

УДК 579.66

## ПОЛИСАХАРИДЫ ВЫСШИХ ГРИБОВ: СИСТЕМАТИЗАЦИЯ ДАННЫХ О ВЫДЕЛЕНИИ, СТРУКТУРЕ, БИОЛОГИЧЕСКИХ СВОЙСТВАХ И ПРЕБИОТИЧЕСКОМ ПОТЕНЦИАЛЕ\*

© Д.В. Минаков<sup>1,2\*\*</sup>, Е.С. Саврасов<sup>1</sup>, О.Н. Мусина<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Алтайский государственный университет, пр. Ленина, 61, Барнаул,  
656049, Россия, MinakovD-1990@yandex.ru

<sup>2</sup> Алтайский государственный технический университет  
им. И.И. Ползунова, пр. Ленина, 46, Барнаул, 656038, Россия

Статья посвящена исследованию процессов выделения, установлению химической структуры, физико-химических и пребиотических свойств полисахаридов, полученных из плодовых тел и мицелиальной биомассы разных представителей высших грибов. Биологически активные полисахариды широко представлены в составе высших базидиомицетов, большинство из них имеет уникальное строение у разных видов. Полисахариды различаются по своей структуре, физико-химическим свойствам, моносакхаридному составу, типу гликозидной связи, молекулярной массе и способности растворяться в воде или растворах щелочи. Их биологическая активность зависит от молекулярных параметров и структуры. В обзорной статье представлена информация по содержанию в клеточной стенке высших грибов полисахаридов, находящихся в трех слоях в соответствии с их распределением и клеточной локализацией: внешний слой представляет собой гликопротеин; средний – состоит из  $\beta$ -глюкана; внутренний слой – из комплекса хитина и  $\beta$ -глюкана. Состав и физиологическая активность полисахаридов зависит от вида грибов, условий выращивания (типа субстрата и условий окружающей среды), стадии развития, условий хранения, метода экстракции и других факторов. Представлены различные методы экстракции с последующим процессом очистки и структурной идентификацией. Установлено, что наиболее распространенными полисахаридами в съедобных и лекарственных видах грибов являются  $\alpha$ -,  $\beta$ - или смешанные глюканы. В обзоре подробно описаны химическая структура и биологические свойства основных полисахаридов ( $\beta$ -глюканов), выделенных из различных видов грибов, в частности, лентинан, шизофиллан, грифолан, ганодеран, крестин. Представлена информация по взаимосвязи биологической активности полисахаридов от их химической структуры, состава моносакхаридов, молекулярной массы, химической модификации, модели ветвления и конформации. Описаны пребиотические свойства полисахаридов высших грибов. Установлено, что полисахаридные фракции высших грибов способствуют росту пробиотических штаммов бактерий, модулируют кишечную микробиоту человека и стимулируют выработку короткоцепочечных жирных кислот.

**Ключевые слова:** высшие базидиомицеты, полисахариды,  $\alpha$ - и  $\beta$ -глюканы, хитин, экстракция, биологическая активность, пребиотические свойства.

---

**Для цитирования:** Минаков Д.В., Саврасов Е.С., Мусина О.Н. Полисахариды высших грибов: систематизация данных о выделении, структуре, биологических свойствах и пребиотическом потенциале // Химия растительного сырья. 2025. №3. С. 60–87. <https://doi.org/10.14258/jcprm.20250317374>.

---

### Введение

Полисахариды представляют собой полимерные структуры, состоящие, по меньшей мере, из десяти моносакхаридов, последовательно связанных гликозидными связями [1]. Структура полисахаридов, в которой моносакхариды связаны более чем с двумя гликозидными связями, может быть либо линейной, либо разветвленной. Полисахарид, состоящий из идентичных моносакхаридов, называется гомополимером, если же из двух или более различных типов моносакхаридов – гетерополимером. Хроматография в сочетании со спектрометрией является традиционным методом определения структуры полисахаридов. Используя эти

---

\*Данная статья имеет электронный дополнительный материал (приложение), который доступен читателям на сайте журнала. DOI: 10.14258/jcprm.20250317374s

\*\* Автор, с которым следует вести переписку.

методы, можно определить последовательность, состав, аномерную конфигурацию, тип гликозидной связи и наличие заместителей [2].

Полисахариды высших грибов представляют собой значительный класс биополимеров, которые содержатся в клеточной стенке, во внутриклеточных включениях или внеклеточно. В составе грибов обнаружены также различные моно- и олигосахариды (рис. 1).

Клетки грибов, в отличие от клеток млекопитающих, имеют клеточную стенку и сложный комплекс, которые в основном состоят из полисахаридов [4]. В клеточной стенке грибов содержится высокое количество глюканов, маннанов (полимеров, состоящих из повторяющихся единиц глюкозы и маннозы) и хитина (полимера, состоящего преимущественно из остатков N-ацетил-D-глюкозамина). Клеточная стенка является важнейшей структурой с высокой пластичностью, которая выполняет функции сохранения жизнеспособности и целостности клетки, а также участвует в различных биологических процессах, включая регулирование клеточной проницаемости и защиту клетки от механического и осмотического стресса [5, 6].

В последние годы полисахариды высших грибов приобрели очень большую значимость за счет их уникальных свойств, разнообразной биологической активности и потенциального применения в различных областях. Грибы являются природными и возобновляемыми ресурсами, и их биотехнологическое выращивание для производства полисахаридов может быть устойчивым, что является экономически целесообразным процессом по сравнению с некоторыми полисахаридами синтетического или растительного происхождения. Грибные полисахариды, как правило, обладают низкой токсичностью и биосовместимостью с организмом человека. Эти свойства имеют решающее значение для применения полисахаридов в пищевой, фармацевтической промышленности и биомедицине (системы доставки лекарств и биомедицинские материалы) [7]. Помимо этого, полисахариды из грибов можно структурно модифицировать с помощью генной инженерии, физико-химических и ферментативных методов, что позволяет адаптировать их свойства для конкретного применения. Большое разнообразие структур грибных полисахаридов обеспечивает широкий спектр функциональных свойств с уникальной биологической активностью (в частности, иммуномодулирующей, противоопухолевой, антиоксидантной и антимикробной) и применением [1, 7]. Установлено также, что грибные полисахариды обладают высокой регенеративной активностью [8] и стимулируют рост пробиотических молочнокислых бактерий [9].

Несмотря на уникальные свойства грибных полисахаридов, на сегодняшний день лишь небольшое их количество было коммерциализировано в связи с высокими затратами на производство и очистку, низким, непостоянным выходом и нестабильностью физико-химических свойств (состав, молекулярная масса и степень разветвленности). Химическая структура и физико-химические свойства полисахаридов зависят от их моносахаридного состава, конформации, конфигурации, молекулярной массы, степени разветвления, типа и состава сахарных или несахарных компонентов (особенно белковых комплексов или сульфатных групп), а также от расположения в виде двойной или тройной спирали [10, 11].



Рис. 1. Группы углеводов грибов [3]

На сегодняшний день грибные полисахариды недостаточно исследованы в направлениях: установления химической структуры и методов стандартизации; установления механизмов биологической активности; оптимизации методов экстракции для повышения выхода; синергетических эффектов в комбинациях с различными грибными полисахаридами или другими биологически активными соединениями для усиления терапевтического эффекта; биотехнологического крупномасштабного производства; клинических исследованиях для подтверждения их терапевтического потенциала и безопасности для людей.

Цель представленной работы – систематизация научных данных в области выделения, установления химической структуры, биологических свойств и пребиотического потенциала полисахаридов, полученных из плодовых тел и мицелиальной биомассы разных представителей высших грибов.

### **Основная часть**

Клеточная стенка грибов представляет собой комплекс, состоящий в основном из гликопротеинов, глюканов, хитина и меньшего количества белков; однако сборка этих молекул полностью не выяснена. Полисахариды (50–60%) являются основными структурными компонентами клеточной стенки грибов. Грибные полисахариды, присутствующие в клеточной стенке, можно в основном классифицировать на три слоя в соответствии с их распределением и клеточной локализацией: (1) внешний слой представляет собой гликопротеин, состоящий из белка и гетерополисахаридов, которые различаются по соотношению и составу моносахаридов; (2) средний слой в основном состоит из  $\beta$ -глюкана, который нерастворим в воде; (3) внутренний слой – из комплекса хитина и  $\beta$ -глюкана [12].

#### **1. Выделение полисахаридов из биомассы высших грибов**

В настоящее время разработаны различные методы экстракции полисахаридов из биомассы высших грибов с последующими процессами очистки и структурной идентификацией [13] (табл. 1).

Условия экстракции (используемый растворитель, продолжительность процесса, температура, давление и др. параметры) в значительной степени влияют на выход, химическую структуру и биологические свойства полисахарида [29]. Для извлечения внеклеточных полисахаридов из ферментационной среды грибов наиболее распространенным и часто используемым методом является осаждение этанолом [30]. Для извлечения внутриклеточных грибных полисахаридов используют в основном плодовые тела (реже мицелий), которые предварительно обрабатываются с помощью ряда методов, таких как промывка, сушка и дробление [31]. Для эффективного извлечения полисахаридов плодовые тела или мицелий грибов подвергают обезжириванию и удаляют низкомолекулярные примеси с использованием органических растворителей. Обычно водный раствор широко применяется для извлечения полисахаридов с предварительной обработкой органическими растворителями (например, этанолом, ацетоном) для удаления липидов и фенолов, что облегчает отделение полисахаридов от других соединений в клеточной стенке [32]. Горячая вода является наиболее широко используемой из-за ее низкой стоимости и простоты в обращении. Из-за низкой эффективности в проникновении горячей воды во внешний слой гликопротеиновых структур часто получаемые полисахариды представляют собой гетерополисахарид-протеиновые комплексы, присутствующие во внешнем слое клеточной стенки.

Еще одним традиционным методом экстракции для кислых грибных полисахаридов, который может повысить эффективность извлечения и сократить продолжительность процесса, является щелочной и кислотный гидролиз [33]. Такая обработка обычно используется для получения большого количества  $\beta$ -глюкана, присутствующего в среднем слое клеточной стенке грибов. Например,  $\beta$ -глюканы с глобулярными малыми размерами частиц извлечены из грибов *Lentinula edodes* и *Pleurotus ostreatus* с использованием кислотно-щелочной обработки с последующим кипячением с 0.5 M NaOH.  $\beta$ -D-глюканы, полученные из грибов *Macrocybe titans* методом щелочной экстракции, состояли из (1→3)-связанного  $\beta$ -D-глюкопиранозилом [34].

Несмотря на то, что большинство полисахаридов являются полярными молекулами и хорошо растворимы в воде или щелочном растворе, несколько нерастворимых полисахаридов, включая некоторые  $\beta$ -глюканы, требуют более длительных периодов экстракции или более высоких температур или давления для эффективного извлечения [35]. Более того, полисахариды с высокой молекулярной массой часто имеют плохую растворимость и высокую вязкость, что затрудняет процесс экстракции [36].

Таблица 1. Способы экстракции полисахаридов из различных грибов (горячей водой, растворами кислот или щелочей), их моносахаридный состав и молекулярная масса

Виды грибов	Температура, °C	Время, мин	Соотношение растворителя и сырья, мл/г	Выход (чистота), %	Состав моносахаридов	Молекулярная масса (кДа)	Ссылка
<b>Экстракция горячей водой</b>							
<i>Flammulina velutipes</i>	95	90	40	9.68 (58.63)	Glc : Gal : Fuc : Man = 21.4 : 35.1 : 25.3 : 18.2	–	[14]
<i>Gloeostereum incarnatum</i>	87.5	60	39.7	13.18	Glc : Gal : Man : Xyl = 4.25 : 1 : 1.85 : 1.14	42.9	[15]
<i>Grifola frondosa</i>	121	120	50	3.35 (92.9)	Glc : Gal : Fuc : Man : Rib = 79.3 : 7.7 : 5 : 5.1 : 1.8; (1→3, 1→6) β-D-глюкан	561–1223	[16]
<i>Inonotus obliquus</i>	100	120	40	3.81	α и β-глюкан	–	[17]
<i>Lepista nuda</i>	96.4	217.8	35.17	5.49	Glc : Gal : Fuc : Man : Ara : Xyl = 33.5 : 18 : 3.9 : 19 : 21 : 4.6; β-(1→6)	11.7–13.4	[18]
<i>Morchella esculenta</i>	90	120	50	4.96	Glc, Gal, Man, Ara; β-тип	43.6	[19]
<i>Oudemansiella radicata</i>	84	138	20	5.85	Glc : Gal : Man : Rib : Xyl = 3.9 : 3.2 : 2.5 : 2.6 : 2.8	10.2–14.9	[20]
<i>Paxillus involutus</i>	79	180	43.1	12.25	Glc : Gal : Fuc : Man = 62.2 : 25.4 : 9.6 : 2.8; 1-Fuc, 1,3-Man, 1-Glc, Glc, 1,6-Glc, 1-Gal, 1,6-Gal, 1,4,6-Gal, 1,2,6-Gal	321.4	[21]
<i>Phellinus igniarius</i>	70	90	6.2	5.04	В основном Gal; В-тип	–	[22]
<i>Ramaria botrytis</i>	90	90	11	9.08	Glc : Gal : Man : Xyl = 95.4 : 1.9 : 2.0 : 0.7	6.5–96.7	[23]
<b>Кислотная или щелочная экстракция</b>							
<i>Agaricus bisporus</i>	50	360	1 M NaOH	4.31	Glc : Gal : Fuc : Man : Xyl : Rib = 54.3 : 28.2 : 13 : 2.2 : 1.2 : 0.6	25.3–79.6	[23]
<i>Phellinus linteus</i>	95	480	1 масс./об. % (NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> C <sub>2</sub> O <sub>4</sub>	17.01 (78)	Glc : Gal : Xyl : Ara = 1.8 : 1 : 7.8 : 5.5	311000*	[24, 25]
Мицелий <i>P. linteus</i>	–	180	1.25 M NaOH/NaBH <sub>4</sub>	9.12 (84.92)	Glc : Man : Xyl : Ara = 8 : 1 : 1 : 1; (1→4)-β-D-Xylp, (1→2)-α-DXylp, (1→4)-α-D-Glcp, (1→5)-β-Araf, (1→4)-β-D-Xylp разветвлённый на О-2, (1→4)-β-D-Galp разветвлённый на О-6, разветвлённый (1→)-α-Araf Glc; (1→3)-β-Glcp и небольшой процент (1→4)-β и (1→6)-β связанные внутренние остатки	975000*	
<i>Pleurotus ostreatus</i>	30	300	3.8% HCl	3.5	β-глюкан; β-(1→3, 1→6) Glcp	19, 1137	
<i>P. sajor-caju</i>	100	1440	1 M NaOH/NaBH <sub>4</sub>	4.5	(1→3) β-глюкан, Маннан	30	[28]
	98	180–300	1 масс./об. % (NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> C <sub>2</sub> O <sub>4</sub>	(77.30)	(1→3) β-глюкан, Маннан	–	
	30	720–1200	5% NaOH/NaBH <sub>4</sub>	(44.05)	(1→3) β-глюкан, Маннан	–	

Примечание: Ara = Арабиноза; Araf = Арабинофуранозил; Fuc = Фукоза; Gal = Галактоза; Galp = Галактопиранозил; Glc = Глюкоза; Glcp = Глюкопиранозил; Man = Манноза; Rib = Рибоза; Xyl = Ксилоза; Xylp = Ксилопиранозил. \*Хотя в работе утверждается, что были получены полисахаридные фракции с чрезвычайно высокой молекулярной массой > 300000 кДа, оценка их молекулярной массы, по-видимому, неточна, поскольку предел колонки для гель-проникающей хроматографии и используемый стандарт декстрана составляли всего до 7000 и 1500 кДа соответственно. Кроме того, вязкость высокомолекулярных полисахаридов с длинноцепочечным разветвлением не увеличивается линейно с молекулярной массой, что приводит к неточности оценки молекулярной массы путем экстраполяции с использованием калибровочного уравнения, полученного с помощью линейной регрессии, созданной с использованием стандартных образцов.

Одним из основных препятствий в извлечении биологически активных полисахаридов из грибов является структурная сложность, которая затрудняет высвобождение полисахаридов из внутриклеточного расположения и сложного матрикса. Традиционные стратегии экстракции полисахаридов грибов требуют длительного времени обработки (до 24 ч) и высокой рабочей температуры (50–100 °C) [37]. Высокая рабочая температура приводит к коагуляции белков, структурной модификации полисахаридов и деградации чувствительных к температуре биологически активных соединений, в то время как длительное время обработки приводит к высвобождению большого количества нежелательных компонентов клеточной стенки, фрагментов тканей и клеточного детрита, что влечет за собой более высокие затраты на очистку.

Помимо экстракции горячей водой и разбавленными растворами кислот и щелочей разработаны более сложные методы извлечения, направленные на разрушение клеточной стенки грибов – ферментативная, микроволновая, под сверхвысоким давлением и ультразвуковая экстракции [38]. При ультразвуковой экстракции возникает эффект кавитации и сильные сдвиговые силы, создаваемые ультразвуком [39]. Микроволновая экстракция, разрушая клеточную стенку грибов, уменьшает сопротивление массопереносу и увеличивает коэффициент диффузии [40]. Однако использование данных методов обработки грибного сырья может вызвать изменение химической структуры полисахаридов. В настоящее время разрабатываются многие инновационные технологии извлечения полисахаридов из биомассы грибов, в частности, водная двухфазная система экстракции [41], синергетическая субкритическая водная двухфазная экстракция с использованием ультразвука [42], трехфазное разделение [43] и импульсная противоточная ультразвуковая экстракция [44]. После получения экстрактов с целью выделения полисахаридов проводят диализ, осаждение и лиофильную сушку. Полисахариды содержат различные загрязняющие вещества, включая белок, моносахариды, пигменты и другие. Поэтому для получения гомогенных фракций полисахаридов, определения химической структуры и подтверждения биологической активности крайне важно выделить и очистить полисахариды. Полисахариды обычно дополнительно очищают с использованием различных методов очистки [45]. Для депротеинизации и обесцвечивания полисахаридов используют методы обработки перекисью водорода [46], после чего их очищают с использованием различных методов колоночной хроматографии [47]. Ионообменная хроматография используется для разделения нейтральных или кислых полисахаридов с использованием сорбента DEAE-Sephadex A-25. Сорбенты Sephadex G-100 или G-200 и диэтиламиноэтилцеллюлоза-52 используются в качестве хроматографических сред в гель-фильтрации для получения полисахаридов с различной молекулярной массой [48]. Для получения чистых фракций полисахаридов применяют методы концентрирования, диализа и сублимационной сушки. Затем количество белка и полисахаридов в разделенных фракциях определяется с помощью метода Брэдфорда и фенол-серного метода, соответственно.

