. ledebourianum* оно почти не менялось (табл. 3). Содержание олигофруктанов в этот период возрастало (у *A. victorialis* не менялось значимо), что приводило к падению индекса полимеризации (рис. 2).

Максимальное накопление полифруктанов у изученных видов *Allium* наблюдалось в период цветения и плодоношения; после плодоношения оно достоверно уменьшалось. Индекс полимеризации у *A. aflatunense* и *A. caeruleum*, принадлежащих к луковичной жизненной форме, увеличивался с момента отрастания и достигал максимума ко времени цветения; к концу вегетации он снова понижался. У *A. ledebourianum*, *A. obliquum*, *A. victorialis*, представителей луковично-корневищной жизненной формы, индекс полимеризации снижался в период активного роста и бутонизации, а во время цветения и плодоношения достигал максимума (рис. 2), что напоминает его динамику у изученных видов семейств Asteraceae и Boraginaceae класса Двудольные.

Таким образом, у видов луковичной жизненной формы (*A. aflatunense* и *A. caeruleum*) накопление полифруктанов и суммы глюкофруктанов шло одновременно с периодом интенсивного роста. Что касается видов луковично-корневищной жизненной формы (*A. ledebourianum*, *A. obliquum*, *A. victorialis*), то у них

содержание полифруктанов и суммы глюкофруктанов во время интенсивного роста не менялось, либо уменьшалось, т.е. наблюдалось разделение во времени процессов активного роста и накопления глюкофруктанов, аналогично видам класса Двудольные.

Влияние возраста растений на накопление глюкофруктанов. На содержание фруктанов и степень их полимеризации может оказывать влияние и возраст растений, что связано с изменением активности ферментов их биосинтеза – фруктозилтрансфераз [30]. Нами проведено сравнение содержания глюкофруктанов в подземных органах виргинильных и генеративных растений для видов *Cichorium intybus*, *Platycodon grandiflorus*, *Symphytum officinale*. У них генеративные особи содержали в подземных органах в несколько раз меньше олигофруктанов, чем виргинильные, но полифруктанов в них накапливалось достоверно больше ( $p < 0.05$ ) (табл. 4). Это приводило к заметно большему значению индекса полимеризации у генеративных особей. При этом по суммарному содержанию глюкофруктанов виргинильные и генеративные особи почти не различались.

Таблица 3. Сезонная динамика содержания низко- (GF<sub>L</sub>) и высокомолекулярных (GF<sub>H</sub>) глюкофруктанов в подземной части видов класса Monocotyledones

Виды	Тип фруктанов	Отрастание	Активный рост и бутонизация	Цветение	Плодоношение	Веgetация после плодоношения*	Конец вегетации
<i>Asparagus officinalis</i>	GF <sub>L</sub> , %	12.8±0.3	11.3±0.2	4.8±0.3	14.9±0.3	–	20.1±0.3
	GF <sub>H</sub> , %	0	0	0	2.3±0.3	–	0
<i>Allium nutans</i>	GF <sub>L</sub> , % луковицы	9.2±0.2	4.9±0.3	3.7±0.3	7.5±0.2	11.6±0.03	10.5±0.3
	GF <sub>L</sub> , % корневища	6.3±0.1	1.4±0.2	8.7±0.4	10.4±0.4	9.7±0.4	11.0±0.4
<i>Allium aflatunense</i>	GF <sub>L</sub> , %	9.0±0.1	0.45±0.2	0	0	–	3.7±0.1
	GF <sub>H</sub> , %	26.7±1.0	43.5±0.4	44.46±0.4	45.2±0.2	–	41.9±0.7
<i>Allium caeruleum</i>	GF <sub>L</sub> , %	7.1±0.4	15.2±0.04	6.8±0.1	9.3±0.4	9.1±0.04	10.7±0.2
	GF <sub>H</sub> , %	0	17.6±3.0	24.6±0.3	28.5±0.8	22.2±0.5	12.2±0.4
<i>Allium ledebourianum</i>	GF <sub>L</sub> , %	0.8±0.1	5.6±0.3	9.6±0.3	14.2±0.2	12.9±0.7	7.9±0.3
	GF <sub>H</sub> , %	1.5±0.6	0	16.8±1.7	16.5±1.1	4.8±0.1	5.8±0.4
<i>Allium obliquum</i>	GF <sub>L</sub> , %	7.9±0.3	14.2±0.6	10.7±0.2	6.9±0.4	–	4.02±0.2
	GF <sub>H</sub> , %	21.1±0.5	17.0±0.3	22.3±0.5	34.4±0.7	–	26.0±0.9
<i>Allium victorialis</i>	GF <sub>L</sub> , %	7.2±0.2	7.9±0.3	6.1±0.6	11.9±0.2	2.8±0.04	...
	GF <sub>H</sub> , %	6.2±0.4	0	0	11.8±0.2	10.8±0.3	...

\* У *Asparagus officinalis*, *Allium aflatunense*, *Allium obliquum* после плодоношения происходило отмирание надземной части, второй генерации листьев не наблюдалось.

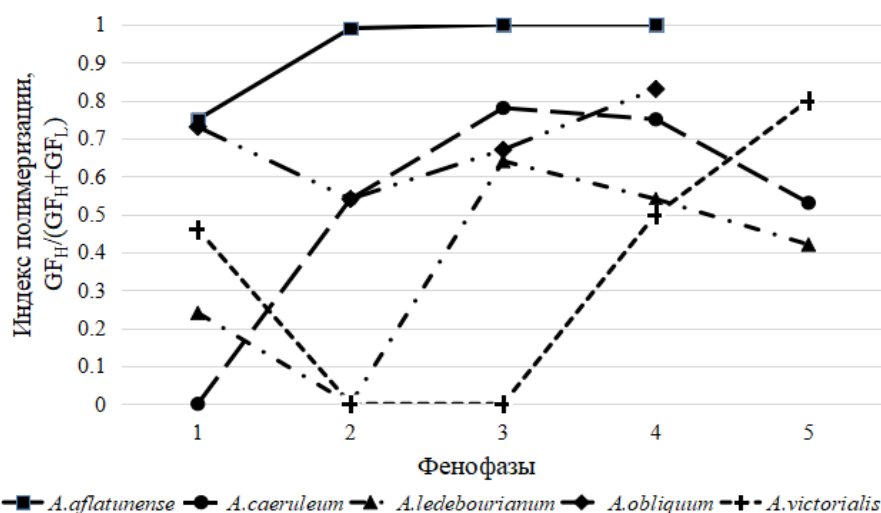


Рис. 2. Изменение индекса полимеризации глюкофруктанов у видов *Allium* в течение вегетационного сезона. Фенофаза: 1 – отрастание, 2 – активный рост и бутонизация, 3 – цветение, 4 – плодоношение, 5 – вегетация после плодоношения (у *Allium aflatunense* и *Allium obliquum* после плодоношения происходило отмирание надземной части, второй генерации листьев не наблюдалось)

Таблица 4. Содержание низко- (GF<sub>L</sub>) и высокомолекулярных (GF<sub>H</sub>) глюкофруктанов в подземной части растений в зависимости от возрастного состояния

Виды	Возрастное состояние	GF <sub>L</sub> , % на воздушно-сухое сырье	GF <sub>H</sub> , % на воздушно-сухое сырье	Индекс полимеризации, GF <sub>H</sub> /(GF <sub>H</sub> +GF <sub>L</sub> )
<i>Cichorium intybus</i>	Виргинильное	17.2±0.3	17.3±0.9	0.50
	Генеративное	8.0±0.1	25.1±1.0	0.76
<i>Platycodon grandiflorus</i>	Виргинильное	8.0±0.3	37.5±0.8	0.82
	Генеративное	1.8±0.04	40.4±1.1	0.96
<i>Symphytum officinale</i>	Виргинильное	11.2±0.5	29.5±0.4	0.73
	Генеративное	0	45.5±0.5	1.0

На преобладание низкомолекулярных фруктанов в листьях более молодых растений *Agave tequilana* F.A.C.Weber и *Agave atrovirens* Karwby и увеличение степени полимеризации фруктанов с возрастом (соответственно от 2 до 4 и от 3 до 6 лет) указывали также L. González-Cruz et al. [31], J. Arrizon et al. [31]. По мнению этих авторов, такие изменения необходимы для последующего генеративного развития растений.