Таким образом, наблюдается быстрое развитие инновационных и передовых технологий, ориентированных на извлечение полисахаридов из грибов с использованием кинетических моделей для прогнозирования и моделирования. Для увеличения выхода полисахаридов и повышения эффективности экстракции и/или исследования экологически чистых процессов разработано много новых технологий экстракции. Эти новые технологии экстракции в основном помогают растворителю проникать через внешний слой клетки и разрывать его, чтобы достичь внутренней клеточной стенки, способствуя высвобождению полисахаридов из компактной матрицы. Однако каждый метод экстракции имеет свои преимущества и недостатки в виде продолжительности процесса, эффективности и риска разрыва гликозидных связей. Полная информация, включая параметры процесса, выходы и структурные характеристики полученных полисахаридов из грибов при традиционных и современных инновационных методах экстракции, может быть получена из обзоров по соответствующей теме [29, 49].

Установлено, что биологическая активность грибных полисахаридов в значительной степени зависит от их структуры, молекулярной массы, состава моносахаридов, степени ветвления и конформации. Структура грибных полисахаридов значительно различается в зависимости от видов грибов, сушки плодовых тел или мицелия, методов экстракции, а также процессов очистки. Таким образом, новые методы экстракции следует оценивать с точки зрения эффективности, выхода и биоактивности для оценки применимости в промышленных масштабах. Недавние исследования показали, что инновационные методы экстракции могут не только повысить эффективность извлечения полисахаридов из природных материалов, но и усилить биологическую активность полученных полисахаридов [50], что обеспечивает многообещающее направление для будущих исследований.

## 2. Химическая структура и классификация грибных полисахаридов

Состав и биологическая активность полисахаридов зависит от вида грибов, условий выращивания (типа субстрата и условий окружающей среды), стадии развития, условий хранения, метода экстракции и других факторов [51, 52]. Кроме того, в плодовых телах и мицелии одного и того же вида грибов можно обнаружить различные биологически активные соединения [53, 54].

Биологически активные полисахариды представляют собой соединения с большой молекулярной массой, связанные гликозидными связями не менее чем с десятью моносахаридами [29]. Как правило, полисахариды грибов имеют общую основу из  $\beta$ -связанной глюкозы [55]. В то же время в грибах обнаружены полисахариды с основой из галактозы или маннозы. Полисахариды могут быть объединены с пептидами и белками, образуя комплексы пептид/белок-полисахарид [51]. Эти комплексы называются протеогликами, гликопротеинами и гликопептидами [29].

Наиболее распространенными полисахаридами в съедобных и лекарственных видах грибов являются  $\alpha$ -,  $\beta$ - или смешанные глюканы [56].  $\beta$ -глюкан является наиболее важным и распространенным терапевтическим грибным полисахаридом [57], который состоит из мономеров D-глюкозы, связанных через (1 $\rightarrow$ 3)- $\beta$  и (1 $\rightarrow$ 6)- $\beta$  гликозидные связи. Плевран, лентинан, грифолан, ганодеран и другие макромолекулы  $\beta$ -глюкана были выделены из разных видов грибов, в частности, *Pleurotus ostreatus*, *Lentinula edodes*, *Grifola frondosa* и *Ganoderma lucidum* [54, 55].  $\beta$ -глюканы обычно обладают тройной спиральной конформацией и различаются по расположению гликозидных связей, высокой молекулярной массе и характеру ветвления. Молекулярная масса  $\beta$ -глюкана обычно колеблется от 10 до 10000 кДа [58]. Некоторые важные характеристики основных  $\beta$ -глюканов и грибных полисахаридов описаны в таблице 2.

Таблица 2. Химическая структура и биологические свойства основных полисахаридов ( $\alpha$ -,  $\beta$ -глюканов и хитина), выделенных из различных видов грибов

Полисахариды	Виды грибов	Структура (основная единица)	Конформация	ММ, кДа	Биологические свойства	Ссылки
1	2	3	4	5	6	7
Ганодеран А, В и С ( $\beta$ -глюкан)	<i>Ganoderma lucidum</i> (рейши)	(1 $\rightarrow$ 3)- $\beta$ основная цепь, разветвленная в положении С-6 с (1 $\rightarrow$ 6)- $\beta$ Glc единицами (например, $\beta$ -D-глюкопиранозил с $\beta$ -(1 $\rightarrow$ 3) основной цепью и $\beta$ -(1 $\rightarrow$ 6) боковыми цепями)	Разветвленная, спиральная или закрученная	5.8–4400	Пребиотические, иммуномодулирующие, противоопухолевые, противовирусные, антиангиогенные, гипогликемические	[59]
Грифолан ( $\beta$ -глюкан)	<i>Grifola frondosa</i> (майтаке)	Три единицы Glc в первичной цепи и одна боковая цепь связаны посредством (1 $\rightarrow$ 6)- $\beta$ гликозидных связей	Разветвленная тройная спираль	300–1000	Иммуномодулирующие, противоопухолевые, антидиабетические	[55, 60]
Полисахарид <i>Hericium erinaceus</i> (HEP)	<i>Hericium erinaceus</i> (ежовик гребенчатый)	(1 $\rightarrow$ 6)- $\alpha$ -D-галактопиранозильный остов обычно состоит из ответвлений $\alpha$ -L-фукопиранозы в положении О-2	Разветвленная тройная спираль	19–1000	Нейропротекторные, гепатопротекторные, антигипергликемические, гиполипидемические	[61]
Крестин ( $\beta$ -глюкан)	<i>Trametes versicolor</i> (трутовик разноцветный)	Гетерогликан: основная цепь (1 $\rightarrow$ 4)- $\beta$ и боковые цепи (1 $\rightarrow$ 3)- $\beta$ и (1 $\rightarrow$ 6)- $\beta$ , являющийся белком, связанным с цепью (1 $\rightarrow$ 6)- $\beta$	Разветвленная тройная спираль	100	Пребиотические, иммуномодулирующие, противоопухолевые, антиоксидантные, нейропротекторные, укрепляющие иммунную систему	[62]

Окончание таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7
Лентинан ( $\beta$ -глюкан)	<i>Lentinula edodes</i> (шитаке)	(1 $\rightarrow$ 3)- $\beta$ остов, имеющий два (1 $\rightarrow$ 6)- $\beta$ ответвления на каждые пять Glc	Разветвленная тройная спираль	300–800	Пребиотические, иммуномодулирующие, противоопухолевые, антимикробные, противовоспалительные, противоаллергические	[63]
Плеуран ( $\beta$ -глюкан)	<i>Pleurotus ostreatus</i> (вешенка)	Четыре Glc, соединенные (1 $\rightarrow$ 3)- $\beta$ гликозидными связями, причем каждая единица Glc имеет боковую цепь, присоединенную (1 $\rightarrow$ 6)- $\beta$ гликозидными связями	Разветвленная, спиральная или закрученная	600–700	Пребиотические, иммуномодулирующие, противовоспалительные, антимикробные/противовирусные, противоаллергические, укрепляющие иммунную систему	[57]
Шизофиллан (сизофиран; $\beta$ -глюкан)	<i>Schizophyllum commune</i> (щелелистник обыкновенный)	Три молекулы Glc, связанные (1 $\rightarrow$ 3)- $\beta$ гликозидными связями, имеющие одну боковую цепь Glc, связанную с основной цепью (1 $\rightarrow$ 6)- $\beta$ гликозидными связями	Разветвленная тройная спираль	100–200	Пребиотические, иммуномодулирующие, противовоспалительные, антимикробные/противовирусные, противоопухолевые	[64]
Псевдонигеран ( $\alpha$ -глюкан)	<i>Agrocybe cylindracea</i> <i>Cryptococcus spp.</i> <i>Ganoderma spp.</i> <i>Lentinus edodes</i> <i>Pleurotus spp.</i>	Основные единицы (1 $\rightarrow$ 3)- $\alpha$ -D	Линейная	9–560	Пребиотические	[65]
Амилоза ( $\alpha$ -глюкан)	<i>Agaricus blazei</i> , <i>Pleurotus ostreatus</i>	Основные единицы (1 $\rightarrow$ 4)- $\alpha$ -D	Линейная	10–400	Источник энергии	[65]
Пуллулан ( $\alpha$ -глюкан)	<i>Tremella mesenterica</i>	Базовые единицы (1 $\rightarrow$ 4)- $\alpha$ -D, чередующиеся с (1 $\rightarrow$ 6)- $\alpha$ -D	Линейная	100–5000	Доставка лекарств, регенеративные	[65]
Гликоген ( $\alpha$ -глюкан)	<i>Agaricus bisporus</i> <i>Cordyceps sinensis</i> <i>Flammulina velutipes</i>	Линейная цепь с (1 $\rightarrow$ 4)- $\alpha$ -D и разветвлениями с (1 $\rightarrow$ 6)- $\alpha$ -D	Разветвленная спиральная	200–400	Антиоксидантные, иммуномодулирующие, противовирусные	[65]
Хитин ( $\beta$ -глюкан)	<i>Several species</i>	(1 $\rightarrow$ 4)- $\beta$ связанный N-ацетилглюкозамин (комплекс белок-глюкан-хитин)	Линейная	10–1000	Пребиотические, антимикробные, регенеративные	[57]

Примечание: ММ – молекулярная масса; Glc – глюкоза.

Водорастворимые экзополисахариды –  $\beta$ -глюканы, продуцируемые грибами, имеют разветвленную структуру, в которой мономеры глюкозы связаны  $\beta$ -(1 $\rightarrow$ 3) и  $\beta$ -(1 $\rightarrow$ 6) гликозидными связями [66]. Химическая структура  $\beta$ -глюканов различается в зависимости от источника, из которого они были получены (рис. 2).

Синтез  $\beta$ -глюканов из клеточной стенки грибов является сложным процессом из-за присутствия различных классов  $\beta$ -глюканов. Условия экстракции, используемые при выделении  $\beta$ -глюканов, и их структура в значительной степени определяют растворимые и нерастворимые в воде формы. Водорастворимая форма показала более эффективную иммуномодулирующую активность при исследовании на животных и людях [67].

Клеточная стенка различных видов грибов обычно содержит два типа биополимеров,  $\beta$ -глюкан и хитин. В этих молекулах каждая отдельная цепь связана водородными связями, между обоими биополимерами образуются ковалентные связи. Эти связи приводят к образованию более прочной клеточной стенки – волокна хитина связываются друг с другом, образуя внутри сеть из глюкановой матрицы. Сегодня наиболее важными источниками  $\beta$ -глюканов считаются представители следующих видов грибов: из *Lentinula edodes*

получают лентинан, из *Pleurotus osteratus* – плевран, из *Grifola frondosa* – грифолан, из *Ganoderma lucidum* – ганодеран, из *Schizophyllum commune* – шизофиллан, из *Coriolus versicolor* – крестин.

Лентинан – это высокомолекулярный гомополисахарид, состоящий из пяти линейно связанных остатков 1-3- $\beta$ -глюкозы и двух ветвей 1-6- $\beta$ -глюкопиранозидов [68], слабо растворимый в горячей воде и нерастворимый в холодной воде, с молекулярной массой от 300 до 1000 кДа [69, 70] (рис. 3).

Лентинан получен из съедобного гриба *Lentinus edodes*. Установлено, что этот полисахарид активен против нескольких различных сингенных и аллогенных опухолей посредством активации иммунной системы человека. Лентинан, являясь «противоопухолевым» углеводом, также действует как потенциальный иммуномодулятор, который стимулирует функцию и генерацию многих эффекторных клеток [71]. Исследования *in vivo* описали лентинан как адъювант, ориентированный на Т-клетки, улучшающий клеточную активность естественных клеток-киллеров и функции многих моноцитов/макрофагов [72]. Химическая структура и физико-химические свойства лентинана определены с использованием различных инструментальных методов, таких как LLS (лазерного рассеяния света), вискозиметрия, эксклюзионная хроматография в сочетании с LLS и  $^{13}\text{C}$  ЯМР. Результаты исследований показали, что полисахарид лентинан имеет тройные спиральные цепи, когда присутствует в водном растворе [73].

Лентинан может быть преобразован из тройной спиральной структуры в одиночную случайную спираль в присутствии водного раствора NaOH, раствора смеси вода/диметилсульфоксид (ДМСО), а также при температуре 140 °С.

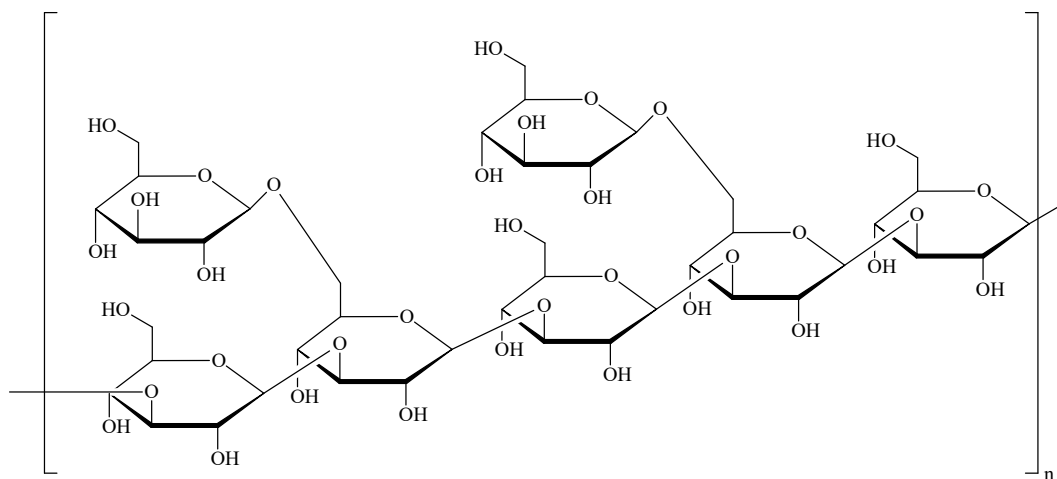


Рис. 2. Химическая структура  $\beta$ -глюканов

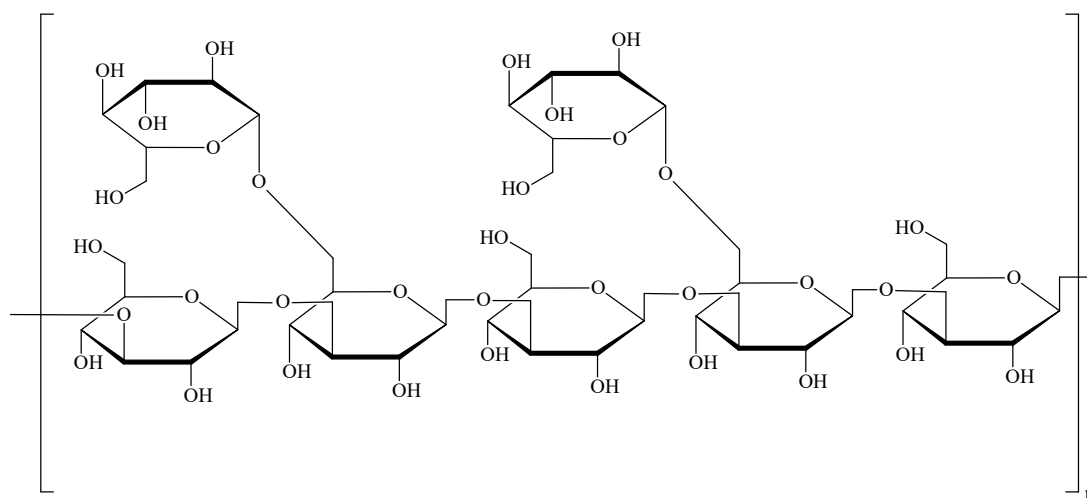


Рис. 3. Химическая структура лентинана



Тройная спиральная структура лентинана способствует выраженной противоопухолевой активности, и в случае любого повреждения или разрыва тройной спиральной структуры его активность значительно снижается, а в некоторых случаях исчезает. Интересно отметить, что противоопухолевая активность лентинана зависит от его тройной спиральной структуры, комбинированных белков и молекулярной массы [74].

Лентинан в настоящее время используется в Китае и Японии для лечения различных видов рака, вводимого перорально или внутривенно в дозе 1–2 мг. Его часто комбинируют с другими фармацевтическими препаратами при лечении рака кишечника, печени, желудка, яичников и легких. Наиболее изученным было действие лентинана при лечении рака желудка [75], за которым следуют саркома, рак толстой кишки и рак легких. Результаты, полученные в исследовании [76], показали, что добавление лентинана к химиотерапевтическому лечению привело к значительному увеличению выживаемости пациентов по сравнению с теми, кто лечился только химиотерапией. В Японии во время химиотерапии рака на обширных опухолях пациенты, которым вводили лентинан, показали значительно более высокий уровень ответа (14,9%), чем пациенты без лечения лентинаном. Более того, лентинан в сочетании с другими химиотерапевтическими препаратами уменьшил побочные эффекты химиотерапии, включая тошноту, дискомфорт, выпадение волос и ослабленный иммунитет. Сообщалось о других клинических исследованиях с положительными результатами, включающих 359 пациентов с раком желудка, которые получали лентинан в дополнение к химиотерапии [77]. Таким образом, химиотерапия в сочетании с лентинаном показала многообещающие результаты в лечении рака.