### Выводы

1. У видов из различных семейств классов Двудольные и Однодольные содержание глюкофруктанов в период активного роста было низким, значительную часть их составляли низкомолекулярные соединения в связи со сниженной полимеризацией. Наибольшее накопление фруктозосодержащих углеводов отмечалось в периоды плодоношения и/или начала отмирания надземной части, при этом значительно увеличивался индекс их полимеризации, преобладали высокомолекулярные глюкофруктаны.

2. У видов класса Двудольные (из семейств Asteraceae и Boraginaceae) наблюдалось разделение во времени процессов интенсивного роста и аккумуляции глюкофруктанов. Аналогичная закономерность свойственна видам рода *Allium* (класс Однодольные), характеризующимся луковично-корневищной жизненной формой. Однако у видов *Allium* луковичной жизненной формы накопление глюкофруктанов шло одновременно с периодом активного роста и бутонизации, а индекс их полимеризации увеличивался с момента отрастания и достигал максимума ко времени цветения.

3. Переход от виргинильного возрастного состояния к генеративному приводил к падению содержания низкомолекулярных глюкофруктанов, наряду со значительным возрастанием количества высокомолекулярных глюкофруктанов и, соответственно, индекса полимеризации. По сумме глюкофруктанов эти возрастные состояния не различались.

### Список литературы

1. Hendry G.A.F. Evolutionary origins and natural functions of fructans – a climatological, biogeographic and mechanistic appraisal // *New Phytologist*. 1993. Vol. 123. N1. Pp. 3–14. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1993.tb04525.x.
2. Valluru R., Van den Ende W. Plant fructans in stress environments: emerging concepts and future prospects // *Journal of Experimental Botany*. 2008. Vol. 59. N11. Pp. 2905–2916. DOI: 10.1093/jxb/ern164.
3. Van den Ende W. Multifunctional fructans and raffinose family oligosaccharides // *Frontiers in Plant Science*. 2013. Vol. 4. Article 247. DOI: 10.3389/fpls.2013.00247.
4. Machado de Carvalho M.A., Dietrich S.M.C. Variation in fructan content in the underground organs of *Vernonia herbacea* (Veil.) Rusby at different phenological phases // *New phytologist*. 1992. Vol. 123. N4. Pp. 735–740. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1993.tb03784.x.
5. dos Santos C.S., Abraão C.F., de Moraes M.G. Fructan dynamics in the underground organs of *Chresta exsucca* (Asteraceae), a dry season flowering species // *Acta Botanica Brasilica*. 2018. Vol. 32. N1. Pp. 70–79. DOI: 10.1590/0102-33062017abb0214.
6. Wilson R.G., Kachman S.D., Martin A.R. Seasonal changes in glucose, fructose, sucrose, and fructans in the roots of dandelion // *Weed Science*. 2001. Vol. 49. N2. Pp. 150–155. DOI: 10.1614/0043-1745(2001)049[0150:SCIGFS]2.0.CO;2.
7. Vijn I., Smeekens S. Fructan: More Than a Reserve Carbohydrate? // *Plant Physiology*. 1999. Vol. 120. N2. Pp. 351–360. DOI: 10.1104/pp.120.2.351.
8. Bizzarri M., Delledonne M., Ferrarini A., Tononi P., Zago E., Vittori D., Damiani F., Paolocci F. Whole-Transcriptome Analysis Unveils the Synchronized Activities of Genes for Fructans in Developing Tubers of the Jerusalem Artichoke // *Frontiers in Plant Science*. 2020. Vol. 11. Article 101. DOI: 10.3389/fpls.2020.00101.
9. Pollock C.J. Fructans and the metabolism of sucrose in vascular plants // *New Phytologist*. 1986. Vol. 104. N1. Pp. 1–24. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1986.tb00629.x.