Что касается иммуномодулирующих свойств лентинана, они включают активацию дендритных клеток (DC) путем связывания Dectin-1, активацию макрофагов, увеличение цитотоксических Т-лимфоцитов и активности естественных киллеров (NK), а также усиление ответа Th1 по сравнению с Th2. Лентинан-функционализация наночастиц оксида графена (GO) показала долгосрочные устойчивые иммунные эффекты, потенцируя поглощение антигена макрофагами *in vitro* и снижая скорость высвобождения антигена (овальбумина), что приводит к более высоким уровням IgG. В заключение, GO-лентинан может быть носителем, обеспечивающим долгосрочный ответ иммунной памяти [78].

*Шизофиллан* – неионный и водорастворимый внеклеточный полисахарид с молекулярной массой от 100 до 200 кДа [63], состоящий из трех молекул глюкозы, связанных  $\beta$ -1-3-гликозидными связями, с одной боковой цепью глюкозы, связанной с основной цепью  $\beta$ -1-6-гликозидной связью (рис. 4) [79].

Шизофиллан – экзополисахарид, который в основном находится на поверхности гиф, склероций аскомицетов и базидиомицетов. В основном шизофиллан выделяют из базидиомицета *Schizophyllum commune*. При растворении в воде образует тройную спираль и одинарную цепь в щелочной среде или ДМСО. Структура этого полисахарида похожа на другой  $\beta$ -глюкан, называемый склероглюканом, который в основном вырабатывается грибом *Sclerotium rolsii* [80]. Для биосинтеза шизофиллана важно оптимизировать параметры процесса ферментации и очистки продукта. Исследовано около 11 штаммов *Schizophyllum commune*, которые могут продуцировать шизофиллан – ATCC-20165, 26262, 26890, 28095, 44200, 38548; CBS-199.27, 249.69, 266.60, 579.83, 109645 [81].

Обширные исследования шизофиллана, проведенные за последние четыре десятилетия, привели к его широкому использованию в фармацевтике. Установлены противоопухолевые, антибактериальные, противопаразитарные, антиоксидантные, гипогликемические, гепатопротекторные и противовоспалительные свойства [82].

В Японии препараты на основе шизофиллана одобрены для клинического использования при лечении опухолей головы и шеи в сочетании с химиотерапией [83]. Положительные результаты показало рандомизированное клиническое испытание с участием 312 пациентов после операции включающее химиотерапию (фторурацил), радиотерапию и шизофиллан в различных комбинациях. Показано, что шизофиллан, смешанный с тамоксифеном, оказывает значительное влияние на снижение возникновения опухолей молочной железы и обладает способностью инициировать апоптоз при карциномах печени [84].

Лечение шизофилланом подавляет рост клеток глиомы CNS-1 крыс посредством клеточного цикла, опосредованного p53, и подавления апоптоза [85]. Кроме того, был показан низкий процент клеток в фазе S, но также повышенный процент клеток в фазе G0/G1. Доказано, что шизофиллан усиливает противовоспалительную реакцию в макрофагах мышей и может активировать рецептор дектина-1, что приводит к увеличению секреции провоспалительных цитокинов, а также сильно стимулирует выработку IL-10, ключевого противовоспалительного цитокина, который играет ключевую роль в контроле воспаления [64].

Установлено также, что шизофиллан обладает высокой иммуномодулирующей активностью [81]. В исследовании [86] обработанные ультразвуком имплантаты шизофиллана с клетками RAW264.7 встраивались в трехмерный полиэтиленгликолевый гидрогель. По сравнению с 2D-культивированными клетками, 3D-культивированные клетки были менее восприимчивы к шизофиллану, обработанному ультразвуком. В обоих условиях происходило очевидное увеличение маркеров фенотипа макрофагов M1 обработанным ультразвуком шизофилланом, но, с другой стороны, обработанный ультразвуком шизофиллан способствовал производству фенотипических маркеров макрофагов M2 в 3D-условиях, что указывает на индукцию иммунорегуляции макрофагов в реальной ткани.

Шизофиллан также показал свою эффективность в качестве агента доставки лекарств. Он улучшает фосфорилирование тирозина путем дезактивации CDK1 и последующего увеличения доли клеток в фазе G2/M, а также снижения количества клеток в фазе G1 [87].

Модифицированный шизофиллан образует стабильные комплексы с антисмысловыми олигонуклеотидами и низкой цитотоксичностью в различных линиях клеток меланомы и лейкемии [88].

*Грифолан (глюкан майтаке)* –  $\beta$ -глюкан, который получают из мицелия или плодовых тел грибов *Grifola frondosa* [89]. Активный компонент в грифолане представляет собой разветвленный полимер молекул глюкозы, связанных (1→3), (1→6)  $\beta$ -глюканом (рис. 5), который аналогичен шизофиллану [90].

Молекулярная масса грифолана варьируется в пределах 450–500 кДа, и на этапе очистки с помощью NaOH и мочевины имеет структуру тройной спирали. Структурные особенности грифолана приводят к различным физико-химическим свойствам. Грифолан также может иметь структуру случайной спирали, похожую на ламинарин [91].

Существует два метода извлечения грифолана из мицелия – экстракция горячей водой/этанолом и холоднощелочная экстракция [92]. Полученный данными методами грифолан используется при лечении гипертензии, гиперлипидемии, ВИЧ и вирусного гепатита, как гелеобразующий агент в пищевой промышленности [93].

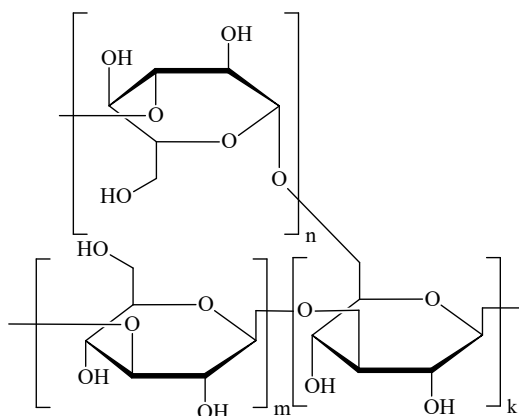


Рис. 4. Химическая структура шизофиллана

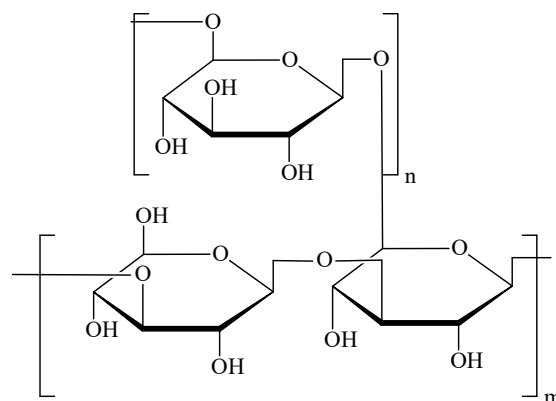


Рис. 5. Химическая структура грифолана

Из *Grifola frondosa* выделено более 37 биологически активных полисахаридных фракций в зависимости от методов экстракции и очистки [94]. D-фракция, содержащая так называемый GFP-полисахарид (грифолан), является наиболее активной и состоит из  $\beta$ -глюканов в чистом виде или связанных с белком (протеогликанов). Глубинная ферментация является предпочтительным методом получения полисахарида грифолана, поскольку обеспечивает высокую производительность мицелия и эффективный контроль качества продукта за непродолжительное время [95].

Фармакологическая активность глюканов *G. frondosa* изучается уже более 30 лет. Доказано три механизма действия грифолана, проявляющего противоопухолевую активность: защита здоровых клеток, предотвращение метастазирования и ингибирование роста опухолей. Воздействие на опухоли может происходить непосредственно или через иммуномодулирующие механизмы. По активности грифолан превосходит лентинан не за счет прямого ингибирования, а за счет более высоких иммуностимулирующих эффектов, усиливающих врожденный и особенно приобретенный иммунитет путем индукции продукции цитокинов и хемокинов [96].

Противоопухолевое действие грифолана продемонстрировано *in vivo* с использованием мышинных моделей (карцинома молочной железы и аденокарцинома толстой кишки) путем внутрибрюшинного и перорального введения. В результате проведенных исследований установлено ингибирование опухоли опухолеспецифическими агентами, а также системная стимуляция иммунитета. Стоит отметить, что водорастворимый грифолан является единственным грибным  $\beta$ -глюканом, который можно эффективно вводить перорально [97].

Другое исследование *in vivo* на мышах с имплантированными клетками карциномы молочной железы показало повышенную противоопухолевую активность и сниженный иммуносупрессивный эффект лечения митомицином [98]. Сульфатное производное водонерастворимого грифолана происхождения ингибировало *in vivo* и *in vitro* (у мышей) рост опухолей асцитной клеточной линии, ускоряло противоопухолевый эффект и снижало иммунный ущерб при сочетании с циклофосфамидом [99].

Различные исследования показали, что полисахарид грифолан индуцирует апоптоз в клетках молочной железы человека, рака желудка и рака простаты. Установлены и другие свойства для здоровья человека (защита печени и почек, антидиабетические, антилипидемические, антигипертензивные и антирадиационные), а также противовирусные [93, 100].

Существуют и другие грибные полисахариды, которые нашли коммерческое применение. Плодовые тела съедобного и лекарственного гриба *Agaricus blazei* содержат следующие биологически активные полисахариды: кислый  $\beta$ -(1,6);  $\beta$ -(1,3) глюкан, кислый  $\beta$ -(1,6);  $\alpha$ -(1,3) глюкан и кислый  $\beta$ -(1,6);  $\alpha$ -(1,4) глюкан. Вышеуказанные глюканы отличаются от большинства грибных глюканов тем, что они имеют основную цепь, состоящую из  $\beta$ -(1,6) гликопиранозы, а не более типичную  $\beta$ -(1,3) связанную основную цепь [101]. Плодовые тела грибов *A. blazei* также содержат водорастворимый протеоглюкан с  $\alpha$ -(1,4) глюкановой основной цепью и  $\beta$ -(1,6) гликопиранозидными ветвями в соотношении 4:1. Этот протеоглюкан имеет молекулярную массу около 380000 Да. Наряду с двумя иммуностимулирующими гетероглюканами, состоящими из глюкозы и рибозы, и ксилоглюканом, а также глюкозой, галактозой и маннозой. Кроме того, *A. blazei* продуцирует внеклеточный протеоглюкан, состоящий из групп глюкозы, галактозы, маннозы и рибозы, обладающий высокой молекулярной массой в диапазоне от 10000 до 100000 Да. Протеоглюканы, полученные из *A. blazei*, обладают высокой противоопухолевой активностью [102].

Плодовые тела *Pleurotus ostreatus* продуцируют биологически активные  $\beta$ -глюканы – плевран и нерастворимый  $\beta$ -(1,3/1,6)-D-глюкан, которые являются перспективными для создания пребиотиков [3, 27, 28].

Виды грибов рода *Tremella* (*T. auriantica*, *T. cinnabarina*, *T. fuciformis* и *T. mesenterica*) представляют собой желеобразные лекарственные грибы с необычно высоким содержанием полисахаридов (60–70% в плодовых телах, в отличие от других грибов с 10–30%). Кислотный полисахарид тремеллы представляет собой глюкуроноксилманнан, состоящий из линейной основной цепи  $\alpha$ -1,3-связанной D-рамнозы, к которой присоединены боковые цепи ксилозы и глюкуроновой кислоты [103].

Плодовые тела и мицелий съедобного и лекарственного гриба *Coriolus versicolor* (также известный как *Trametes versicolor*) продуцируют протеоглюкан крестин, который успешно продается как иммуностимулирующий препарат в Азии [62].

Плодовые тела и мицелий *G. lucidum* продуцируют биологически активный ганодеран, типичный  $\beta$ -(1,3)-глюкан, который показывает разветвление в положении C-6 с  $\beta$ -(1,6)-глюкозными единицами и демонстрирует широкий диапазон молекулярной массы и степени разветвления, особенно при выделении из водорастворимой фракции плодового тела, в отличие от глюкана, выделенного из фильтратов жидкого культивируемого мицелия. Молекулярная масса ганодерана варьируется от 1.2 до  $4.4 \times 10^6$  Да. Следует отметить, что плодовые тела *G. lucidum* также продуцируют множество других протеоглюканов и гетероглюканов с высокой иммуностимулирующей активностью [59].

Несмотря на то, что  $\beta$ -глюканы являются наиболее известными биологически активными полисахаридами, применяемыми в медицине, другие макромолекулы из этой группы также обладают важными терапевтическими свойствами. Помимо  $\beta$ -глюканов клеточная стенка грибов содержит хитин [52, 57, 104], который обычно ковалентно связан с  $\beta$ -глюканом. Хитин состоит из полимера *N*-ацетилглюкозамина со связями (1 $\rightarrow$ 4)- $\beta$ -(1 $\rightarrow$ 4)-2-ацетидамо-2-дезоксид- $\beta$ -D-глюкан, компонента сложной биополимерной сети (белок-глюкан-хитин). Хитин может быть преобразован в хитозан посредством реакции дезацетилирования [105].

Помимо  $\beta$ -глюканов и хитина в биомассе грибов присутствуют структурно линейные и разветвленные  $\alpha$ -глюканы. В частности, линейные  $\alpha$ -глюканы включают (1 $\rightarrow$ 3)- $\alpha$ -D (псевдоригеран), (1 $\rightarrow$ 4)- $\alpha$ -D (амилоза), (1 $\rightarrow$ 6)- $\alpha$ -D связи или смешанные глюканы. Установлено, что псевдоригеран является наиболее

распространенным в клеточной стенке грибов. Что касается смешанных связей, то объединенные (1→3)- $\alpha$ -D и (1→4)- $\alpha$ -D обозначаются как нигеран, а (1→4)- $\alpha$ -D и (1→6)- $\alpha$ -D связи как пуллунан. Гликоген является наиболее типичным разветвленным  $\alpha$ -глюканом, состоящий из линейной цепи (1→4)- $\alpha$ -D с ответвлениями (1→6)- $\alpha$ -D [65, 106]. На сегодняшний день имеются ограниченные научные данные об  $\alpha$ -глюканах, что делает дальнейшие исследования актуальными.

### 3. Взаимосвязь химической структуры и биологических свойств

Полисахариды различаются по химической структуре, типу связей, а также по природе и количеству боковых цепей [29, 58]. В зависимости от своих структурных характеристик полисахариды проявляют различные биологические свойства. Эта зависимость в основном связана с молекулярной массой, химическим составом, гликозидной связью, степенью разветвления, трехмерной конформацией (одинарная, двойная или тройная спираль), конфигурацией разветвления, поверхностными ионными свойствами и растворимостью [58, 107].

**Молекулярная масса.** Молекулярная масса является наиболее описанной и установленной химической характеристикой, которая в значительной степени влияет на биологическую активность, что подтверждается исследованиями, доказывающими биосовместимость полисахаридов с более высокой молекулярной массой с рецепторами иммунных клеток [107, 108]. Однако полисахариды с низкой молекулярной массой связаны с более высокой антиоксидантной активностью. Это можно объяснить их усиленными эффектами внутримолекулярного водородного связывания O–H и наличием электронодонорных заместителей. Для получения полисахаридов с необходимой молекулярной массой используют ферментативный (целлюлаза), кислотный или щелочной гидролиз с применением микроволнового и ультразвукового излучения [107]. Установлено, что полисахариды с более высокой молекулярной массой ( $39.1 \times 10^8$  Да), выделенные из *Hericium erinaceus* и *Helvella leucopus*, обладают низкой растворимостью и высокими пребиотическими свойствами. Установление корреляции между молекулярной массой и биологической активностью полисахаридов высших грибов представляется сложной из-за различий в литературных данных [109].

**Химические модификации и ассоциации с другими молекулами.** Некоторые химические модификации  $\beta$ -глюканов, в частности, метилирование, гидроксиметилирование, гидроксипропилирование, сульфатирование и карбоксиметилирование, также связаны с появлением более высокой биологической активности [58, 110]. Модификация полисахаридов из *Poria cocos* повышает их растворимость в воде и биологическую активность по сравнению с нативной формой [111]. Ацетилирование полисахарида, извлеченного из *Inonotus obliquus*, привело к повышению антиоксидантной активности, в то время как ацетилирование полисахарида из *Hypsizygus ulmarius* в значительной степени увеличило значения противоопухолевой, антиоксидантной и антикоагулянтной активности [112]. Модификация полисахаридов из *P. ostreatus* реакцией сульфатирования привела к повышению антикоагулянтной активности [113].

Показано, что при химической модификации полисахаридов введение функциональных групп, в частности, карбоксиметильных и фосфорильных, повышает их биологическую активность. Помимо этого, химическая модификация может изменить пространственную конформацию и растворимость в воде природных полисахаридов. Например, обработка диметилсульфоксидом или гидроксидом натрия лентинана приводит к разрушению его тройной спирали в одноцепочечное состояние. При этом, добавление наночастиц селена привело к восстановлению лентинана в состояние тройной спирали, окруженной наночастицами селена. Эти наночастицы показали высокую противоопухолевую активность в условиях *in vitro* по сравнению с лентинаном, немодифицированным селеном [29].

Следовательно, химические модификации  $\beta$ -глюканов, как правило, признаются эффективными для увеличения биологической активности. Помимо этого, сшивка полисахаридов с другими макромолекулами также может быть эффективным методом модификации. Например, создание комплексов полисахарида с гликопротеинами, протеогликанами, сульфатами полисахаридов или селенидами обычно приводит к значительному повышению биологической активности [29].

**Состав моносахаридов.** Корреляция между составом моносахаридов и биологической активностью полисахаридов из высших грибов не является прямой. Тем не менее некоторые исследования предполагают, что более высокая сложность моносахаридов может положительно влиять на биологическую активность, в частности, пребиотическую [114]. На сегодняшний день корреляция между конкретными моносахаридами и биологической активностью не установлена.

Установлено, что гетерополисахариды и большое разнообразие моносахаридов, могут обладать противоопухолевыми свойствами. Выявлено, что высокой иммуномодулирующей активностью обладают гетерогликаны. В полисахаридах, полученных из биомассы высших грибов *Fomes fomentarius*, *Fuscoporia torulosa*, *Ganoderma adspersum*, *Ganoderma applanatum*, *G. lucidum*, *Phellinus igniarius*, *P. ostreatus* и *Porodadalea pini*, помимо состава моносахаридов, структурных характеристик установлено наличие  $\alpha$ - и  $\beta$ -связей в основной цепи. В исследовании [115] более высокое содержание галактозы (Gal) связано с более сильным поглощением радикалов 1,1-дифенил-2-пикрилгидразила (DPPH), способностью восстанавливать ионы железа (FRAP) и активностью хелатирования металлов [116].

Несмотря на большое разнообразие моносахаридов в структуре полисахаридов, сложно установить связь между биологическими свойствами и их составом. Вероятно, это является результатом большого разнообразия состава моносахаридов и вариаций молекулярных соотношений. Кроме того, в большинстве исследований грибы содержат смесь полисахаридов, что затрудняет определение состава моносахаридов каждого полисахарида по отдельности.

**Модели ветвления и конформация.** Некоторые авторы сравнивали линейные и разветвленные структуры грибных  $\beta$ -глюканов и пытались соотнести их с биологической активностью. Установлено, что  $\beta$ -глюканы с линейными  $(1\rightarrow3)$ - $\beta$  и  $(1\rightarrow6)$ - $\beta$  [117], а также нелинейными структурами с  $(1\rightarrow3)$ - $\beta$  и  $(1\rightarrow6)$ - $\beta$  остовами разветвлены в О-6 и О-3, соответственно, могут иметь сильный иммуномодулирующий потенциал [56]. Эта корреляция была установлена в нерастворимом в воде изолированном  $\beta$ -глюкане с тройной спиральной структурой. Данный полисахарид содержит остов  $(1\rightarrow3)$ - $\beta$ -D-глюкопиранозила, с одним звеном разветвления  $\beta$ -D-глюкопиранозила, замещенным в О-6 в каждом трехзвенном звене остова [118]. Выделены и исследованы два полисахарида из *Trametes versicolor*, у которых высокая молекулярная масса (29.8 и 50.9 кДа) с небольшим количеством ответвлений привели к увеличению иммуномодулирующих свойств. Структура этих полисахаридов соответствовала основной цепи  $(1\rightarrow4)$ - $\beta$ -( $1\rightarrow3$ )- $\beta$ -D-глюкопиранозильной группы с ответвлениями, связанными с О-6 [119].

Установлено, что  $\beta$ -глюканы с более высокой степенью разветвления могут проявлять противоопухолевую активность [120]. Другие исследования также связывают высокую противоопухолевую активность с разветвленной структурой – связи  $(1\rightarrow3)$ - $\beta$  в основной цепи  $\beta$ -глюканов и дополнительное ответвление  $(1\rightarrow6)$ - $\beta$  [121, 122]. Как правило, связь  $(1\rightarrow6)$  увеличивает растворимость из-за подходящей энтропии раствора, в то время как глюканы с высокой молекулярной массой и линейными цепями могут быть нерастворимыми и обладать микрофибриллярной природой. Повышенная гидрофобность, по-видимому, приводит к более высокой растворимости глюкана [65]. Разветвленная структура может улучшить биологические свойства грибных  $\beta$ -глюканов. Однако точная связь между разветвлением и функциональностью еще до конца не изучена. Поэтому для более полного понимания этого механизма необходимы дополнительные исследования.

В нескольких работах подчеркивается значительное влияние тройной спиральной конформации на биологическую активность полисахаридов (например, противоопухолевая, иммуномодулирующая) [56, 110, 120]. Однако на сегодняшний день недостаточно научных данных для понимания влияния изменения конформации цепи на биологические свойства [123].

#### 4. Пребиотический потенциал полисахаридов высших грибов

Широкий спектр применения полисахаридов обусловлен их биоразлагаемостью, нетоксичностью, биосовместимостью, высокой доступностью и многочисленными биологическими свойствами [56]. В настоящее время использование полисахаридов из высших грибов в пищевой промышленности в качестве источника пребиотических продуктов является перспективным направлением исследований.

Кишечный барьер можно разделить на механический, химический, иммунологический и биологический. Биологический барьер соответствует бактериям, населяющим кишечник [124]. В кишечнике человека обитает сложное и динамичное микробное сообщество, в основном состоящее из бактерий (большинство облигатных анаэробов), грибов и вирусов. Типы бактерий *Firmicutes*, *Bacteroidetes*, *Actinobacteria* и *Proteobacteria* являются наиболее встречающимися, играющими решающую роль в гомеостазе кишечника [125, 126]. На их состав влияют многочисленные параметры (например, образ жизни, генетика и возраст), но диета является одним из наиболее важных факторов [51]. Микробиота кишечника участвует в ферментации неперевариваемых полисахаридов и последующем производстве короткоцепочечных жирных кислот и

других важных метаболитов. Они также участвуют в метаболизме некоторых важных соединений (например, желчных кислот и стероидов), а также в синтезе некоторых витаминов (например, витамина К и компонентов витамина В) [125].

В 1995 году пребиотики были определены как ингредиенты, не перевариваемые желудком и верхним отделом желудочно-кишечного тракта, избирательно ферментируемые пробиотическими бактериями, присутствующими в толстой кишке (например, лактобациллами и бифидобактериями) [29, 127]. Наиболее распространенными неперевариваемыми полисахаридами, присутствующими в грибах, являются  $\alpha$ -глюкан,  $\beta$ -глюкан, хитин, гемицеллюлоза, галактаны, маннаны, ксиланы и комплексы пептидов/белков-полисахаридов [52, 63]. Их  $\beta$ -гликозидные связи не перевариваются ферментами желудочно-кишечного тракта человека [54, 57], как правило, устойчивы к кислотности желудка, гидролизу пищеварительными ферментами и абсорбции в желудочно-кишечном тракте. В зависимости от структурного состава полисахаридов грибов и возможных взаимодействий с другими соединениями они могут достигать толстой кишки без какого-либо переваривания в желудке и верхнем отделе кишечника [29].

Однако в толстой кишке микробиота может метаболизировать полисахариды [51]. Благодаря результирующему пребиотическому эффекту грибные полисахариды могут увеличивать пролиферацию пробиотических бактерий, усиливая положительные изменения в динамике желудочно-кишечного тракта [29]. В то же время, регулируя динамику кишечной микробиоты, снижается уровень бактериальных эндотоксинов [125]. Лентинан и полисахариды, извлеченные из *Morchella spp.*, *I. obliquus* и *F. velutipes*, оказывают положительное влияние на *Bacteroidetes*, тогда как на *Firmicutes* – отрицательное [114]. Кроме того, они связаны с увеличением кишечных бактерий *Lactobacillus* и *Enterococcus*. Около 50 грибных полисахаридов (вода и экстракты с содержанием полисахаридов от 6 до 11%) способствовали росту бактерий *Lactobacillus acidophilus* и *Lactocaseibacillus rhamnosus* [128].

Несколько исследований подтвердили пребиотический потенциал грибов и полисахаридных фракций *Pleurotus spp.* Аналогичным образом грибной хитин [60] и  $\alpha$ -глюканы [65] также обладают пребиотическим потенциалом. В таблице электронного приложения к статье описаны некоторые недавние примеры таких исследований. Эти исследования можно разделить на ферментацию *in vitro* с отдельными штаммами [129], исследования на животных [130, 131] и клинические испытания. Некоторые исследования также включают моделирование желудочно-кишечного тракта, но, как правило, не описывается существенного воздействия на полисахаридную фракцию. В целом, протестированные фракции полисахаридов грибов способствовали росту пробиотических штаммов или демонстрировали способность модулировать кишечную микробиоту человека и стимулировать выработку короткоцепочечных жирных кислот.

*In vitro* – наиболее используемый метод оценки пребиотического потенциала, являясь широко используемым подходом к пониманию потенциала пищевых волокон в модулировании микробиоты. Этот подход позволяет оценить скорость ферментации, продуцирование короткоцепочечных жирных кислот и воздействие на различные группы бактерий, присутствующих в микробиоте кишечника человека [132].

Прогресс в исследовательских проектах микробиома привел к расширению концепции «пребиотиков». Это позволило распознать другие молекулы, которые положительно влияют на микробную колонизацию. В настоящее время пребиотики классифицируются как «субстрат, который избирательно используется микроорганизмами-хозяевами, принося пользу для здоровья» [127]. В этом контексте пребиотический потенциал может быть распространен на другие макромолекулы грибов, такие как пептиды, фенолы, полиненасыщенные жирные кислоты и линолевая кислота [133]. Пробиотики, пребиотики или синбиотики могут балансировать экосистему микробиоты кишечника, способствуя микробной пролиферации и выработке стимулирующих здоровье метаболитов [51].

Помимо прямого воздействия на кишечный биологический барьер модуляция кишечной микробиоты приводит к нескольким другим опосредованным эффектам. Кишечная микробиота взаимодействует с хозяином через иммунные, нейроэндокринные и нейрональные пути. Таким образом, дисбактериоз кишечного микробиома напрямую связан с развитием нескольких клинических состояний. Дисбактериоз может влиять на иммунитет, воспаление, метаболизм глюкозы и липидов, неврологическую функцию и другие физиологические процессы. Из-за корреляции между кишечной микробиотой и здоровьем хозяина изучение терапевтического потенциала пребиотиков, полученных из грибов, является недавней тенденцией исследований [125].

Многочисленные исследования показали потенциал потребления грибов в модуляции кишечной микробиоты и последующее воздействие на гомеостаз организма и специфические расстройства. Животные

модели с индуцированными целевыми заболеваниями наиболее часто используются в исследованиях, оценивающих кишечную микробиоту.

Полисахариды высших грибов, обладающие доказанной пребиотической активностью, представляют значительный интерес как компонент функциональных пищевых систем для населения, сталкивающегося с экстремальными факторами окружающей среды, например, в условиях Арктической зоны РФ. Суровый климат Арктики, изолированность, ограниченный доступ к свежим продуктам и повышенные физиологические нагрузки требуют создания устойчивых технологий получения биологически активных компонентов таких пищевых систем.

Основные полисахариды высших грибов –  $\beta$ -глюканы (лентинан, шизофиллан, хитин, ганодеран, крестин, плеуран, псевдонигеран) – обладают уникальными свойствами: они способны стимулировать рост пробиотических бактерий (пребиотический потенциал) и синтез ими короткоцепочечных жирных кислот (SCFAs) в процессе ферментации пищевых волокон в ЖКТ и, тем самым, модулировать кишечную микробиоту и укреплять эпителиальный барьер кишечника, что критически важно для поддержания иммунитета и метаболического здоровья в условиях холодового стресса и дефицита ряда нутриентов. Полисахариды, способные сохранять активность в толстом кишечнике, усиливать рост пробиотической микрофлоры и подавлять развитие патогенных микроорганизмов, особенно востребованы для населения северных регионов, где дефицит пищевых волокон часто приводит к дисбалансу микробиоты кишечника и развитию сопутствующих заболеваний. Все это позволяет рассмотреть полисахариды высших грибов как компоненты функциональных продуктов для регионов, где необходима усиленная нутритивная поддержка.

Использование для получения биологически активных компонентов пищевых систем хорошо изученных видов базидиомицетов, таких как вешенка (*Pleurotus ostreatus*), эннки или зимний опенок (*Flammulina velutipes*), адаптированных к относительно низким температурам (от 0 до +18 °С – вешенка, от +8 до +10 °С – эннки), может стать основой для устойчивых отечественных технологий, ориентированных не только на северные регионы страны. Биотехнология выращивания таких грибов на локальных субстратах снижает зависимость от внешних поставок и обеспечивает производство доступной пищевой продукции. Кроме того, современные методы экстракции, такие как ультразвуковая или ферментативная обработка, позволяют получать из высших грибов высокоочищенные полисахариды с сохранением их биологической активности, что актуально для обогащения рационов населения Арктики.

Интеграция биологически активных полисахаридов высших грибов в пищевые системы (например, в состав кисломолочных продуктов, напитков брожения, хлебобулочных изделий на закваске и др.) не только повысит их нутритивную ценность, но и обеспечит профилактику типичных для населения Арктики заболеваний, связанных с воздействием экстремальных факторов окружающей среды, особенностями метаболизма и спецификой рациона. Это соответствует стратегическим приоритетам Российской Федерации, направленным на укрепление продовольственной безопасности и улучшение качества жизни населения.

Дальнейшие исследования в этой области должны быть ориентированы на разработку технологии культивирования высших грибов в условиях арктических территорий, оптимизацию извлечения целевых полисахаридов и оценку их синергетических эффектов в комбинации с другими компонентами пищевых систем. Так, перспективным направлением может стать создание синбиотических систем, основанных на использовании региональных штаммов пробиотиков и пребиотического потенциала грибных полисахаридов. Такой подход не только отвечает требованиям продовольственной безопасности, но и способствует сохранению традиционных знаний об использовании местных биоресурсов, что важно для устойчивого развития региональных арктических сообществ.

## Заключение

Полисахариды из высших грибов являются биополимерами с различными химическими и физическими характеристиками, которые делают их жизнеспособным вариантом для использования в широком спектре отраслей промышленности. По сравнению с синтетическими полимерами полисахариды из грибов имеют множество преимуществ, включая доступность, стабильность, гидрофильность, безопасность, биосовместимость и биоразлагаемость. Полисахариды из съедобных и лекарственных грибов являются исключительными целевыми молекулами для текущего и будущего использования в лекарственных препаратах и функциональных продуктах питания.

Полисахариды являются важными компонентами клеточной стенки грибов и состоят из цепей моносахаридных звеньев (в основном глюкозы), где типичные гликозидные связи образуют линейную или разветвленную структуру. Особая конфигурация полисахаридов и целостность химической структуры оказывают значительное влияние на биологическую активность этих молекул.

Известно, что одни и те же грибы, произрастающие в разных регионах, отличаются по многим характеристикам, в том числе качеству и количеству полисахаридов. В какой-то мере решением этой проблемы является использование биотехнологических методов культивирования грибов, что позволит стандартизовать исходный продукт. Однако существует разница между биологическими эффектами, вызываемыми полисахаридами из мицелия, плодовых тел грибов и культуральной жидкости. Кроме того, анализ приведенной литературы показывает, что не всегда целесообразно использовать высокоочищенные грибные полисахариды, так как именно в «грубых» экстрактах присутствуют различные компоненты (фенолы, тритерпены, стеролы, стерины, витамины и др.), значительно расширяющие лечебный и пищевой потенциал этих веществ. По-видимому, на пищевом и фармацевтическом рынке должны быть представлены как высокоочищенные и стандартизованные препараты из грибов с направленным действием, так и экстракты с широким спектром биологических эффектов.

$\beta$ -глюканы являются наиболее изученными грибными полисахаридами, обладающими многочисленными биологическими свойствами – пребиотическими, противоопухолевыми, противовоспалительными, антиоксидантными, противовирусными, нейропротекторными и другими. Исследования, направленные на  $\alpha$ -глюканы и хитин, более ограничены в связи со сложностью технологий их выделения из матрицы клеточной стенки грибов. Однако растущий интерес к этим макромолекулам возник из-за их пребиотической активности, а также антимикробных и регенеративных свойств хитина и его производных.

Основные неперевариваемые полисахариды высших грибов, в частности  $\beta$ -глюканы (лентинан, шиофиллан, хитин, ганодеран А, В и С, крестин, плеуран, псевдонигеран) и  $\alpha$ -глюкан (псевдонигеран), демонстрируют выраженные пребиотические свойства, являясь высокоэффективными ингредиентами, которые избирательно ферментируются пробиотическими бактериями. Пребиотическим потенциалом обладают и другие макромолекулы грибов (пептиды, фенолы, полиненасыщенные жирные кислоты). Ключевые факторы эффективности пребиотического действия полисахаридов высших грибов: состав и структурные особенности (молекулярная масса, модель ветвления, конформация, состав моносахаридов, наличие  $\beta$ -гликозидных связей); источник полисахаридов (вид гриба, экстракция из мицелия, плодовых тел или культуральной жидкости), условия экстракции, степень очистки (комбинация полисахаридов с другими биологически активными соединениями грибного сырья), применение химической модификации. Значительный пребиотический потенциал полисахаридов высших грибов может быть раскрыт как во взаимодействии с пробиотической микрофлорой закваски при получении ферментированных пищевых продуктов (*in vitro*), так и при взаимодействии с микробиомом желудочно-кишечного тракта человека (*in vivo*).

Несмотря на значительный прогресс, достигнутый в исследовании грибных полисахаридов, все еще необходимо прилагать постоянные усилия для решения нескольких ключевых технических проблем – неэффективность многих методов экстракции и очистки грибных полисахаридов, в связи с чем отсутствие промышленных технологий получения полисахаридов из грибного сырья; отсутствие стандартизованного процесса получения грибных полисахаридов из-за значительных различий в их химической структуре и биологической активности; отсутствие данных по достоверной химической структуре грибных полисахаридов и их механизма действия на живые объекты.

#### **Дополнительная информация**

В электронном приложении к статье (DOI: <http://www.doi.org/10.14258/jcprm.20250317374s>) приведен дополнительный фактический материал, дополняющий основные положения, изложенные в статье.