10. 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. N13. Pp. 2007–2023. DOI: 10.1007/s00018-009-0002-x.
11. Marx S.P., Nösberger J., Fehner M. Seasonal variation of fructan- $\beta$ -fructosidase (FEH) activity and characterization of a  $\beta$ -(2-1)-linkage specific FEH from tubers of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*) // New phytologist. 1997. Vol. 135. N2. Pp. 267–277. DOI: 10.1046/j.1469-8137.1997.00641.x.
12. Stolze A., Wanke A., van Deenen N., Geyer R., Pruffer D., Schuize Gronover C. Development of rubber-enriched dandelion varieties by metabolic engineering of the inulin pathway // Plant Biotechnology Journal. 2017. Vol. 15. N6. Pp. 740–753. DOI: 10.1111/pbi.12672.
13. Jefford T.G., Edelman J. Metabolism of fructose polymers in plants. 2. Effect of temperature on the carbohydrate changes and morphology of stored tubers of *Helianthus tuberosus* // Journal of Experimental Botany. 1963. Vol. 14. N1. Pp. 56–62. DOI: 10.1093/jxb/14.1.56
14. van Arkel J., Vergauwen R., Sévenier R., Hakkert J.C., van Laere A., Bouwmeester H.J., Koops A.J., van der Meer I.M. Sink filling, inulin metabolizing enzymes and carbohydrate status in field grown chicory (*Cichorium intybus* L.) // Journal of Plant Physiology. 2012. Vol. 169. N15. Pp. 1520–1529. DOI: 10.1016/j.jplph.2012.06.005.
15. Van den Ende W., Michiels A., Van Wouterghem D., Vergauwen R., Van Laere A. Cloning, developmental, and tissue-specific expression of sucrose: sucrose 1-fructosyl transferase from *Taraxacum officinale*. Fructan localization in roots // Plant Physiology. 2000. Vol. 123. Pp. 71–80. DOI: 10.1104/pp.123.1.71.
16. Дьякова Н.А., Сливкин А.И., Гапонов С.П., Михайловская И.Ю. Изучение динамики изменения содержания инулина в корнях лопуха большого (*Arctium lappa* L.) и одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale* WEBB.) в процессе вегетации // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: Химия. Биология. Фармация. 2016. №4. С. 133–136.
17. Van den Ende W., Mintiens A., Speleers H., Onuoha A.A., Van Laere A. The metabolism of fructans in roots of *Cichorium intybus* during growth, storage and forcing // New phytologist. 1996. Vol. 132. N4. Pp. 555–563. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1996.tb01874.x.
18. Itaya N.M., Buckeridge M.S., Figueiredo-Ribeiro R.C.L. Biosynthesis in vitro of high-molecular-mass fructan by cell-free extracts from tuberous roots of *Viguiera discolor* (Asteraceae) // New Phytologist. 1997. Vol. 136. Pp. 53–60. DOI: 10.1111/J.1469-8137.1997.TB04730.X.
19. Hendry G.A.F. The ecological significance of fructan in a contemporary flora // New Phytologist. 1987. Vol. 106. Pp. 201–216. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1987.tb04690.x.
20. The Plant List (2013). Version 1.1. [Электронный ресурс]. URL: <http://www.theplantlist.org>.
21. WFO (2021): World Flora Online [Электронный ресурс]. URL: <http://www.worldfloraonline.org/search>.
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. Saengkanuk A., Nuchadomrong S., Jogloy S., Patanothai A., Srijaranai S. A simplified spectrophotometric method for the determination of inulin in Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) tubers // European food research & technology. 2011. Vol. 233. N4. Pp. 609–616.
24. Salinas C., Handford M., Pauly M., Dupree P., Cardemil L. Structural modifications of fructans in *Aloe barbadensis* Miller (*Aloe vera*) grown under water stress // PLoS One. 2016. Vol. 11. N7. Pp. 1–24. DOI: 10.1371/journal.pone.0159819.
25. Archbold H.K. Fructosans in the monocotyledons: a review // New Phytologist. 1940. Vol. 39. Pp. 185–219. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1940.tb07132.x.
26. Pollock C.J., Jones T. Seasonal patterns of fructan metabolism in forage grasses // New Phytologist. 1979. Vol. 83. N1. Pp. 9–15. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1979.tb00720.x.
27. Shiomi N. Content of carbohydrate and activities of fructosyltransferase and invertase in asparagus roots during the fructo-oligosaccharide and fructo-polysaccharide accumulating season // New phytologist. 1992. Vol. 122. N3. Pp. 421–432. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1992.tb00069.x.
28. Steen E., Larsson K. Carbohydrates in roots and rhizomes of perennial grasses // New phytologist. 1986. Vol. 104. Pp. 339–346. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1986.tb02901.x.
29. Черемушкина В.А. Биология луков Евразии. Новосибирск, 2004. 280 с.
30. González-Cruz L., Jaramillo-Flores M.E., Bernardino-Nicanor A., Mora-Escobedo R. Influence of plant age on fructan content and fructosyltransferase activity in *Agave atrovirens* Karw leaves // African Journal of Biotechnology. 2011. Vol. 10(71). Pp. 15911–15920. DOI: 10.5897/AJB11.2254.
31. Arrizon J., Morel S., Gschaedler A., Monsan P. Comparison of the water-soluble carbohydrate composition and aructan structures of *Agave tequilana* plants of different ages // Food Chemistry. 2010. Vol. 122. N1. Pp. 123–130. DOI: 10.1016/j.foodchem.2010.02.028.