#### **Финансирование**

Авторы благодарят за финансовую поддержку Минобрнауки РФ (ГЗ № 075-03-2024-105, тема № FZMM-2024-0003, рег. № НИОКТР 124013000666-5).

#### **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. Elnahas O.M., Elkhateed W.A., Daba G.M. Nutritive profile, pharmaceutical potentials, and structural analysis of multifunctional bioactive fungal polysaccharides-A review // International Journal of Biological Macromolecules. 2024. Vol. 266. 130893. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2024.130893>.
2. Elnahas M.O., Amin M.A., Hussein M.M., Shambhag V.C., Ali A.E., Wall J.D. Isolation, characterization and bioactivities of an extracellular polysaccharide produced from *Streptomyces sp. MOE6* // Molecules. 2017. Vol. 22, no. 9. P. 18. <https://doi.org/10.3390/molecules22091396>.
3. Vetter J. The Mushroom Glucans: Molecules of High Biological and Medicinal Importance // Foods. 2023. Vol. 12, no. 5. P. 19. <https://doi.org/10.3390/foods12051009>.
4. Nimrichter L., Rodrigues M.L., Rodrigues E.G., Travassos L.R. The multitude of targets for the immune system and drug therapy in the fungal cell wall // Microbes and infection. 2005. Vol. 7, no. 4. Pp. 789–798. <https://doi.org/10.1016/j.micinf.2005.03.002>.
5. Gow N.A., Latge J.-P., Munro C.A. The fungal cell wall: structure, biosynthesis, and function // Microbil. Spectr. 2017. Vol. 5, no. 3. P. 25. <https://doi.org/10.1128/microbiolspec.FUNK-0035-2016>.
6. Agostinho D.P., Miller L.C., Li L.X., Doering T.L. Peeling the onion: the outer layers of *Cryptococcus neoformans* // Memórias do Instituto Oswaldo Cruz. 2018. Vol. 113, no. 7. e180040. <https://doi.org/10.1590/0074-02760180040>.
7. Wasser S. Medicinal mushroom science: current perspectives, advances, evidences, and challenges // Biometrical Journal. 2014. Vol. 37, no. 6. P. 56. <https://doi.org/10.4103/2319-4170.138318>.
8. Narayanan K.B., Zo S.M., Han S.S. Novel biomimetic chitin-glucan polysaccharide nano/micro- fibrous fungal-scaffolds for tissue engineering applications // International Journal of Biological Macromolecules. 2020. Vol. 149. Pp. 724–731. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2020.01.276>.
9. Liang J., Zhang M., Wang X., Ren Y., Yue T., Wang Z., Gao Z. Edible fungal polysaccharides, the gut microbiota, and host health // Carbohydr. Polym. 2021. Vol. 273. P. 12. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2021.118558>.
10. Giavasis I., Biliaderis C.G. Microbial Polysaccharides, Functional Food Carbohydrates. CRC Press, Boca Raton, 2006. Pp. 167–214.
11. Cho S.-M., Park J.-S., Kim K.-P., Cha D.-Y., Kim H.-M., Yoo I.-D. Chemical features and purification of immunostimulating polysaccharides from the fruit bodies of *Agaricus blazei* // The Korean Journal of Mycology. 1999. Vol. 27, no. 2. Pp. 170–174.
12. Liu X., Luo D., Guan J., Chen J., Xu X. Mushroom polysaccharides with potential in anti-diabetes: Biological mechanisms, extraction, and future perspectives: A review // Frontiers in Nutrition. 2022. Vol. 9. P. 20. <https://doi.org/10.3389/fnut.2022.1087826>.
13. Zhang J., Wen C., Duan Y., Zhang H., Ma H. Advance in *Cordyceps militaris* (Linn) link polysaccharides: isolation, structure, and bioactivities: a review // International Journal of Biological Macromolecules. 2019. Vol. 132. Pp. 906–914. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2019.04.020>.
14. Zhang Z., Lv G., He W., Shi L., Pan H., Fan L. Effects of extraction methods on the antioxidant activities of polysaccharides obtained from *Flammulina velutipes* // Carbohydrate Polymers. 2013. Vol. 98, no. 2. Pp. 1524–1531. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2013.07.052>.
15. Zhang Z.F., Lv G.Y., Jiang X., Cheng J.H., Fan L.F. Extraction optimization and biological properties of a polysaccharide isolated from *Gleostereum incarnatum* // Carbohydrate Polymers. 2015. Vol. 117. Pp. 185–191. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2014.09.059>.
16. Su C.H., Lai M.N., Ng L.T. Effects of different extraction temperatures on the physicochemical properties of bioactive polysaccharides from *Grifola frondosa* // Food Chemistry. 2017. Vol. 220. Pp. 400–405. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2016.09.181>.
17. Hwang A.Y., Yang S.C., Kim J., Lim T., Cho H., Hwang K.T. Effects of nontraditional extraction methods on extracting bioactive compounds from chaga mushroom (*Inonotus obliquus*) compared with hot water extraction // LWT. 2019. Vol. 110. Pp. 80–84. <https://doi.org/10.1016/j.lwt.2019.04.073>.
18. Shu X., Zhang Y., Jia J., Ren X., Wang Y. Extraction, purification and properties of water-soluble polysaccharides from mushroom *Lepista nuda* // International Journal of Biological Macromolecules. 2019. Vol. 128. Pp. 858–869. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2019.01.214>.
19. Yang H., Yin T., Zhang S. Isolation, purification, and characterization of polysaccharides from wide *Morchella esculenta* (L.) Pers // International Journal of Food Properties. 2015. Vol. 18, no. 7. Pp. 1385–1390. <https://doi.org/10.1080/10942912.2014.915849>.
20. Wang Y., Jia J., Ren X., Li B., Zhang Q. Extraction, preliminary characterization and *in vitro* antioxidant activity of polysaccharides from *Oudemansiella radicata* mushroom // International Journal of Biological Macromolecules. 2018. Vol. 120. Pp. 1760–1769. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2018.09.209>.
21. Liu Y., Zhou Y., Liu M., Wang Q., Li Y. Extraction optimization, characterization, antioxidant and immunomodulatory activities of a novel polysaccharide from the wild mushroom *Paxillus involutus* // International Journal of Biological Macromolecules. 2018. Vol. 112. Pp. 326–332. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2018.01.13>

22. Guo X., Zou X., Sun M. Optimization of extraction process by response surface methodology and preliminary characterization of polysaccharides from *Phellinus igniarius* // Carbohydrate Polymers. 2010. Vol. 80, no. 2. Pp. 344–349. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2009.11.0>.
23. Li S., Li J., Zhang J., Wang W., Wang X., Jing H. The antioxidative, antiaging, and hepatoprotective effects of alkali-extractable polysaccharides by *Agaricus bisporus* // Evidence-based complementary and alternative medicine: eCAM. 2017. Vol. 2017. P. 12. <https://doi.org/10.1155/2017/7298683>.
24. Wang Z.B., Pei J.J., Ma H.L., Cai P.F., Yan J.K. Effect of extraction media on preliminary characterizations and antioxidant activities of *Phellinus linteus* polysaccharides // Carbohydrate Polymers. 2014. Vol. 109. Pp. 49–55. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2014.03.057>.
25. Pei J.J., Wang Z.B., Ma H.L., Yan J.K. Structural features and antitumor activity of a novel polysaccharide from alkaline extract of *Phellinus linteus* mycelia // Carbohydrate Polymers. 2015. Vol. 115. Pp. 472–477. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2014.09.017>.
26. Szwengiel A., Stachowiak B. Deproteinization of water-soluble  $\beta$ -glucan during acid extraction from fruiting bodies of *Pleurotus ostreatus* mushrooms // Carbohydrate Polymers. 2016. Vol. 146. Pp. 310–319. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2016.03.015>.
27. Palacios I., García-Lafuente A., Guillamon E., Villares A. Novel isolation of water-soluble polysaccharides from the fruiting bodies of *Pleurotus ostreatus* mushrooms // Carbohydrate Research. 2012. Vol. 358. Pp. 72–77. <https://doi.org/10.1016/j.carres.2012.06.016>.
28. Sermwittayawong D., Patninan K., Phothiphiphit S., Boonyarattanakalin S., Sermwittayawong N., Hutadilok-Towatana N. Purification, characterization, and biological activities of purified polysaccharides extracted from the gray oyster mushroom [*Pleurotus sajor-caju* (Fr.) Sing.] // Journal of Food Biochemistry. 2018. Vol. 42, no. 5. e12606. <https://doi.org/10.1111/jfbc.12606>.
29. Gong P., Wang S., Liu M., Chen F., Yang W., Chang X. Extraction methods, chemical characterizations and biological activities of mushroom polysaccharides: a mini-review // Carbohydrate Research. 2020. Vol. 494. 108037. <https://doi.org/10.1016/j.carres.2020.108037>.
30. Miao J., Regenstein J.M., Qiu J., Zhang J., Zhang X., Li H., Zhang H., Wang Z. Isolation, structural characterization and bioactivities of polysaccharides and its derivatives from *Auricularia*-a review // International Journal of Biological Macromolecules. 2020. Vol. 150. Pp. 102–113. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2020.02.054>.
31. B'érard A., Clavel T., Le Bourvellec C., Davoine A., Le Gall S., Doussan C., Bureau S. Exopolysaccharides in the rhizosphere: a comparative study of extraction methods. Application to their quantification in Mediterranean soils // Soil Biology and Biochemistry. 2020. Vol. 149. 107961. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107961>.
32. Ruthes A., Smiderle F., Iacomini M. D-glucans from edible mushrooms: a review on the extraction, purification and chemical characterization approaches // Carbohydr Polym. 2015. Vol. 117. Pp. 753–761. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2014.10.051>.
33. Teng C., Qin P., Shi Z., Zhang W., Yang X., Yao Y., Ren G. Structural characterization and antioxidant activity of alkali-extracted polysaccharides from quinoa // Food Hydrocolloids. 2021. Vol. 113. P. 10. <https://doi.org/10.1016/j.foodhyd.2020.106392>.
34. da Silva Milhorini S., Simas F., Smiderle F., Inara de Jesus L., Rosado F., Longoria E.  $\beta$ -glucans from the giant mushroom *Macrocybe titans*: chemical characterization and rheological properties // Food Hydrocolloids. 2022. Vol. 125. P. 9. <https://doi.org/10.1016/j.foodhyd.2021.107392>.
35. Smiderle F.R., Morales D., Gil-Ramírez A., de Jesus L.I., Gilbert-Lopez B., Iacomini M. Evaluation of microwave-assisted and pressurized liquid extractions to obtain  $\beta$ -d-glucans from mushrooms // Carbohydrate Polymers. 2017. Vol. 156. Pp. 165–174. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2016.09.029>.
36. Akram K., Shahbaz H.M., Kim G.R., Farooq U., Kwon J.H. Improved extraction and quality characterization of water-soluble polysaccharide from gamma-irradiated *Lentinus edodes* // Journal of Food Science. 2017. Vol. 82, no. 2. Pp. 296–303. <https://doi.org/10.1111/1750-3841.13590>.
37. Parniakov O., Lebovka N.I., Van Hecke E., Vorobiev E. Pulsed electric field assisted pressure extraction and solvent extraction from mushroom (*Agaricus bisporus*) // Food and Bioprocess Technology. 2014. Vol. 7, no. 1. Pp. 174–183. <https://doi.org/10.1007/s11947-013-1059-y>.
38. Shang H., Wu H., Dong X., Shi X., Wang X., Tian Y. Effects of different extraction methods on the properties and activities of polysaccharides from *Medicago sativa* L. and extraction condition optimization using response surface methodology // Process Biochemistry. 2019. Vol. 82. Pp. 179–188. <https://doi.org/10.1016/j.procbio.2019.03.027>.
39. Zhu Y., Yu X., Ge Q., Li J., Wang D., Wei Y., Ouyang Z. Antioxidant and anti-aging activities of polysaccharides from *Cordyceps cicadae* // International Journal of Biological Macromolecules. 2020. Vol. 157. Pp. 394–400. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2020.04.163>.
40. Wang B., Niu J., Mai B., Shi F., Li M., Chen L., Wang P., Liu Q. Effects of extraction methods on antioxidant and immunomodulatory activities of polysaccharides from superfine powder *Gynostemma pentaphyllum* Makino // Glycoconjugate Journal. 2020. Vol. 37. Pp. 777–789. <https://doi.org/10.1007/s10719-020-09949-5>.
41. Wu Y., Liu H., Li Z., Huang D., Nong L., Ning Z., Hu Z., Xu C., Yan J.-K. Purification of polysaccharides from *Phellinus linteus* by using an aqueous two-phase system and evaluation of the physicochemical and antioxidant properties of polysaccharides *in vitro* // Preparative Biochemistry and Biotechnology. 2022. Vol. 52, no. 1. Pp. 89–98. <https://doi.org/10.1080/10826068.2021.1911815>.

42. Chikari F., Han J., Wang Y., Ao W. Synergized subcritical-ultrasound-assisted aqueous two-phase extraction, purification, and characterization of *Lentinus edodes* polysaccharides // *Process Biochemistry*. 2020. Vol. 95. Pp. 297–306. <https://doi.org/10.1016/j.procbio.2020.03.009>.
43. Liu Z., Yu D., Li L., Liu X., Zhang H., Sun W., Lin C.-C., Chen J., Chen Z., Wang W. Three-phase partitioning for the extraction and purification of polysaccharides from the immunomodulatory medicinal mushroom *Inonotus obliquus* // *Molecules*. 2019. Vol. 24, no. 3. <https://doi.org/10.3390/molecules24030403>.
44. You Q., Yin X., Ji C. Pulsed counter-current ultrasound-assisted extraction and characterization of polysaccharides from *boletus edulis* // *Carbohydr. Polym.* 2014. Vol. 101. Pp. 379–385. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2013.09.031>.
45. Tang W., Liu D., Yin J.-Y., Nie S.-P. Consecutive and progressive purification of food-derived natural polysaccharide: based on material, extraction process and crude polysaccharide // *Trends in Food Science & Technology*. 2020. Vol. 99. Pp. 76–87. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2020.02.015>.
46. Lu Z., Lee P.-R., Yang H. Chickpea flour and soy protein isolate interacted with  $\kappa$ -carrageenan via electrostatic interactions to form egg omelets analogue // *Food Hydrocolloids*. 2022. Vol. 130. P. 12. <https://doi.org/10.1016/j.foodhyd.2022.107691>.
47. Ji X., Han L., Liu F., Yin S., Peng Q., Wang M. A mini-review of isolation, chemical properties and bioactivities of polysaccharides from buckwheat (*Fagopyrum mill*) // *International Journal of Biological Macromolecules*. 2019. Vol. 127. Pp. 204–209. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2019.01.043>.
48. Li H., Cao K., Cong P., Liu Y., Cui H., Xue C. Structure characterization and antitumor activity of the extracellular polysaccharide from the marine fungus *Hansfordia sinuosae* // *Carbohydr. Polym.* 2018. Vol. 190. Pp. 87–94. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2018.02.077>.
49. Leong Y., Yang F., Chang J. Extraction of polysaccharides from edible mushrooms: emerging technologies and recent advances // *Carbohydr. Polym.* 2021. Vol. 251. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2020.117006>.
50. Wu D., He Y., Fu M., Gan R., Hu Y., Peng L. Structural characteristics and biological activities of a pectic-polysaccharide from okra affected by ultrasound assisted metal-free Fenton reaction // *Food Hydrocolloids*. 2022. Vol. 122. <https://doi.org/10.1016/j.foodhyd.2021.107085>.
51. Lu H., Lou H., Hu J., Liu Z., Chen Q. Macrofungi: A review of cultivation strategies, bioactivity, and application of mushrooms // *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety*. 2020. Vol. 19, no. 5. Pp. 2333–2356. <https://doi.org/10.1111/1541-4337.12602>.
52. Yadav D., Negi P.S. Bioactive components of mushrooms: Processing effects and health benefits // *Food Research International*. 2021. Vol. 148, no. 4. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2021.110599>.
53. Araújo-Rodrigues H., Sofia Sousa A., Pintado M.E., Barros D. Chapter 6. Macromolecules in Fungi with pharmaceutical potential // *Edible Fungi: Chemical composition, nutrition and health effects*. Royal Society of Chemistry, 2022. Pp. 232–272. <https://doi.org/10.1039/9781839167522-00232>.
54. Niego A.G., Rapior S., Thongklang N., Rasp'e O., Jaidee W., Lumyong S., Hyde K.D. Macrofungi as a nutraceutical source: Promising bioactive compounds and market value // *Journal of Fungi*. 2021. Vol. 7, no. 5. <https://doi.org/10.3390/jof7050397>.
55. Chakraborty N., Banerjee A., Sarkar A., Ghosh S., Acharya K. Mushroom polysaccharides: A potent immune-modulator // *Biointerface Research in Applied Chemistry*. 2020. Vol. 11, no. 2. Pp. 8915–8930. <https://doi.org/10.33263/BRIAC112.89158930>.
56. Maity P., Sen I.K., Chakraborty I., Mondal S., Bar H., Bhanja S.K., Maity G.N. Biologically active polysaccharide from edible mushrooms: A review // *International Journal of Biological Macromolecules*. 2021. Vol. 172. Pp. 408–417. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2021.01.081>.
57. Cerletti C., Esposito S., Iacoviello L. Edible mushrooms and Beta-glucans: Impact on human health // *Nutrients*. 2021. Vol. 13, no. 7. <https://doi.org/10.3390/nu13072195>.
58. Du B., Meenu M., Liu H., Xu B. A concise review on the molecular structure and function relationship of  $\beta$ -glucan // *International Journal of Molecular Sciences*. 2019. Vol. 20, no. 16. <https://doi.org/10.3390/ijms20164032>.
59. Cateni F., Gargano M.L., Procida G., Venturella G., Cirilincione F., Ferraro V. Mycochemicals in wild and cultivated mushrooms // *Nutrition and health. Phytochemistry Reviews*. 2022. Vol. 21, no. 2. Pp. 339–383. <https://doi.org/10.1007/s11101-021-09748-2>.
60. Martínez-Medina G.A., Ch'avez-Gonz'alez M.L., Verma D.K., Prado-Barrag'an L.A., Martínez-Hern'andez J.L., Flores-Gallegos A.C., Aguilar C.N. Biofunctional components in mushrooms, a health opportunity: Ergothioneine and huitlacoche as recent trends // *Journal of Functional Foods*. 2021. Vol. 77. <https://doi.org/10.1016/j.jff.2020.104326>.
61. Su Y., Cheng S., Ding Y., Wang L., Sun M., Man C., Zhang Y., Jiang Y. A comparison of study on intestinal barrier protection of polysaccharides from *Hericium erinaceus* before and after fermentation // *International Journal of Biological Macromolecules*. 2023. Vol. 233. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2023.123558>.
62. Ferreira E., Pita I.R., Mota S.I., Valero J., Ferreira N.R., Fernandes T., Rego A.C. *Coriolus versicolor* biomass increases dendritic arborization of newly generated neurons in mouse hippocampal dentate gyrus // *Oncotarget*. 2018. Vol. 9, no. 68. Pp. 32929–32942. <https://doi.org/10.18632/oncotarget.25978>.
63. Mironczuk-Chodakowska I., Kujawowicz K., Witkowska A.M. Beta-glucans from Fungi // *Biological and health-promoting potential in the COVID-19 pandemic era* // *Nutrients*. 2021. Vol. 13, no. 11. P. 3960. <https://doi.org/10.3390/nu13113960>.

64. Thongsiri C., Nagai-Yoshioka Y., Yamasaki R., Adachi Y., Usui M., Nakashima K., Nishihara T., Ariyoshi W. Schizophyllum commune  $\beta$ -glucan: Effect on interleukin-10 expression induced by lipopolysaccharide from periodontopathic bacteria // Carbohydrate Polymers. 2021. Vol. 253, no. 7. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2020.117285>.
65. Reddy P., Rajeswari U., Kumar S. A comprehensive review on  $\alpha$ -D-glucans: Structural and functional diversity, derivatization and bioapplications // Carbohydrate Research. 2021. Vol. 503, no. 12. <https://doi.org/10.1016/j.carres.2021.108297>.
66. Binfen Z., Zhen-hua T., Ju-fang G. Advances in metabolic resistance to insecticides in insects. Elsevier Inc., 2008. Vol. 323. Pp. 313–315.
67. Chioru A. Chirsanova A.  $\beta$ -Glucans: Characterization, Extraction Methods, and Valorization // Food and Nutrition Sciences. 2023. Vol. 14. Pp. 963–983. <https://doi.org/10.4236/fns.2023.1410061>.
68. Sobieralski K., Siwulski M., Lisiecka J., Jedryczka M., Golak I.S., Jozwiak D.F. Fungi-derived  $\beta$ -glucans as a component of functional food // Acta Scientiarum Polonorum-Hortorum Cultus. 2012. Vol. 11. Pp. 111–128.
69. Ooi V.E.C., Liu F. Immunomodulation and anti-cancer activity of polysaccharide-protein complexes // Current Medicinal Chemistry. 2000. Vol. 7. Pp. 715–729. <https://doi.org/10.2174/0929867003374705>.
70. Stoica R.M., Moscovici M., Lakatos E.S., Cioca L.I. Exopolysaccharides of Fungal Origin // Properties and Pharmaceutical. 2023. Vol. 11. P. 335. <https://doi.org/10.3390/pr11020335>.
71. Mostecka H., Machkova Z., Masek K., Kaneko Y., Chihara G. The effect of lentinan on proliferative processes in parenchymal organs of rats. The effect on pyrimidine and nucleic acid syntheses // International Journal of Immunopharmacology. 1991. Vol. 13. Pp. 281–289.
72. Bel G., Szollosi J., Chiara G., Facht J. Effect of lentinan and mannan on phagocytosis of fluorescent latex microbeads by mouse peritoneal macrophages: a flow cytometric study // International Journal of Immunopharmacology. 1989. Vol. 11. Pp. 615–621.
73. Wang X., Xu X., Zhang L. Thermally induced conformation transition of triple-helical lentinan in NaCl aqueous solution // Journal of Chemical Physics. 2008. Vol. 112. Pp. 10343–10351. <https://doi.org/10.1021/jp802174v>.
74. Zhang X., Xu J., Zhang L. Effects of excluded volume and polydispersity on solution properties of lentinan in 0.1 M NaOH solution // Biopolymers. 2005. Vol. 78. Pp. 187–196. <https://doi.org/10.1002/bip.20273>.
75. Yagi M., Watanabe S., Yoshino S., Hazama S., Suga T., Nakazama S. Provision for adverse effect of S-1 containing chemotherapy in patients with advanced digestive cancer—combination with superfine dispersed lentinan // Gan Kagaku Ryoho. 2010. Vol. 37. Pp. 457–462.
76. Oba K., Kobayashi M., Matsui T., Kadera Y., Sakamoto J. Individual patient based meta-analysis of lentinan for unresectable/recurrent gastric cancer // Anticancer Research. 2009. Vol. 29. Pp. 2739–2745.
77. Hori T., Ikehara T., Takatsuka S., Fukuoka T., Tendo M., Tezuka K., Dan N., Nishino H., Hirakawa K. Combination chemotherapy of S-1/low-dose CDDP/lentinan for advanced gastric cancer // Gan Kagaku Ryoho. 2011. Vol. 38. Pp. 293–295.
78. Vannucci L., Sima P., Vetvicka V., Křizán J. Lentinan properties in anticancer therapy: A review on the last 12-year literature // American Journal of Immunology. 2017. Vol. 13. Pp. 50–61. <https://doi.org/10.3844/ajisp.2017.50.61>.
79. Abdel-Mohsen A.M., Abdel-Rahman R.M., Fouda M.M.G., Vojtova L., Uhrova L., Hassan A.F., Al-Deyab S.S., El-Shamy I.E., Jancar J. Preparation, characterization and cytotoxicity of schizophyllan/silver nanoparticle composite // Carbohydr. Polym. 2014. Vol. 102. Pp. 238–245. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2013.11.040>
80. Koenig S. Production of microbial hydrocolloids from renewable resources. München, 2019. 216 p.
81. Sutivisedsak N., Leathers T.D., Price N.P.J. Production of schizophyllan from distiller's dried grains with solubles by diverse strains of Schizophyllum commune // Springerplus. 2013. Vol. 2. 476. <https://doi.org/10.1186/2193-1801-2-476>.
82. Saetang N., Ramaraj R., Unpaprom Y. Optimization of ethanol precipitation of schizophyllan from Schizophyllum commune by applied statistical modelling // Biomass Conversion and Biorefinery. 2022. Vol. 14. Pp. 2707–2719. <https://doi.org/10.1007/s13399-022-02384-6>.
83. Zhao S., Gao Q., Rong C., Wang S., Zhao Z., Liu Y. Immunomodulatory effects of edible and medicinal mushrooms and their bioactive immunoregulatory products // J. Fungi. 2020. Vol. 6. <https://doi.org/10.3390/jof6040269>.
84. Mansour A., Daba A., Baddour N., El-Saadani M., Aleem E. Schizophyllan inhibits the development of mammary and hepatic carcinomas induced by 7,12-dimethylbenz(a)anthracene and decreases cell proliferation: Comparison with tamoxifen // Journal of Cancer Research and Clinical Oncology. 2012. Vol. 138. Pp. 1579–1596. <https://doi.org/10.1007/s00432-012-1224-0>.
85. Zhou B., Fu Q., Song S.S., Zheng H.L., Wei Y.Z. Inhibitory effect of schizophyllan on rat glioma cells // Bangladesh Journal of Pharmacology. 2015. Vol. 10. Pp. 759–764. <https://doi.org/10.3329/bjp.v10i4.23834>.
86. Lee S., Ki C.S. Inflammatory responses of macrophage-like RAW264. 7 cells in a 3D hydrogel matrix to ultrasonicated schizophyllan // Carbohydr. Polym. 2020. Vol. 229. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2019.115555>.
87. Atiq A., Parhar I. Anti-neoplastic potential of flavonoids and polysaccharide phytochemicals in glioblastoma // Molecules. 2020. Vol. 25. <https://doi.org/10.3390/molecules25214895>.
88. Matsumoto T., Numata M., Anada T., Mizu M., Koumoto K., Sakurai K., Nagasaki T., Shinkai S. Chemically modified polysaccharide schizophyllan for antisense oligonucleotides delivery to enhance the cellular uptake efficiency // Biochimica et Biophysica Acta. 2004. Vol. 1670. Pp. 91–104. <https://doi.org/10.1016/j.bbagen.2003.10.019>.
89. Minato K. Dietary components and immune function // Diet Components Immune Funct. 2010. <https://doi.org/10.1007/978-1-60761-061-8>.

90. Bohn J.A., BeMiller J.N. (1→3)- $\beta$ -D-Glucans as biological response modifiers: a review of structure-functional activity relationships // Carbohydr Polym. 1995. Vol. 28. Pp. 3–14. [https://doi.org/10.1016/0144-8617\(95\)00076-3](https://doi.org/10.1016/0144-8617(95)00076-3).
91. Mao C.F., Hsu M.C., Hwang W.H. Physicochemical characterization of grifolan: thixotropic properties and complex formation with Congo red // Carbohydr Polym. 2007. Vol. 68. Pp. 502–510. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2006.11.003>.
92. He X., Wang X., Fang J., Chang Y., Ning N., Guo H., Huang L., Huang X., Zhao Z. Polysaccharides in *Grifola frondosa* mushroom and their health promoting properties: a review // Int J Biol Macromol. 2017. Vol. 101. Pp. 910–921. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2017.03.177>.
93. Mayell M. Maitake extracts and their therapeutic potential – a review // Alternative Medicine Review. 2001. Vol. 6. Pp. 48–60.
94. Seo Y.R., Patel D.K., Shin W.C., Sim W.S., Lee O.H., Lim K.T. Structural elucidation and immune-enhancing effects of novel polysaccharide from *Grifola frondosa* // Biomed Research International. 2019. Vol. 2019. <https://doi.org/10.1155/2019/7528609>.
95. Wu J.Y., Siu K.C., Geng P. Bioactive ingredients and medicinal values of *Grifola frondosa* (Maitake) // Foods. 2021. Vol. 10. P. 95. <https://doi.org/10.3390/foods10010095>.
96. Masuda Y., Inoue H., Ohta H., Miyake A., Konishi M., Nanba H. Oral administration of soluble  $\beta$ -glucans extracted from *Grifola frondosa* induces systemic antitumor immune response and decreases immunosuppression in tumor-bearing mice // International Journal of Cancer. 2013. Vol. 133. Pp. 108–119.
97. Kodama N., Murata Y., Asakawa A., Inui A., Hayashi M., Sakai N., Nanba H. Maitake D-fraction enhances antitumor effects and reduces immunosuppression by mitomycin-C in tumor-bearing mice // Nutrition. 2005. Vol. 21. Pp. 624–629. <https://doi.org/10.1016/j.nut.2004.09.021>.
98. Nie X., Shi B., Ding Y., Tao W. Preparation of a chemically sulfated polysaccharide derived from *Grifola frondosa* and its potential biological activities // International Journal of Biological Macromolecules. 2006. Vol. 39. Pp. 228–233. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2006.03.030>.
99. Lema D.R., Iglesias O.M., Portela C.F.A., Blanco A.R., Ayerbes M.V., Díaz A.D., Pais A.C., Prego C., Figueroa A. *In vitro* anti-proliferative and anti-invasive effect of polysaccharide-rich extracts from *Trametes Versicolor* and *Grifola Frondosa* in colon cancer cells // International Journal of Medical Sciences. 2019. Vol. 16. Pp. 231–240. <https://doi.org/10.7150/ijms.28811>.
100. Shomori K., Yamamoto M., Arifuku I., Teramachi K., Ito H. Antitumor effects of a water-soluble extract from Maitake (*Grifola frondosa*) on human gastric cancer cell lines // Oncology Reports. 2009. Vol. 22. Pp. 615–620. [https://doi.org/10.3892/or\\_00000480](https://doi.org/10.3892/or_00000480).
101. Gonzaga M.L.C., Ricardo N.M.P.S., Heatley F., Soares S. de A. Isolation and characterization of polysaccharides from *Agaricus blazei* Murill // Carbohydrate Polymers. 2005. Vol. 60, no. 1. Pp. 43–49. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2004.11.022>.
102. Di F., Cheng W., Li L., Pu C., Sun R., Zhang J., Wang C., Li M. Identifying a Role of Polysaccharides from *Agaricus Blazei* Murill in Combating Skin Photoaging: The Effect of Antioxidants on Fibroblast Behavior // Fermentation. 2024. Vol. 10. P. 292. <https://doi.org/10.3390/fermentation10060292>.
103. Tian L., Roos Y.H., Gómez-Mascaraque L.G., Lu X., Miao S. Tremella fuciform Polysaccharides: Extraction, Physicochemical, and Emulsion Properties at Different pHs // Polymers. 2023. Vol. 15. <https://doi.org/10.3390/polym15071771>.
104. Araújo-Rodrigues H., Sousa A.S., Relvas B.J., Tavaría F.K. An Overview on Mushroom Polysaccharides: Health-promoting Properties, Prebiotic and Gut Microbiota Modulation Effects and Structure-function Correlation // Carbohydrate Polymers. 2024. Vol. 333. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2024.121978>.
105. Jones M., Kujundzic M., John S., Bismarck A. Crab vs. mushroom: A review of crustacean and fungal chitin in wound treatment // Marine Drugs. 2020. Vol. 18, no. 1. <https://doi.org/10.3390/md18010064>.
106. Synytsya A., Nov'ak M. Structural diversity of fungal glucans // Carbohydrate Polymers. 2013. Vol. 92, no. 1. Pp. 792–809. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2012.09.077>.
107. Wang H., Ma J.X., Zhou M., Si J., Cui B.K. Current advances and potential trends of the polysaccharides derived from medicinal mushrooms sanghuang // Frontiers in Microbiology. 2022. Vol. 13. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.965934>.
108. Gong P., Wang S., Liu M., Chen F., Yang W., Chang X., Liu N., Zhao Y., Wang J., Chen X. Extraction methods, chemical characterizations and biological activities of mushroom polysaccharides: A mini-review // Carbohydrate Research. 2020. Vol. 494. <https://doi.org/10.1016/j.carres.2020.108037>.
109. Tian B., Geng Y., Xu T., Zou X., Mao R., Pi X., Sun P. Digestive characteristics of *Hericium erinaceus* polysaccharides and their positive effects on fecal microbiota of male and female volunteers during *in vitro* fermentation // Frontiers in Nutrition. 2022. Vol. 9. Pp. 1–17. <https://doi.org/10.3389/fnut.2022.858585>.
110. Ferreira S.S., Passos C.P., Madureira P., Vilanova M., Coimbra M.A. Structure-function relationships of immunostimulatory polysaccharides: A review // Carbohydrate Polymers. 2015. Vol. 132. Pp. 378–396. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2015.05.079>.
111. Li X., He Y., Zeng P., Liu Y., Zhang M., Hao C., Wang H., Lv Z., Zhang L. Molecular basis for *Poria cocos* mushroom polysaccharide used as an antitumor drug in China // Journal of Cellular and Molecular Medicine. 2019. Vol. 23, no. 1. Pp. 4–20. <https://doi.org/10.1111/jcmm.13564>.