*Поступила в редакцию 2 сентября 2021 г.*

*После переработки 29 октября 2021 г.*

*Принята к публикации 10 ноября 2021 г.*

**Для цитирования:** 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.



*Vasfilova E.S.\**, *Vorob'eva T.A.* DYNAMICS OF THE ACCUMULATION OF FRUCTOSE-CONTAINING CARBOHYDRATES IN THE UNDERGROUND ORGANS OF PLANTS FROM DIFFERENT FAMILIES

*Russian Academy of Sciences, Ural Branch: Institute Botanic Garden, ul. 8 Marta, 202a, Ekaterinburg, 620144, Russia, e-mail: euvas@mail.ru*

Fructose-containing carbohydrates (fructans) are sources of reserve nutrients for plants and ensure their adaptation to stressful environmental influences. We studied variability of content of these compounds during growing season. In species of Dicotyledonous (*Echinacea pallida*, *Tussilago farfara* (Asteraceae), *Lithospermum officinale*, *Symphytum officinale* (Boraginaceae)) content of glucofructans during the period of active growth was low, a significant part of them were low molecular weight compounds. By the end of growing season polymerization index rised and high molecular weight glucofructans prevailed. The separation in time of processes of intensive growth and accumulation of fructans was observed.

For species of *Allium* (Monocotyledonous), maximum content of glucofructans was observed during the period of flowering and fruiting. In species of bulbous life form (*A. caeruleum*, *A. aflatunense*), accumulation of high molecular weight glucofructans proceeded simultaneously with a period of intensive growth and budding, polymerization index increased from the regrowth and reached a maximum by the time of flowering. In species of bulbous-rhizomatous life form (*A. obliquum*, *A. ledebourianum*, *A. victoralis*), content of glucofructans did not change during intensive growth or fell. The polymerization index decreased during this period, but reached its maximum during flowering and fruiting.

Generative individuals of a number of species contained less low molecular weight glucofructans than virginal ones, but they had a greater amount of high molecular weight glucofructans and an increased polymerization index. These age states did not differ in the sum of glucofructans.