112. Thimmaraju A., Govindan S., Rajendran A., Ramani P., Pateiro M., Lorenzo J.M. Enhancement of physicochemical properties, antioxidant, antitumor, and anticoagulant activities via acetylation of *Hypsizygus ulmarius* polysaccharide // International Journal of Food Science & Technology. 2023. Vol. 58, no. 6. Pp. 3478–3487. <https://doi.org/10.1111/jifs.16439>.
113. Rizkyana A.D., Ho T.C., Roy V.C., Park J.S., Kiddane A.T., Do Kim G., Chun B.S. Sulfation and characterization of polysaccharides from oyster mushroom (*Pleurotus ostreatus*) extracted using subcritical water // Journal of Supercritical Fluids. 2022. Vol. 179. <https://doi.org/10.1016/j.supflu.2021.105412>.
114. Zhao J., Hu Y., Qian C., Hussain M., Liu S., Zhang A., Sun P. The interaction between mushroom polysaccharides and gut microbiota and their effect on human health: A review // Biology. 2023. Vol. 12, no. 1. P. 122. <https://doi.org/10.3390/biology12010122>.
115. Deveci E., Çayan F., Tel-Çayan G., Duru M.E. Structural characterization and determination of biological activities for different polysaccharides extracted from tree mushroom species // Journal of Food Biochemistry. 2019. Vol. 43, no. 9. Pp. 1–13. <https://doi.org/10.1111/jfbc.12965>.
116. Zhang L., Hu Y., Duan X., Tang T., Shen Y., Hu B., Liu A., Chen H., Li C., Liu Y. Characterization and antioxidant activities of polysaccharides from thirteen boletus mushrooms // International Journal of Biological Macromolecules. 2018. Vol. 113. Pp. 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2018.02.084>.
117. Sarkar R., Nandan C.K., Bhunia S.K., Maiti S., Maiti T.K., Sikdar S.R., Islam S.S. Glucans from alkaline extract of a hybrid mushroom (backcross mating between PfloVv12 and *Volvariella volvacea*): Structural characterization and study of immunoenhancing and antioxidant properties // Carbohydrate Research. 2011. Vol. 347, no. 1. Pp. 107–113. <https://doi.org/10.1016/j.carres.2011.10.043>.
118. Rout D., Mondal S., Chakraborty I., Islam S.S. The structure and conformation of a water-insoluble (1→3)-, (1→6)- $\beta$ -D-glucan from the fruiting bodies of *Pleurotus florida* // Carbohydrate Research. 2007. Vol. 343, no. 5. Pp. 982–987. <https://doi.org/10.1016/j.carres.2007.12.022>.
119. Zhang X., Cai Z., Mao H., Hu P., Li X. Isolation and structure elucidation of polysaccharides from fruiting bodies of mushroom *Coriolus versicolor* and evaluation of their immunomodulatory effects // International Journal of Biological Macromolecules. 2021. Vol. 166. Pp. 1387–1395. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2020.11.018>.
120. Bae I.Y., Kim H.W., Yoo H.J., Kim E.S., Lee S., Park D.Y., Lee H.G. Correlation of branching structure of mushroom  $\beta$ -glucan with its physiological activities // Food Research International. 2013. Vol. 51, no. 1. Pp. 195–200. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2012.12.008>.
121. Chen L., Ge M.-D., Zhu Y.-J., Song Y., Cheung P.C.K., Zhang B.-B., Liu L.-M. Structure, bioactivity and applications of natural hyperbranched polysaccharides // Carbohydrate Polymers. 2019. Vol. 223. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2019.115076>.
122. Surenjav U., Zhang L., Xu X., Zhang X., Zeng F. Effects of molecular structure on antitumor activities of (1→3)- $\beta$ -D-glucans from different *Lentinus Edodes* // Carbohydrate Polymers. 2006. Vol. 63, no. 1. Pp. 97–104. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2005.08.011>.
123. Du B., Nie S., Peng F., Yang Y., Xu B. A narrative review on conformational structure characterization of natural polysaccharides // Food Frontiers. 2022. Vol. 3, no. 4. Pp. 631–640. <https://doi.org/10.1002/fft2.150>.
124. Hao W., Hao C., Wu C., Xu Y., Jin C. Aluminum induced intestinal dysfunction via mechanical, immune, chemical and biological barriers // Chemosphere. 2022. Vol. 288. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2021.132556>.
125. Bonfili L., Cecarini V., Gogoi O., Gong C., Cuccioloni M., Angeletti M., Eleuteri A.M. Microbiota modulation as preventative and therapeutic approach in Alzheimer's disease // The FEBS Journal. 2021. Vol. 288, no. 9. Pp. 2836–2855. <https://doi.org/10.1111/febs.15571>.
126. Yin C., Noratto G.D., Fan X., Chen Z., Yao F., Shi D., Gao H. The impact of mushroom polysaccharides on gut microbiota and its beneficial effects to host: A review // Carbohydrate Polymers. 2020. Vol. 250. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2020.116942>.
127. Gibson G.R., Hutkins R., Sanders M.E., Prescott S.L., Reimer R.A., Salminen S.J., Reid G. Expert consensus document: The international scientific Association for Probiotics and Prebiotics (ISAPP) consensus statement on the definition and scope of prebiotics // Nature Reviews Gastroenterology and Hepatology. 2017. Vol. 14, no. 8. Pp. 491–502. <https://doi.org/10.1038/nrgastro.2017.75>.
128. Nowak R., Nowacka-Jechalke N., Juda M., Malm A. The preliminary study of prebiotic potential of polish wild mushroom polysaccharides: The stimulation effect on *Lactobacillus* strains growth // European Journal of Nutrition. 2018. Vol. 57, no. 4. Pp. 1511–1521. <https://doi.org/10.1007/s00394-017-1436-9>.
129. Inyod T., Ayimbila F., Payapanon A., Keawsompong S. Antioxidant activities and prebiotic properties of the tropical mushroom *Macrocybe crassa* // Bioactive Carbohydrates and Dietary Fibre. 2022. Vol. 27, no. 9. <https://doi.org/10.1016/j.bcdf.2021.100298>.
130. Lai Y., Fang Q., Guo X., Lei H., Zhou Q., Wu N., Song C. Effect of polysaccharides from Dictyophora indusiata on regulating gut microbiota and shortchain fatty acids in mice // Journal of Food Measurement and Characterization. 2022. Vol. 17. Pp. 1–11. <https://doi.org/10.1007/s11694-022-01596-8>.
131. Khan I., Huang G., Li X.A., Liao W., Leong W.K., Xia W., Hsiao W.L.W. Mushroom polysaccharides and jiaogulan saponins exert cancer preventive effects by shaping the gut microbiota and microenvironment in ApcMin/+ mice // Pharmacological Research. 2019. Vol. 148. <https://doi.org/10.1016/j.phrs.2019.104448>.

132. Wang M., Wichienchot S., He X., Fu X., Huang Q., Zhang B. *In vitro* colonic fermentation of dietary fibers: Fermentation rate, short-chain fatty acid production and changes in microbiota // *Trends in Food Science & Technology*. 2019. Vol. 88, no. 2. Pp. 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2019.03.005>.
133. Farias D.D.P., de Araújo F.F., Neri-Numa I.A., Pastore G.M. Prebiotics: Trends in food, health and technological applications // *Trends in Food Science & Technology*. 2019. Vol. 93, no. 9. Pp. 23–35. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2019.09.004>.

Поступила в редакцию 25 мая 2025 г.

После переработки 26 июня 2025 г.

Принята к публикации 2 июля 2025 г.

*Minakov D.V.<sup>1,2\*</sup>, Savrasov E.S.<sup>1</sup>, Musina O.N.<sup>2</sup>* POLYSACCHARIDES OF HIGHER FUNGI: SYSTEMATIZATION OF DATA ON EXTRACTION, STRUCTURE, BIOLOGICAL PROPERTIES, AND PREBIOTIC POTENTIAL

<sup>1</sup> *Altai State University, Lenin Ave., 61, Barnaul, 656049, Russia, MinakovD-1990@yandex.ru*

<sup>2</sup> *Altai State Technical University named after I.I. Polzunov, Lenin Ave., 46, Barnaul, 656038, Russia*

The article is devoted to the study of isolation processes, determination of the chemical structure, and analysis of physicochemical and prebiotic properties of polysaccharides obtained from fruiting bodies and mycelial biomass of different representatives of higher fungi. Polysaccharides vary in structure, physicochemical properties, monosaccharide composition, glycosidic bond types, molecular mass, and solubility in water or alkaline solutions. This review article outlines the distribution of polysaccharides within the cell wall of higher fungi, organized into three distinct layers: the outer layer comprises glycoproteins; the middle layer consists of  $\beta$ -glucans; and the inner layer consists of a complex of chitin and  $\beta$ -glucan. The composition and physiological activity of polysaccharides depend on the species of fungus, cultivation conditions (type of substrate and environmental factors), stage of development, storage conditions, extraction method, and other variables. Different methods of extraction followed by purification and structural identification are discussed. The most abundant polysaccharides in edible and medicinal mushroom species are  $\alpha$ -,  $\beta$ -, or mixed glucans. The review details the chemical structure and biological properties of major polysaccharides ( $\beta$ -glucans) isolated from diverse mushroom species: lentinan, schizophyllan, grifolan, ganoderan, and crestin. Information is presented on the correlations between the biological activity of polysaccharides and their chemical structure, monosaccharide composition, molecular weight, chemical modifications, branching patterns and conformation. The prebiotic potential of polysaccharides of higher fungi is described, with evidence showing that polysaccharide fractions of higher mushrooms promote growth of probiotic bacterial strains, modulate human intestinal microbiota, and enhance short-chain fatty acid production.

**Keywords:** higher basidiomycetes, polysaccharides,  $\alpha$ - and  $\beta$ -glucans, chitin, extraction, biological activity, prebiotic properties.

**For citing:** Minakov D.V., Savrasov E.S., Musina O.N. *Khimiya Rastitel'nogo Syr'ya*, 2025, no. 3, pp. 60–87. (in Russ.). <https://doi.org/10.14258/jcprm.20250317374>.

## References

1. Elnahas O.M., Elkhateed W.A., Daba G.M. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2024, vol. 266, 130893. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2024.130893>.
2. Elnahas M.O., Amin M.A., Hussein M.M., Shanbhag V.C., Ali A.E., Wall J.D. *Molecules*, 2017, vol. 22, no. 9, p. 18. <https://doi.org/10.3390/molecules22091396>.
3. Vetter J. *Foods*, 2023, vol. 12, no. 5, p. 19. <https://doi.org/10.3390/foods12051009>.
4. Nimrichter L., Rodrigues M.L., Rodrigues E.G., Travassos L.R. *Microbes and infection*, 2005, vol. 7, no. 4, pp. 789–798. <https://doi.org/10.1016/j.micinf.2005.03.002>.
5. Gow N.A., Latge J.-P., Munro C.A. *Microbil. Spectr.*, 2017, vol. 5, no. 3, p. 25. <https://doi.org/10.1128/microbiolspec.FUNK-0035-2016>.
6. Agostinho D.P., Miller L.C., Li L.X., Doering T.L. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 2018, vol. 113, no. 7, e180040. <https://doi.org/10.1590/0074-02760180040>.
7. Wasser S. *Biometrical Journal*, 2014, vol. 37, no. 6, p. 56. <https://doi.org/10.4103/2319-4170.138318>.
8. Narayanan K.B., Zo S.M., Han S.S. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2020, vol. 149, pp. 724–731. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2020.01.276>.

\* Corresponding author.

9. Liang J., Zhang M., Wang X., Ren Y., Yue T., Wang Z., Gao Z. *Carbohydr. Polym.*, 2021, vol. 273, p. 12. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2021.118558>.
10. Giavasis I., Biliaderis C.G. *Microbial Polysaccharides, Functional Food Carbohydrates*. CRC Press, Boca Raton, 2006, pp. 167–214.
11. Cho S.-M., Park J.-S., Kim K.-P., Cha D.-Y., Kim H.-M., Yoo I.-D. *The Korean Journal of Mycology*, 1999, vol. 27, no. 2, pp. 170–174.
12. Liu X., Luo D., Guan J., Chen J., Xu X. *Frontiers in Nutrition*, 2022, vol. 9, p. 20. <https://doi.org/10.3389/fnut.2022.1087826>.
13. Zhang J., Wen C., Duan Y., Zhang H., Ma H. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2019, vol. 132, pp. 906–914. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2019.04.020>.
14. Zhang Z., Lv G., He W., Shi L., Pan H., Fan L. *Carbohydrate Polymers*, 2013, vol. 98, no. 2, pp. 1524–1531. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2013.07.052>.
15. Zhang Z.F., Lv G.Y., Jiang X., Cheng J.H., Fan L.F. *Carbohydrate Polymers*, 2015, vol. 117, pp. 185–191. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2014.09.059>.
16. Su C.H., Lai M.N., Ng L.T. *Food Chemistry*, 2017, vol. 220, pp. 400–405. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2016.09.181>.
17. Hwang A.Y., Yang S.C., Kim J., Lim T., Cho H., Hwang K.T. *LWT*, 2019, vol. 110, pp. 80–84. <https://doi.org/10.1016/j.lwt.2019.04.073>.
18. Shu X., Zhang Y., Jia J., Ren X., Wang Y. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2019, vol. 128, pp. 858–869. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2019.01.214>.
19. Yang H., Yin T., Zhang S. *International Journal of Food Properties*, 2015, vol. 18, no. 7, pp. 1385–1390. <https://doi.org/10.1080/10942912.2014.915849>.
20. Wang Y., Jia J., Ren X., Li B., Zhang Q. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2018, vol. 120, pp. 1760–1769. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2018.09.209>.
21. Liu Y., Zhou Y., Liu M., Wang Q., Li Y. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2018, vol. 112, pp. 326–332. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2018.01.13>.
22. Guo X., Zou X., Sun M. *Carbohydrate Polymers*, 2010, vol. 80, no. 2, pp. 344–349. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2009.11.0>.
23. Li S., Li J., Zhang J., Wang W., Wang X., Jing H. *Evidence-based complementary and alternative medicine: eCAM*. 2017, vol. 2017, p. 12. <https://doi.org/10.1155/2017/7298683>.
24. Wang Z.B., Pei J.J., Ma H.L., Cai P.F., Yan J.K. *Carbohydrate Polymers*, 2014, vol. 109, pp. 49–55. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2014.03.057>.
25. Pei J.J., Wang Z.B., Ma H.L., Yan J.K. *Carbohydrate Polymers*, 2015, vol. 115, pp. 472–477. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2014.09.017>.
26. Szwengiel A., Stachowiak B. *Carbohydrate Polymers*, 2016, vol. 146, pp. 310–319. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2016.03.015>.
27. Palacios I., García-Lafuente A., Guillamon E., Villares A. *Carbohydrate Research*, 2012, vol. 358, pp. 72–77. <https://doi.org/10.1016/j.carres.2012.06.016>.
28. Sermwittayawong D., Patninan K., Phothiphiphit S., Boonyarattanakalin S., Sermwittayawong N., Hutadilok-Towatana N. *Journal of Food Biochemistry*, 2018, vol. 42, no. 5, e12606. <https://doi.org/10.1111/jfbc.12606>.
29. Gong P., Wang S., Liu M., Chen F., Yang W., Chang X. *Carbohydrate Research*, 2020, vol. 494, 108037. <https://doi.org/10.1016/j.carres.2020.108037>.
30. Miao J., Regenstein J.M., Qiu J., Zhang J., Zhang X., Li H., Zhang H., Wang Z. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2020, vol. 150, pp. 102–113. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2020.02.054>.
31. B'érard A., Clavel T., Le Bourvellec C., Davoine A., Le Gall S., Doussan C., Bureau S. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, vol. 149, 107961. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107961>.
32. Ruthes A., Smiderle F., Iacomini M. *Carbohydr Polym.*, 2015, vol. 117, pp. 753–761. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2014.10.051>.
33. Teng C., Qin P., Shi Z., Zhang W., Yang X., Yao Y., Ren G. *Food Hydrocolloids*, 2021, vol. 113, p. 10. <https://doi.org/10.1016/j.foodhyd.2020.106392>.
34. da Silva Milhorini S., Simas F., Smiderle F., Inara de Jesus L., Rosado F., Longoria E. *Food Hydrocolloids*, 2022, vol. 125, p. 9. <https://doi.org/10.1016/j.foodhyd.2021.107392>.
35. Smiderle F.R., Morales D., Gil-Ramírez A., de Jesus L.I., Gilbert-Lopez B., Iacomini M. *Carbohydrate Polymers*, 2017, vol. 156, pp. 165–174. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2016.09.029>.
36. Akram K., Shahbaz H.M., Kim G.R., Farooq U., Kwon J.H. *Journal of Food Science*, 2017, vol. 82, no. 2, pp. 296–303. <https://doi.org/10.1111/1750-3841.13590>.
37. Parniakov O., Lebovka N.I., Van Hecke E., Vorobiev E. *Food and Bioprocess Technology*, 2014, vol. 7, no. 1, pp. 174–183. <https://doi.org/10.1007/s11947-013-1059-y>.
38. Shang H., Wu H., Dong X., Shi X., Wang X., Tian Y. *Process Biochemistry*, 2019, vol. 82, pp. 179–188. <https://doi.org/10.1016/j.procbio.2019.03.027>.