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

### Referenses

- Hendry G.A.F. *New Phytologist*, 1993, vol. 123, no. 1, pp. 3–14. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1993.tb04525.x.
- Valluru R., Van den Ende W. *Journal of Experimental Botany*, 2008, vol. 59, no. 11, pp. 2905–2916. DOI: 10.1093/jxb/ern164.
- Van den Ende W. *Frontiers in Plant Science*, 2013, vol. 4, article 247. DOI: 10.3389/fpls.2013.00247.
- Machado de Carvalho M.A., Dietrich S.M.C. *New phytologist*, 1992, vol. 123, no. 4, pp. 735–740. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1993.tb03784.x.
- dos Santos C.S., Abraão C.F., de Moraes M.G. *Acta Botanica Brasílica*, 2018, vol. 32, no. 1, pp. 70–79. DOI: 10.1590/0102-33062017abb0214.
- Wilson R.G., Kachman S.D., Martin A.R. *Weed Science*, 2001, vol. 49, no. 2, pp. 150–155. DOI: 10.1614/0043-1745(2001)049[0150:SCIGFS]2.0.CO;2.
- Vijn I., Smeekens S. *Plant Physiology*, 1999, vol. 120, no. 2, pp. 351–360. DOI: 10.1104/pp.120.2.351.
- Bizzarri M., Delledonne M., Ferrarini A., Tononi P., Zago E., Vittori D., Damiani F., Paolucci F. *Frontiers in Plant Science*, 2020, vol. 11, article 101. DOI: 10.3389/fpls.2020.00101.
- Pollock C.J. *New Phytologist*, 1986, vol. 104, no. 1, pp. 1–24. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1986.tb00629.x.
- 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.
- Marx S.P., Nösberger J., Frehner M. *New phytologist*, 1997, vol. 135, no. 2, pp. 267–277. DOI: 10.1046/j.1469-8137.1997.00641.x.
- Stolze A., Wanke A., van Deenen N., Geyer R., Prüfer D., Schuze Gronover C. *Plant Biotechnology Journal*, 2017, vol. 15, no. 6, pp. 740–753. DOI: 10.1111/pbi.12672.
- Jefford T.G., Edelman J. *Journal of Experimental Botany*, 1963, vol. 14, no. 1, pp. 56–62. DOI: 10.1093/jxb/14.1.56.
- van Arkel J., Vergauwen R., Sévenier R., Hakkert J.C., van Laere A., Bouwmeester H.J., Koops A.J., van der Meer I.M. *Journal of Plant Physiology*, 2012, vol. 169, no. 15, pp. 1520–1529. DOI: 10.1016/j.jplph.2012.06.005.
- Van den Ende W., Michiels A., Van Wouterghem D., Vergauwen R., Van Laere A. *Plant Physiology*, 2000, vol. 123, pp. 71–80. DOI: 10.1104/pp.123.1.71.
- D'yakova N.A., Slivkin A.I., Gaponov S.P., Mikhaylovskaya I.Yu. *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Khimiya. Biologiya. Farmatsiya*, 2016, no. 4, pp. 133–136. (in Russ.).
- Van den Ende W., Mintiens A., Speleers H., Onuoha A.A., Van Laere A. *New phytologist*, 1996, vol. 132, no. 4, pp. 555–563. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1996.tb01874.x.
- Itaya N.M., Buckeridge M.S., Figueiredo-Ribeiro R.C.L. *New Phytologist*, 1997, vol. 136, pp. 53–60. DOI: 10.1111/J.1469-8137.1997.TB04730.X.
- Hendry G.A.F. *New Phytologist*, 1987, vol. 106, pp. 201–216. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1987.tb04690.x.
- The Plant List (2013). Version 1.1.* URL: <http://www.theplantlist.org>.
- WFO (2021): World Flora Online.* URL: <http://www.worldfloraonline.org/search>.
- Olennikov D.N., Tankhayeva L.M. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2008, no. 1, pp. 87–93. (in Russ.).
- Saengkanuk A., Nuchadomrong S., Jogloy S., Patanothai A., Srijaranai S. *European food research & technology*, 2011, vol. 233, no. 4, pp. 609–616.

\* Corresponding author.

24. Salinas C., Handford M., Pauly M., Dupree P., Cardemil L. *PLoS One*, 2016, vol. 11, no. 7, pp. 1–24. DOI: 10.1371/journal.pone.0159819.
25. Archbold H.K. *New Phytologist*, 1940, vol. 39, pp. 185–219. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1940.tb07132.x.
26. Pollock C.J., Jones T. *New Phytologist*, 1979, vol. 83, no. 1, pp. 9–15. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1979.tb00720.x.
27. Shiomi N. *New phytologist*, 1992, vol. 122, no. 3, pp. 421–432. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1992.tb00069.x.
28. Steen E., Larsson K. *New phytoogistl*, 1986, vol. 104, pp. 339–346. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1986.tb02901.x.
29. Cheremushkina V.A. *Biologiya lukov Yevrazii*. [Biology of Eurasian onions]. Novosibirsk, 2004, 280 p. (in Russ.).
30. González-Cruz L., Jaramillo-Flores M.E., Bernardino-Nicanor A., Mora-Escobedo R. *African Journal of Biotechnology*, 2011, vol. 10(71), pp. 15911–15920. DOI: 10.5897/AJB11.2254.
31. Arrizon J., Morel S., Gschaedler A., Monsan P. *Food Chemistry*, 2010, vol. 122, no. 1, pp. 123–130. DOI: 10.1016/j.foodchem.2010.02.028.

*Received September 2, 2021*

*Revised October 29, 2021*

*Accepted November 10, 2021*

**For citing:** Vasfilova E.S., Vorob'eva T.A. *Khimiya Rastitel'nogo Syr'ya*, 2022, no. 1, pp. 71–80. (in Russ.). DOI: 10.14258/jcprm.20220110140.