39. Zhu Y., Yu X., Ge Q., Li J., Wang D., Wei Y., Ouyang Z. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2020, vol. 157, pp. 394–400. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2020.04.163>.
40. Wang B., Niu J., Mai B., Shi F., Li M., Chen L., Wang P., Liu Q. *Glycoconjugate Journal*, 2020, vol. 37, pp. 777–789. <https://doi.org/10.1007/s10719-020-09949-5>.
41. Wu Y., Liu H., Li Z., Huang D., Nong L., Ning Z., Hu Z., Xu C., Yan J.-K. *Preparative Biochemistry and Biotechnology*, 2022, vol. 52, no. 1, pp. 89–98. <https://doi.org/10.1080/10826068.2021.1911815>.
42. Chikari F., Han J., Wang Y., Ao W. *Process Biochemistry*, 2020, vol. 95, pp. 297–306. <https://doi.org/10.1016/j.procbio.2020.03.009>.
43. Liu Z., Yu D., Li L., Liu X., Zhang H., Sun W., Lin C.-C., Chen J., Chen Z., Wang W. *Molecules*, 2019, vol. 24, no. 3. <https://doi.org/10.3390/molecules24030403>.
44. You Q., Yin X., Ji C. *Carbohydr. Polym.*, 2014, vol. 101, pp. 379–385. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2013.09.031>.
45. Tang W., Liu D., Yin J.-Y., Nie S.-P. *Trends in Food Science & Technology*, 2020, vol. 99, pp. 76–87. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2020.02.015>.
46. Lu Z., Lee P.-R., Yang H. *Food Hydrocolloids*, 2022, vol. 130, p. 12. <https://doi.org/10.1016/j.foodhyd.2022.107691>.
47. Ji X., Han L., Liu F., Yin S., Peng Q., Wang M. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2019, vol. 127, pp. 204–209. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2019.01.043>.
48. Li H., Cao K., Cong P., Liu Y., Cui H., Xue C. *Carbohydr. Polym.*, 2018, vol. 190, pp. 87–94. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2018.02.077>.
49. Leong Y., Yang F., Chang J. *Carbohydr Polym.*, 2021, vol. 251. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2020.117006>.
50. Wu D., He Y., Fu M., Gan R., Hu Y., Peng L. *Food Hydrocolloids*, 2022, vol. 122. <https://doi.org/10.1016/j.foodhyd.2021.107085>.
51. Lu H., Lou H., Hu J., Liu Z., Chen Q. *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety*, 2020, vol. 19, no. 5, pp. 2333–2356. <https://doi.org/10.1111/1541-4337.12602>.
52. Yadav D., Negi P.S. *Food Research International*, 2021, vol. 148, no. 4. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2021.110599>.
53. Araújo-Rodrigues H., Sofia Sousa A., Pintado M.E., Barros D. *Edible Fungi: Chemical composition, nutrition and health effects*. Royal Society of Chemistry, 2022, pp. 232–272. <https://doi.org/10.1039/9781839167522-00232>.
54. Niego A.G., Rapior S., Thongklang N., Rasp'e O., Jaidee W., Lumyong S., Hyde K.D. *Journal of Fungi*, 2021, vol. 7, no. 5. <https://doi.org/10.3390/jof7050397>.
55. Chakraborty N., Banerjee A., Sarkar A., Ghosh S., Acharya K. *Biointerface Research in Applied Chemistry*, 2020, vol. 11, no. 2, pp. 8915–8930. <https://doi.org/10.33263/BRIAC112.89158930>.
56. Maity P., Sen I.K., Chakraborty I., Mondal S., Bar H., Bhanja S.K., Maity G.N. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2021, vol. 172, pp. 408–417. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2021.01.081>.
57. Cerletti C., Esposito S., Iacoviello L. *Nutrients*, 2021, vol. 13, no. 7. <https://doi.org/10.3390/nu13072195>.
58. Du B., Meenu M., Liu H., Xu B. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, vol. 20, no. 16. <https://doi.org/10.3390/ijms20164032>.
59. Cateni F., Gargano M.L., Procida G., Venturella G., Cirlincione F., Ferraro V. *Nutrition and health. Phytochemistry Reviews*, 2022, vol. 21, no. 2, pp. 339–383. <https://doi.org/10.1007/s11101-021-09748-2>.
60. Martinez-Medina G.A., Ch'avez-Gonz'alez M.L., Verma D.K., Prado-Barrag'an L.A., Martínez-Hern'andez J.L., Flores-Gallegos A.C., Aguilar C.N. *Journal of Functional Foods*, 2021, vol. 77. <https://doi.org/10.1016/j.jff.2020.104326>.
61. Su Y., Cheng S., Ding Y., Wang L., Sun M., Man C., Zhang Y., Jiang Y. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2023, vol. 233. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2023.123558>.
62. Ferreira E., Pita I.R., Mota S.I., Valero J., Ferreira N.R., Fernandes T., Rego A.C. *Oncotarget*, 2018, vol. 9, no. 68, pp. 32929–32942. <https://doi.org/10.18632/oncotarget.25978>.
63. Miro'nczuk-Chodakowska I., Kujawowicz K., Witkowska A.M. *Nutrients*, 2021, vol. 13, no. 11, p. 3960. <https://doi.org/10.3390/nu13113960>.
64. Thongsiri C., Nagai-Yoshioka Y., Yamasaki R., Adachi Y., Usui M., Nakashima K., Nishihara T., Ariyoshi W. *Carbohydrate Polymers*, 2021, vol. 253, no. 7. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2020.117285>.
65. Reddy P., Rajeswari U., Kumar S. *Carbohydrate Research*, 2021, vol. 503, no. 12. <https://doi.org/10.1016/j.carres.2021.108297>.
66. Binfen Z., Zhen-hua T., Ju-fang G. *Advances in metabolic resistance to insecticides in insects*. Elsevier Inc., 2008, vol. 323, pp. 313–315.
67. Chioru A., Chirsanova A. *Food and Nutrition Sciences*, 2023, vol. 14, pp. 963–983. <https://doi.org/10.4236/fns.2023.1410061>.
68. Sobieralski K., Siwulski M., Lisiecka J., Jedryczka M., Golak I.S., Jozwiak D.F. *Acta Scientiarum Polonorum-Hortorum Cultus*, 2012, vol. 11, pp. 111–128.
69. Ooi V.E.C., Liu F. *Current Medicinal Chemistry*, 2000, vol. 7, pp. 715–729. <https://doi.org/10.2174/0929867003374705>.
70. Stoica R.M., Moscovici M., Lakatos E.S., Cioca L.I. *Properties and Pharmaceutical*, 2023, vol. 11, p. 335. <https://doi.org/10.3390/pr11020335>.

71. Mostecka H., Machkova Z., Masek K., Kaneko Y., Chihara G. *International Journal of Immunopharmacology*, 1991, vol. 13, pp. 281–289.
72. Bel G., Szollosi J., Chiiara G., Facht J. *International Journal of Immunopharmacology*, 1989, vol. 11, pp. 615–621.
73. Wang X., Xu X., Zhang L. *Journal of Chemical Physics*, 2008, vol. 112, pp. 10343–10351. <https://doi.org/10.1021/jp802174v>.
74. Zhang X., Xu J., Zhang L. *Biopolymers*, 2005, vol. 78, pp. 187–196. <https://doi.org/10.1002/bip.20273>.
75. Yagi M., Watanabe S., Yoshino S., Hazama S., Suga T., Nakazama S. *Gan Kagaku Ryoho*, 2010, vol. 37, pp. 457–462.
76. Oba K., Kobayashi M., Matsui T., Kodera Y., Sakamoto J. *Anticancer Research*, 2009, vol. 29, pp. 2739–2745.
77. Hori T., Ikehara T., Takatsuka S., Fukuoka T., Tendo M., Tezuka K., Dan N., Nishino H., Hirakawa K. *Gan Kagaku Ryoho*, 2011, vol. 38, pp. 293–295.
78. Vannucci L., Sima P., Vetvicka V., Křizán J. *American Journal of Immunology*, 2017, vol. 13, pp. 50–61. <https://doi.org/10.3844/ajisp.2017.50.61>.
79. Abdel-Mohsen A.M., Abdel-Rahman R.M., Fouda M.M.G., Vojtova L., Uhrova L., Hassan A.F., Al-Deyab S.S., El-Shamy I.E., Jancar J. *Carbohydr. Polym.*, 2014, vol. 102, pp. 238–245. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2013.11.040>.
80. Koenig S. *Production of microbial hydrocolloids from renewable resources*. München, 2019, 216 p.
81. Sutivisedsak N., Leathers T.D., Price N.P.J. *Springerplus*, 2013, vol. 2, 476. <https://doi.org/10.1186/2193-1801-2-476>.
82. Saetang N., Ramaraj R., Unpaprom Y. *Biomass Conversion and Biorefinery*, 2022, vol. 14, pp. 2707–2719. <https://doi.org/10.1007/s13399-022-02384-6>.
83. Zhao S., Gao Q., Rong C., Wang S., Zhao Z., Liu Y. *J. Fungi.*, 2020, vol. 6. <https://doi.org/10.3390/jof6040269>.
84. Mansour A., Daba A., Baddour N., El-Saadani M., Aleem E. *Journal of Cancer Research and Clinical Oncology*, 2012, vol. 138, pp. 1579–1596. <https://doi.org/10.1007/s00432-012-1224-0>.
85. Zhou B., Fu Q., Song S.S., Zheng H.L., Wei Y.Z. *Bangladesh Journal of Pharmacology*, 2015, vol. 10, pp. 759–764. <https://doi.org/10.3329/bjp.v10i4.23834>.
86. Lee S., Ki C.S. *Carbohydr. Polym.*, 2020, vol. 229. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2019.115555>.
87. Atiq A., Parhar I. *Molecules*, 2020, vol. 25. <https://doi.org/10.3390/molecules25214895>.
88. Matsumoto T., Numata M., Anada T., Mizu M., Koumoto K., Sakurai K., Nagasaki T., Shinkai S. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2004, vol. 1670, pp. 91–104. <https://doi.org/10.1016/j.bbagen.2003.10.019>.
89. Minato K. *Diet Components Immune Funct.*, 2010. <https://doi.org/10.1007/978-1-60761-061-8>.
90. Bohn J.A., BeMiller J.N. *Carbohydr Polym.*, 1995, vol. 28, pp. 3–14. [https://doi.org/10.1016/0144-8617\(95\)00076-3](https://doi.org/10.1016/0144-8617(95)00076-3).
91. Mao C.F., Hsu M.C., Hwang W.H. *Carbohydr Polym.*, 2007, vol. 68, pp. 502–510. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2006.11.003>.
92. He X., Wang X., Fang J., Chang Y., Ning N., Guo H., Huang L., Huang X., Zhao Z. *Int J Biol Macromol.*, 2017, vol. 101, pp. 910–921. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2017.03.177>.
93. Mayell M. *Alternative Medicine Review*, 2001, vol. 6, pp. 48–60.
94. Seo Y.R., Patel D.K., Shin W.C., Sim W.S., Lee O.H., Lim K.T. *Biomed Research International*, 2019, vol. 2019. <https://doi.org/10.1155/2019/7528609>.
95. Wu J.Y., Siu K.C., Geng P. *Foods*, 2021, vol. 10, p. 95. <https://doi.org/10.3390/foods10010095>.
96. Masuda Y., Inoue H., Ohta H., Miyake A., Konishi M., Nanba H. *International Journal of Cancer*, 2013, vol. 133, pp. 108–119.
97. Kodama N., Murata Y., Asakawa A., Inui A., Hayashi M., Sakai N., Nanba H. *Nutrition*, 2005, vol. 21, pp. 624–629. <https://doi.org/10.1016/j.nut.2004.09.021>.
98. Nie X., Shi B., Ding Y., Tao W. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2006, vol. 39, pp. 228–233. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2006.03.030>.
99. Lema D.R., Iglesias O.M., Portela C.F.A., Blanco A.R., Ayerbes M.V., Díaz A.D., Pais A.C., Prego C., Figueroa A. *International Journal of Medical Sciences*, 2019, vol. 16, pp. 231–240. <https://doi.org/10.7150/ijms.28811>.
100. Shomori K., Yamamoto M., Arifuku I., Teramachi K., Ito H. *Oncology Reports*, 2009, vol. 22, pp. 615–620. [https://doi.org/10.3892/or\\_00000480](https://doi.org/10.3892/or_00000480).
101. Gonzaga M.L.C., Ricardo N.M.P.S., Heatley F., Soares S. de A. *Carbohydrate Polymers*, 2005, vol. 60, no. 1, pp. 43–49. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2004.11.022>.
102. Di F., Cheng W., Li L., Pu C., Sun R., Zhang J., Wang C., Li M. *Fermentation*, 2024, vol. 10, 292. <https://doi.org/10.3390/fermentation10060292>.
103. Tian L., Roos Y.H., Gómez-Mascaraque L.G., Lu X., Miao S. *Polymers*, 2023, vol. 15. <https://doi.org/10.3390/polym15071771>.
104. Araújo-Rodrigues H., Sousa A.S., Relvas B.J., Tavaría F.K. *Carbohydrate Polymers*, 2024, vol. 333. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2024.121978>.
105. Jones M., Kujundzic M., John S., Bismarck A. *Marine Drugs*, 2020, vol. 18, no. 1. <https://doi.org/10.3390/md18010064>.
106. Synytsya A., Novák M. *Carbohydrate Polymers*, 2013, vol. 92, no. 1, pp. 792–809. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2012.09.077>.

107. Wang H., Ma J.X., Zhou M., Si J., Cui B.K. *Frontiers in Microbiology*, 2022, vol. 13. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.965934>.
108. Gong P., Wang S., Liu M., Chen F., Yang W., Chang X., Liu N., Zhao Y., Wang J., Chen X. *Carbohydrate Research*, 2020, vol. 494. <https://doi.org/10.1016/j.carres.2020.108037>.
109. Tian B., Geng Y., Xu T., Zou X., Mao R., Pi X., Sun P. *Frontiers in Nutrition*, 2022, vol. 9, pp. 1–17. <https://doi.org/10.3389/fnut.2022.858585>.
110. Ferreira S.S., Passos C.P., Madureira P., Vilanova M., Coimbra M.A. *Carbohydrate Polymers*, 2015, vol. 132, pp. 378–396. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2015.05.079>.
111. Li X., He Y., Zeng P., Liu Y., Zhang M., Hao C., Wang H., Lv Z., Zhang L. *Journal of Cellular and Molecular Medicine*, 2019, vol. 23, no. 1, pp. 4–20. <https://doi.org/10.1111/jcmm.13564>.
112. Thimmaraju A., Govindan S., Rajendran A., Ramani P., Pateiro M., Lorenzo J.M. *International Journal of Food Science & Technology*, 2023, vol. 58, no. 6, pp. 3478–3487. <https://doi.org/10.1111/ijfs.16439>.
113. Rizkyana A.D., Ho T.C., Roy V.C., Park J.S., Kiddane A.T., Do Kim G., Chun B.S. *Journal of Supercritical Fluids*, 2022, vol. 179. <https://doi.org/10.1016/j.supflu.2021.105412>.
114. Zhao J., Hu Y., Qian C., Hussain M., Liu S., Zhang A., Sun P. *Biology*, 2023, vol. 12, no. 1, p. 122. <https://doi.org/10.3390/biology12010122>.
115. Deveci E., Çayan F., Tel-Çayan G., Duru M.E. *Journal of Food Biochemistry*, 2019, vol. 43, no. 9, pp. 1–13. <https://doi.org/10.1111/jfbc.12965>.
116. Zhang L., Hu Y., Duan X., Tang T., Shen Y., Hu B., Liu A., Chen H., Li C., Liu Y. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2018, vol. 113, pp. 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2018.02.084>.
117. Sarkar R., Nandan C.K., Bhunia S.K., Maiti S., Maiti T.K., Sikdar S.R., Islam S.S. *Carbohydrate Research*, 2011, vol. 347, no. 1, pp. 107–113. <https://doi.org/10.1016/j.carres.2011.10.043>.
118. Rout D., Mondal S., Chakraborty I., Islam S.S. *Carbohydrate Research*, 2007, vol. 343, no. 5, pp. 982–987. <https://doi.org/10.1016/j.carres.2007.12.022>.
119. Zhang X., Cai Z., Mao H., Hu P., Li X. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2021, vol. 166, pp. 1387–1395. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2020.11.018>.
120. Bae I.Y., Kim H.W., Yoo H.J., Kim E.S., Lee S., Park D.Y., Lee H.G. *Food Research International*, 2013, vol. 51, no. 1, pp. 195–200. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2012.12.008>.
121. Chen L., Ge M.-D., Zhu Y.-J., Song Y., Cheung P.C.K., Zhang B.-B., Liu L.-M. *Carbohydrate Polymers*, 2019, vol. 223. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2019.115076>.
122. Surenjav U., Zhang L., Xu X., Zhang X., Zeng F. *Carbohydrate Polymers*, 2006, vol. 63, no. 1, pp. 97–104. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2005.08.011>.
123. Du B., Nie S., Peng F., Yang Y., Xu B. *Food Frontiers*, 2022, vol. 3, no. 4, pp. 631–640. <https://doi.org/10.1002/fft2.150>.
124. Hao W., Hao C., Wu C., Xu Y., Jin C. *Chemosphere*, 2022, vol. 288. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2021.132556>.
125. Bonfili L., Cecarini V., Gogoi O., Gong C., Cuccioloni M., Angeletti M., Eleuteri A.M. *The FEBS Journal*, 2021, vol. 288, no. 9, pp. 2836–2855. <https://doi.org/10.1111/febs.15571>.
126. Yin C., Noratto G.D., Fan X., Chen Z., Yao F., Shi D., Gao H. *Carbohydrate Polymers*, 2020, vol. 250. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2020.116942>.
127. Gibson G.R., Hutkins R., Sanders M.E., Prescott S.L., Reimer R.A., Salminen S.J., Reid G. *Nature Reviews Gastroenterology and Hepatology*, 2017, vol. 14, no. 8, pp. 491–502. <https://doi.org/10.1038/nrgastro.2017.75>.
128. Nowak R., Nowacka-Jechalke N., Juda M., Malm A. *European Journal of Nutrition*, 2018, vol. 57, no. 4, pp. 1511–1521. <https://doi.org/10.1007/s00394-017-1436-9>.
129. Inyod T., Ayimbila F., Payapanon A., Keawsompong S. *Bioactive Carbohydrates and Dietary Fibre*, 2022, vol. 27, no. 9. <https://doi.org/10.1016/j.bcdf.2021.100298>.
130. Lai Y., Fang Q., Guo X., Lei H., Zhou Q., Wu N., Song C. *Journal of Food Measurement and Characterization*, 2022, vol. 17, pp. 1–11. <https://doi.org/10.1007/s11694-022-01596-8>.
131. Khan I., Huang G., Li X.A., Liao W., Leong W.K., Xia W., Hsiao W.L.W. *Pharmacological Research*, 2019, vol. 148. <https://doi.org/10.1016/j.phrs.2019.104448>.
132. Wang M., Wichienchot S., He X., Fu X., Huang Q., Zhang B. *Trends in Food Science & Technology*, 2019, vol. 88, no. 2, pp. 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2019.03.005>.
133. Farias D.D.P., de Araújo F.F., Neri-Numa I.A., Pastore G.M. *Trends in Food Science & Technology*, 2019, vol. 93, no. 9, pp. 23–35. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2019.09.004>.

Received May 25, 2025

Revised June 26, 2025

Accepted July 2, 2025

**Сведения об авторах**

*Минаков Денис Викторович* – доктор технических наук, доцент кафедры органической химии, научный сотрудник центра комплексных исследований и экспертной оценки пищевой продукции «АлтайБиоЛакт», MinakovD-1990@yandex.ru

*Саврасов Евгений Сергеевич* – аспирант, savrasovbti@mail.ru

*Мусина Ольга Николаевна* – доктор технических наук, доцент, главный научный сотрудник центра комплексных исследований и экспертной оценки пищевой продукции «АлтайБиоЛакт», musinaolga@gmail.com

**Information about authors**

*Minakov Denis Viktorovich* – Doctor of Technical Sciences, Associate Professor of the Department of Organic Chemistry, Researcher at the Center for Comprehensive Research and Expert Evaluation of Food Products "AltaiBioLakt", MinakovD-1990@yandex.ru

*Savrasov Evgeny Sergeevich* – Postgraduate Student, savrasovbti@mail.ru

*Musina Olga Nikolaevna* – Doctor of Technical Sciences, Associate Professor, Chief Researcher at the Center for Comprehensive Research and Expert Evaluation of Food Products "AltaiBioLakt", musinaolga@gmail.com